



WYDZIAŁ
BIOLOGII
i OCHRONY
ŚRODOWISKA



Uniwersytet
ŁÓDZKI

Uniwersytet Łódzki
Wydział Biologii i Ochrony Środowiska
Stacjonarne Studia Doktoranckie Ekologii i Ochrony Środowiska

Joanna Lik

**Rozdział zasobów pokarmowych pomiędzy dominujące
gatunki ryb w dużej rzece nizinnej, powyżej i poniżej
piętrzenia**

Partitioning of food resources between dominant fish species
in a large lowland river, upstream and downstream
of an impoundment

Praca doktorska wykonana
w Katedrze Ekologii i Zoologii Kręgowców UŁ
pod kierunkiem prof. dr hab. Marii Grzybkowskiej
Promotor pomocniczy: dr hab. Małgorzata Dukowska

Łódź 2016

*Pragnę podziękować wszystkim,
którzy przyczynili się do powstania niniejszej rozprawy,
w pierwszej kolejności mojej Pani Promotor, Prof. dr hab. Marii Grzybkowskiej
za wskazanie tematu badań oraz pomoc i opiekę merytoryczną
na każdym etapie powstawania pracy, a także cierpliwość i wyrozumiałość.
Dziękuję Pani dr hab. Małgorzacie Dukowskiej
za okazane wsparcie i poświęcony mi czas.
Pani dr inż. Małgorzacie Adamczuk z Uniwersytetu Przyrodniczego w Lublinie
za oznaczenie zooplanktonu.
Pani dr Elizie Szczerkowskiej-Majchrzak, Pani dr Lidii Marszał,
Pani mgr Joannie Leszczyńskiej oraz Panu mgr Kacprowi Pyrzanowskiemu
za pomoc w pracach terenowych i laboratoryjnych
oraz przy przygotowaniu maszynopisu.
Jestem wdzięczna wszystkim pracownikom
Katedry Ekologii i Zoologii Kręgowców za życzliwość,
która spotykała mnie na każdym kroku
i przyjazną atmosferę.*

SPIS TREŚCI

strona

1. WSTĘP	5
2. TEREN BADAŃ	9
3. MATERIAŁ I METODY	11
3.1. Baza pokarmowa	11
3.1.1. Bentos	11
3.1.2. Fauna naroślinna	12
3.1.3. Zooplankton	12
3.2. Ryby	13
3.3. Dieta ryb	14
3.4. Analiza danych	16
4. WYNIKI	17
4.1. Charakterystyka siedlisk	17
4.1.1. Bentoniczna i transportowana materia organiczna (BPOM, TPOM).....	17
4.1.2. Zanurzona roślinność naczyniowa.....	18
4.1.3. Zróżnicowanie siedlisk.....	19
4.2. Zasoby pokarmowe ryb.....	20
4.2.1. Zooplankton.....	20
4.2.2. Fauna naroślinna.....	21
4.2.3. Bentos.....	22
4.3. Ichtiofauna w Warcie.....	24
4.4. Preferencje pokarmowe dominujących gatunków ryb.....	25
4.4.1. Dieta jazgarza.....	25
4.4.2. Dieta okonia.....	27
4.4.3. Dieta płoci.....	28

4.4.4. Strategie żerowania i indeksy znaczenia poszczególnych kategorii pokarmowych.....	29
4.4.5. Szerokość niszy i zachodzenie diety badanych gatunków ryb.....	30
5. DYSKUSJA	30
5.1. Wpływ piętrzeń na ekosystemy rzeczne.....	30
5.1.1. Ichtiofauna w regulowanych odcinkach rzek.....	33
5.1.2. Konsekwencje przegradzania rzek dla makrobezkęgowców.....	34
5.1.3. Wpływ makrofitów na zasobność siedliska.....	35
5.2. Spektrum pokarmowe ryb.....	37
5.2.1. Preferencje pokarmowe płoci.....	38
5.2.2. Preferencje pokarmowe okonia.....	40
5.2.3. Preferencje pokarmowe jazgarza.....	41
5.3. Współwystępowanie a zasobność troficzna środowiska.....	42
6. PODSUMOWANIE I WNIOSKI.....	45
7. LITERATURA.....	47
8. STRESZCZENIE	61
9. SUMMARY	63
10. TABELLE	
11. RYSUNKI	
12. TABLICE	

1. Wstęp

Konkurencja organizmów o rozmaite atrybuty środowiska, wszechobecna w ekosystemach biosfery, zmienia się zarówno w czasie, jak i przestrzeni. W literaturze przedmiotu wyróżnia się konkurencję dwojakiego rodzaju: na drodze eksploatacji (korzystanie z tych samych limitowanych zasobów) i interferencji (przeszkadzanie sobie nawzajem podczas korzystania z tych samych zasobów, nawet jeśli nie są one ograniczane). Takie oddziaływania mogą zachodzić między różnymi gatunkami lub między osobnikami tego samego gatunku (Krebs 1996, Weiner 2005). Intensywność konkurencji zależy od zagęszczenia żerujących osobników, obfitości i dostępności zasobów oraz zdolności konkurentów do znajdowania alternatywnego pokarmu w różnych typach siedlisk (Fullerton i Lamberti 2006, Rahman i Verdegem 2010, Ratcliffe i in. 2013).

Spośród różnorodnych i złożonych zasobów środowiska o jakie konkurują organizmy, najwięcej uwagi badaczy skupia konkurencja o zasoby pokarmowe. Oddziaływania konkurencyjne są tym intensywniejsze, im skład ofiar wykorzystywanych przez gatunki/osobniki jest bardziej podobny, a trwałe współwystępowanie możliwe wtedy, gdy ich nisze pokarmowe zachodzą na siebie w niewielkim stopniu (Fullerton i Lamberti 2006, Geange i in. 2010).

Przestrzenna i czasowa heterogenność źródeł pokarmowych jest szczególnie wyraźna w wodach płynących, które w zależności od lokalnych warunków oferują odmienną bazę pokarmową, istotną nie tylko z punktu widzenia zasiedlających je bezkręgowców ale także znajdujących się na szczycie łańcucha pokarmowego ryb. Badania dotyczące diety tych kręgowców są prowadzone w rozmaitych wodach całej biosfery. Istnieje obszerna literatura dotycząca tego zagadnienia, ale najczęściej analizowane są zależności troficzne z udziałem ryb w ekosystemach lenitycznych, ze względu na ich większą stabilność w porównaniu z ekosystemami rzecznyymi (Jamet 1994, García-Berthou 1999, Kahl i Radke 2006, Boros i in. 2012).

Generalnie baza pokarmowa ryb obejmuje organizmy z wielu grup ekologicznych takich jak zooplankton, zoobentos, epifiton (peryfiton), glony nitkowate, makrofity, cząsteczkowa materia organiczna oraz, w przypadku drapieżników właściwych, inne ryby. Rodzaj pobieranego pokarmu może zmieniać się w czasie ontogenezy i wówczas klasyfikacja danego gatunku do określonej gildii nie jest jednoznaczna. Zazwyczaj zawartość przewodów pokarmowych jest determinowana przez wiele składowych,

takich jak morfologia osobnika (wielkość i położenie otworu gębowego, obecność narządów sensorycznych; Opuszyński 1983), behawior, efektywność żerowania i metabolizm (Abolfathi i in. 2012, Freedman i in. 2014).

W wyborze pokarmu gatunki ryb strefy umiarkowanej najczęściej wykazują zachowania oportunistyczne, eksploatując zasoby najbogatsze w danym siedlisku i danym czasie (Grzybkowska i Zalewski 1983, Makino i in. 2001). Świadczy to o dużej plastyczności tych kręgowców i ich zdolności zmiany składu pokarmu zależnie od obfitości w środowisku wodnym (Opuszyński 1983). Strategia generalisty (gatunku o szerokiej niszy pokarmowej) polega na odżywianiu się różnorodnym pokarmem, natomiast specjalizacja pokarmowa ogranicza się albo do niewielkiej liczby składników, albo w skrajnych przypadkach do jednego rodzaju pokarmu (Amundsen i in. 1996). W warunkach obfitej i mało zmiennej sezonowo bazy pokarmowej, wąska specjalizacja ułatwia odszukanie, schwytanie i przyswojenie ofiar, co zwiększa efektywność ich wykorzystania na potrzeby energetyczne organizmu (Krebs 1996).

Naturalne biocenozy rzeczne stanowią ciągły system na tle gradientów geomorfologicznych i fizyko-chemicznych. Krążenie materii w znacznej mierze polega na przemianach biologicznych materii organicznej, zarówno allochtonicznego, jak i autochtonicznego pochodzenia. Szczególnie ważną rolę w przetwarzaniu tej materii pełnią bezkręgowce, wykorzystujące dostępną (lokalną) ofertę środowiskową (Vannote i in. 1980, Li i in. 2013). Przerwanie ciągłości rzeki, powodowane czynnikami antropogenicznymi, zmienia warunki hydrologiczne, co często przyczynia się do spadku różnorodności gatunkowej lotycznych biocenoz (Ward i Stanford 1980, Smith i in. 2009, Pelicice i in. 2014, Tonkin i Death 2014, Zhang i in. 2014). Wzorcem obserwowanym w większości odcinków rzek poniżej piętrzeń jest homogenizacja fauny bezkręgowej i ichtiofauny, polegająca na spadku bogactwa gatunkowego (Armitage 1987, Rahel 2002, 2010, Li i in. 2013, Freedman i in. 2014). Ten model obserwowany był również w Warcie poniżej tamy, zarówno dla fauny bezkręgowej (Grzybkowska i Dukowska 2002, Grzybkowska i in. 1990, 2003, Głowacki i in. 2011), jak i dla ryb (Kruk 2007, Penczak i Kruk 2005, Penczak i in. 2012). Skład gatunkowy zespołu ryb jest także konsekwencją spływu ze zbiornika ogromnej liczby młodych osobników (YOY) eurytopowych gatunków, takich jak jazgarz, okoń i płoć. W rezultacie dochodzi do silnego przegęszczenia generalistów (płoć i okoń) i wystąpienia potencjalnie silnej konkurencji w tym zmodyfikowanym środowisku.

Sposób, rytm i intensywność uwalniania wody ze zbiornika Jeziorsko zmienia znacznie reżim hydrologiczny Warty poniżej tamy, co niesie poważne konsekwencje dla biocenozy rzeki. Dopiero kilka lat po uruchomieniu zbiornika, tj. od 1992 roku, ustabilizowanie przepływów w okresie letnim na niskim poziomie, umożliwiło rozwój zanurzonej roślinności naczyniowej. Stopniowo, coraz większą powierzchnię dna pokrywały łany rdestnicy grzebieniastej (*Potamogeton pectinatus* Linnaeus) i mniejsze płyty rdestnicy lśniącej (*Potamogeton lucens* Linnaeus). Takie pojawienie się zanurzonej flory naczyniowej jest nietypowe dla odcinków rzek o wysokiej rzędowości, ponieważ znacznie modyfikuje środowisko aluwialnej rzeki. Po pierwsze, makrofity bardzo szybko kolonizowane są przez epifiton, faunę bezkręgową i ryby, są miejscem składania jaj, schronienia przed drapieżnikami oraz łagodzenia konkurencji wewnętrznej i międzygatunkowej (Tokeshi i Pinder 1985, De Nie 1987, Franklin i in. 2008, Kleeberg i in. 2010). Po drugie, przyczyniając się do zwiększonej sedymentacji bentonicznej cząsteczkowej materii organicznej (BPOM), umożliwiają rozwój licznych pelofilnym formom zoobentosu. Po trzecie, rdestnice stanowią refugium dla znoszonego ze zbiornika zooplanktonu (Grzybkowska i in. 2003). I właśnie ten zooplankton może stanowić alternatywne/dodatkowe źródło pokarmu, a co za tym idzie, osłabiać konkurencję w tym przegęszczonym odcinku rzeki (Kruk 2007, Penczak i in. 2012). Od wielu lat dominujące ogniwa sieci troficznej w zmodyfikowanym odcinku Warty są intensywnie badane (Dukowska i Grzybkowska 2014, Dukowska i in. 1999, 2005, 2007, 2009, 2012, 2013, 2014, Grzybkowska i in. 2003).

Wyznaczone stanowiska badań, znacząco różnią się parametrami abiotycznymi i biotycznymi. Dotychczasowe fragmentaryczne badania wykazały, że w naturalnym odcinku Warty (powyżej zbiornika Jeziorsko) podstawową bazę pokarmową ryb stanowi głównie makrozoobentos przybrzeżnej strefy rzeki (Marszał i in. 1996), natomiast poniżej tamy dodatkowo fauna naroślinna i masowo znoszony ze zbiornika zooplankton (Lik i in. 2015).

Celem podjętych badań była szczegółowa analiza diety dominujących gatunków ryb, tj. jazgarza, okonia i płoci, żerujących w dwóch różnych siedliskach: wśród zanurzonych makrofity w Warcie poniżej tamy, i w naturalnym, typowo aluwialnym odcinku rzeki, powyżej cofki. Należy podkreślić, iż bardzo istotne dla precyzyjnego oszacowania rozdziału zasobów pokarmowych pomiędzy młodociane osobniki ryb, należące do gatunków o przypuszczalnie podobnych wymaganiach troficznych, jest

poziom identyfikacji taksonomicznej ofiar. Wcześniejsze badania wykazały efektywność takiej metodyki (Dukowska i Grzybkowska 2014, Dukowska i in. 2012, 2013).

Również w obecnych badaniach należy oczekiwać, że identyfikacja do rodzaju i/lub gatunku muchówek Chironomidae, które są najliczniejszymi organizmami w faunie naroślinnej i bentosie, i które prawdopodobnie najczęściej padają ofiarami badanych gatunków ryb, oraz przyporządkowanie ich do formacji ekologicznych takich jak bentos i fauna naroślinna, pozwolą uzyskać odpowiedź na następujące pytania:

- czy osobniki jednego gatunku ryb korzystają z podobnych zasobów pokarmowych, żerując w różnych warunkach: naturalnym odcinku oraz wśród rdestnic w rzece poniżej tamy, czy też charakteryzują się plastycznością i zgodnie ze strategią optymalnego żerowania (*optimal foraging theory* – OFT; Stephens i Krebs 1986), podstawę ich diety stanowią składniki najliczniej występujące w danym siedlisku,
- czy i w jakim stopniu nisze pokarmowe różnych gatunków zachodzą na siebie,
- czy gatunki zawężają nisze pokarmowe i specjalizują się w zdobywaniu pojawiających się okresowo innych składników pokarmowych.

Hipoteza robocza brzmi: „Pojawienie się w Warcie poniżej piętrzenia sezonowej biocenozy zanurzonych makrofitów wzbogaca bazę pokarmową tej dużej aluwialnej rzeki, osłabiając konkurencję międzygatunkową, co znajduje odzwierciedlenie w lepszej kondycji ryb w tym odcinku”

Empiryczne testowanie postawionej hipotezy przeprowadzono na podstawie następujących zadań badawczych: oszacowania charakterystyk morfometrycznych i hydraulicznych, zarówno w antropogenicznie zmienionym, jak i w naturalnym odcinku Warty, oceny stopnia pokrycia dna przez makrofity, określenia parametrów populacyjnych epifitonu, zoobentosu oraz ichtiofauny i porównania składu pokarmu okonia, jazgarza i płoci.

Należy przypuszczać, że spektra pokarmowe poszczególnych gatunków pokażą interakcje między konsumentami, co ułatwi zrozumienie indywidualnych strategii żerowania, stopnia specjalizacji gatunków oraz rozdziału zasobów pokarmowych. Wnikliwa analiza sieci troficznych z udziałem ryb oparta na składzie bazy pokarmowej w danym siedlisku oraz udziale ofiar w treści jelita współwystępujących gatunków ryb pozwoli na głębsze проникnięcie w funkcjonowanie ekosystemów rzecznych, także tych

zmodyfikowanych działalnością człowieka (Lopez-Lopez i in. 2011, Specziár i Erős 2014).

2. Teren badań

Warta jest trzecią pod względem długości rzeką w Polsce, głównym prawym dopływem Odry; płynie z Wyżyny Krakowsko-Częstochowskiej do Pradoliny Toruńsko-Eberswaldzkiej (Lityński 2007). Krasowe źródła znajdują się w Kromoławie na wysokości 380 m n.p.m., a ujście na 808 km jej biegu, na 13 m n.p.m. Powierzchnia dorzecza wynosi 53 710 km², a spadek w górnym biegu wynosi od 2,0 do 1,0 ‰ (Penczak 1969). W górnym biegu rzeki odcinki uregulowane przeplatają się z fragmentami zbliżonymi do naturalnych, objętymi różnymi formami ochrony. Ponad 540 km dolnego i środkowego biegu stanowi szlak komunikacji i transportu, podlegający ciągłej presji człowieka (Lityński 2007).

W środkowym odcinku rzeki, na obszarze Kotliny Sieradzkiej, koryto Warty zostało przegrodzone, w wyniku czego powstał zbiornik zaporowy Jeziorsko („Wojewódzki Program Ochrony i Rozwoju Zasobów Wodnych” dla województwa łódzkiego). Geneza inwestycji sięga 1976 roku, jednak obiekt o powierzchni 42,30 km² i średniej głębokości 4,80 m przy maksymalnym piętrzeniu wody, został oddany do użytku jesienią 1986 roku (Andrzejewski 1987, Wicher-Dysarz i Dysarz 2007). Zbiornik, usytuowany pomiędzy miejscowością Warta a Skęczniewem, pracuje w rocznym cyklu wyrównawczym (wahania poziomu wody oscylują w granicach 5 m) i pełni szereg funkcji, z których największe znaczenie ma ochrona przeciwpowodziowa terenów położonych poniżej. W 1994 r. przy zaporze czołowej zlokalizowano hydroelektrownię, a tym samym rozszerzono zakres działań o funkcję energetyczną (Wierzbicki i in. 2008).

Stanowiska badawcze zlokalizowano w siedmiorzędowym (według map w skali 1:10000, Strahler 1957) odcinku Warty: WAB poniżej zbiornika (1,5 km od zapory, na 483 km biegu rzeki, licząc od ujścia) oraz WAA powyżej piętrzenia (2 km w górę od czołki zbiornika, na 506 km). Na każdym z badanych stanowisk wyznaczono dwa siedliska: pierwsze przy sedymentującym brzegu rzeki (H₁ na WAA i H₁₁ na WAB), drugie w strefie przejściowej między brzegiem a nurtem (H₂ na WAA i H₁₂ na WAB) (Rys. 1).

W odróżnieniu od naturalnego ekosystemu, silnie zmodyfikowany piętrzeniem odcinek rzeki poniżej tamy, charakteryzuje się niestabilnością przepływów. Powodowane jest to stosowanymi zasadami gospodarki zasobami wodnymi, które zakładają maksymalne piętrzenie od połowy kwietnia do czerwca i utrzymywanie wysokiego stanu wód do końca sierpnia. Konsekwencją tych działań są wahania przepływu w Warcie poniżej zapory, gdzie latem przy jego niskich wartościach, rozwijają się zanurzone rośliny naczyniowe. Makrofity, będące dogodnym środowiskiem dla fauny rzecznej, nie są typowym elementem strukturalnym dużej nizinnej rzeki, ale w znaczący sposób wpływają na heterogeniczność siedliska (zapewniają schronienie i pokarm). W sezonie wegetacyjnym siedlisko H₁₂ pokrywały łany rdestnic, *P. pectinatus* oraz występującej w mniejszych ilościach *P. lucens*. Podczas opróżniania zbiornika w okresie jesiennym, ogromne masy wody przepływające przez rzekę zdestabilizowały dno pokryte roślinnością, niszcząc czasową biocenozę i organizmy z nią związane.

Poniżej Zbiornika Jeziorsko (w odległości 270 m i 380 m od zapory) występują dwa progi stabilizujące, których zadaniem jest powstrzymanie erozji dennej koryta Warty poniżej jazu. Otoczenie doliny rzeki stanowią łąki i pastwiska oraz zadrzewienia łęgowe czy zarastające sitowiem starorzecza (Mikołajewska i in. 2012). Szerokość Warty na stanowisku WAB wynosiła 70 m, a głębokość zawierała się w przedziale 0,2-1,2 m. Brzegi porastały zbiorowiska traw, złożone głównie z *Poa palustris* Linnaeus, oraz *Agrostis stolonifera* Linnaeus (Rys. 1).

Stanowisko referencyjne (WAA) wyznaczono w strefie cofki zbiornika, gdzie rzeka naturalnie tworzy rozlewiska, a dolina rzeczna biegnie przez tereny użytkowane rolniczo. Głębokość na stanowisku WAA nie przekraczała 0,8 m, a szerokość koryta wynosiła 50 m. Przy zamulonym brzegu ukształtowało się zbiorowisko roślinne charakterystyczne dla mokrych i żyznych łąk, z przewagą *Phalaris arundinacea* Linnaeus i udziałem *Sparganium erectum* Linnaeus em Reichenbach, *Rorippa amphibia* (Linnaeus) Besser, *Glyceria fluitans* Linnaeus i *Ranunculus repens* Linnaeus. Roślinność zanurzona nie występowała (Rys. 1).

Dokładny opis stanowisk podała Grzybkowska i Dukowska (2001, 2002), Grzybkowska i in. (1990, 2003) oraz Głowacki i in. (2011).

3. Materiał i metody

Cykl badawczy w roku 2011 stanowi kontynuację i rozszerzenie badań dotyczących diety ryb, żerujących wśród zanurzonych makrofitów w Warcie poniżej piętrzenia (WAB) (Dukowska i in. 2009, 2012, 2013, 2014).

Próby ryb, makrobentosu wraz z osadami oraz zooplanktonu, pobierano na dwóch stanowiskach: powyżej (WAA) i poniżej piętrzenia (WAB), każde o powierzchni 100 m² (40 m brzegu x 2,5 m strefy przejściowej między brzegiem a nurtem). Dodatkowo, na stanowisku WAB szacowano stopień pokrycia dna makrofitami i pozyskiwano próby fauny naroślinnej. Poboru prób dokonano w 7 terminach w okresie wegetacyjnym roślin, w odstępach dwutygodniowych, od czerwca do sierpnia 2011 roku.

Każdorazowo dokonywano pomiaru podstawowych parametrów hydromorfologicznych rzeki takich jak głębokość i szybkość prądu, granulacja substratu dennego oraz parametrów fizyko-chemicznych wody (temperatura, pH, zawartość rozpuszczonego tlenu) (Tab. 1).

3.1. Baza pokarmowa

3.1.1. Bentos

Makrobentos pobierano chwytaczem rurowym o powierzchni chwytnej 10 cm² (każdorazowo po 1000 cm² ze stanowiska). Łącznie, w 7 terminach na obu stanowiskach zebrano 140 prób z powierzchni 500 cm² każda (jednorazowo pobierano po 5 podprób po 100 cm² z każdego z czterech siedlisk). Bezkręgowce wysortowane z osadu dennego utrwalano w 10% roztworze formaldehydu i wody z rzeki. Zwierzęta oznaczano, liczono i ważono, szacowano ich zagęszczenie i biomasę na 1 m² dna rzeki.

Analizy składu nieorganicznego podłoża dokonano według Cumminsa (1962), a następnie oszacowano wskaźnik SI, który jest wagowym udziałem procentowym frakcji pogrupowanych według rozmiarów ziaren np. piasku, żwiru, kamieni (Quinn i Hickey 1990).

W próbach oznaczano ilość bentonicznej cząsteczkowej materii organicznej (BPOM), którą rozdzielono przy użyciu sit i sączków na dwie frakcje (Petersen i in. 1989): BFPOM<1 mm (drobnocząsteczkową BPOM) i BCPOM>1 mm (grubocząsteczkową BPOM). Każdą z frakcji suszono w temperaturze 60°C przez 24

godziny, ważono, a następnie spalano przez dwie godziny w 600°C i ponownie ważono celem określenia bezpopiołowej suchej masy w g m⁻².

Celem oszacowania ilości transportowanej cząsteczkowej materii organicznej (TPOM) pobierano 8 dm³ wody. Uzyskaną po przesączeniu zawiesinę materii organicznej suszono w temperaturze 65°C, ważono i przeliczano na 1 m³.

3.1.2. Fauna naroślinna

Obok makrobentosu, na stanowisku WAB z siedliska H₁₂, pobierano próby fauny naroślinnej (epifitonu), zasiedlającej rdestnicę grzebieniastą i lśniącą. Rośliny umieszczano w plastikowych pojemnikach pod wodą i ucinano. Materiał ten utrwalano w terenie w formalinie rozcieńczonej wodą rzeczną. W każdym z 7 terminów pobrano po pięć podprób z obu gatunków rdestnic; w sumie przeanalizowano 70 takich podprób. W laboratorium rośliny wyjmowano z pojemników i dokładnie opłukiwano wodą. Wypłukane bezkręgowce utrwalano w 10% formalinie. W celu uzyskania danych o biomacie makrofitów oraz ilości transportowanej materii organicznej sedymentującej na nich (TPOMs), pozostałą po wysortowaniu bezkręgowców zawiesinę sączone na bibule Whatmana GF/C, umieszczonej na lejkach Büchnera. Następnie materiał roślinny suszono przez 24 godziny w temperaturze 65°C. Z kolei osad suszono przez 48 godzin w temperaturze 60°C, a następnie ważono na wadze elektronicznej typu Sartorius R 160 P z dokładnością do 0,1 g. Wysortowane organizmy oznaczono do gatunku lub rodzaju (Chironomidae) lub wyższych kategorii taksonomicznych (pozostałe), ważono i liczono. Uzyskane dane były podstawą do obliczenia zagęszczenia i biomasy makrobezkręgowców, przypadających na m² roślin, w poszczególnych terminach poboru prób.

3.1.3. Zooplankton

Próby zooplanktonu pobierano za pomocą siatki planktonowej, o gęstości oczek 50 µm; filtrowano 0,03 m³ wody. Materiał ten utrwalano w terenie formaliną. W sumie zebrano 14 prób zooplanktonu z dwu stanowisk (WAA, WAB).

W laboratorium skorupiaki Cladocera i Copepoda identyfikowano, liczono i szacowano ich zagęszczenie (osobn. m⁻³), a biomasę ustalano poprzez matematyczną ekstrapolację (Dumont i in. 1975).

3.2. Ryby

Ryby złowiono metodą elektropołówów przy pomocy plecakowego agregatu prądotwórczego IUP-12 (Radet, Poznań), wytwarzającego prąd o parametrach 220 V i 3 A. Obszar 100 m² odławiano każdorazowo w czasie 15 minut. Łowiący brodzili, poruszając się wzdłuż stanowiska, pod prąd wody. Osoba wyposażona w urządzenie operowała anodoczerpakiem, a druga poruszała się z wiadrem w celu odbierania złowionych ryb. Z uwagi na to, że użyty sprzęt nie generuje hałasu i nie płoszy ryb, zastosowanie barier zapobiegających ucieczce ogłuszanych osobników nie było konieczne.

Celem określenia składu ilościowego (zagęszczenie na 100 m²) oraz jakościowego ichtiofauny na badanych stanowiskach, odłowione ryby na brzegu oznaczano i liczono. Po losowym wybraniu ryb przeznaczonych do badania diety, pozostałe osobniki wypuszczano do rzeki.

Zezwolenie na przeprowadzenie odłowów wydał Polski Związek Wędkarski z siedzibą w Koninie.

Aby określić stopień homogenizacji ichtiofauny na stanowisku poniżej piętrzenia, na skutek przerwania ciągłości rzeki, obliczono procentowy współczynnik podobieństwa Jaccarda (Rahel 2002, 2010):

$$J = \left[\frac{a}{(a + b + c)} \right] \times 100$$

gdzie:

a – liczba gatunków występujących jednocześnie na obydwu stanowiskach

b – liczba gatunków występujących na pierwszym stanowisku

c – liczba gatunków występujących na drugim stanowisku

Wartości wahają się od 0% (brak gatunków wspólnych) do 100% (identyczny skład gatunkowy).

W celu oszacowania kondycji ryb, na podstawie danych morfometrycznych obliczono współczynnik kondycji Fultona (K) (Opuszyński 1983):

$$K = \frac{W \times 100}{l^3}$$

gdzie:

W – masa ryby (g)

l – długość całkowita ryby (LT – *longitudo totalis*) (cm).

3.3. Dieta ryb

Osobniki wyselekcjonowane do analizy pokarmu usypiano za pomocą anestetyku MS-222 i konserwowano w 4% roztworze formaliny. Procedury uśmiercenia pozyskanych ryb przeprowadzono na podstawie pozwolenia na wykonywanie doświadczeń na zwierzętach 219/2011 wydanego przez Uniwersytet Łódzki.

Łącznie do analiz przeznaczono 134 osobniki płoci, 114 okonia i 93 jazgarza. W laboratorium każdą rybę zważono z dokładnością do 0,01 g i zmierzono z dokładnością do 1 mm, wyznaczając długość całkowitą LT.

Następnie wypreparowano przewody pokarmowe (N=341), a wyjętą treść zważono z dokładnością 0,0001g. Ofiary, po zidentyfikowaniu do możliwie najniższych kategorii taksonomicznych przy użyciu mikroskopu stereoskopowego (NIKON SMZ 1000, powiększenia od 8 do 80 razy w zależności od oznaczanego taksonu), liczono i szacowano ich biomasę oraz obliczano procentowy udział poszczególnych składników w całkowitej biomase pokarmu.

Współczynnik wypełnienia przewodów pokarmowych obliczono za Opuszyńskim (1983):

$$FC = \frac{a}{b} \times 100$$

gdzie:

a – masa pokarmu (g)

b – masa ryby (g)

Dla głównych składników pokarmu okonia, jazgarza i płoci wyznaczono indeks znaczenia IRI (*Index of Relative Importance*, Pinkas 1971), który wyrażony jest wzorem:

$$IRI = (\%N + \%B) \times \%F$$

gdzie:

(%N) – udział procentowy kategorii „a” w całkowitej liczebności ofiar

(%B) – udział procentowy kategorii „a” w całkowitej biomase pokarmu

(%F) – częstość występowania kategorii „a” w przewodach pokarmowych ryb

Graficzna metoda Costello (1990) z modyfikacją Amundsena i in. (1996) posłużyła do określenia strategii żerowania i fenotypowej plastyczności gatunku oraz wyznaczenia dominujących kategorii pokarmowych. Stwierdzone w treści przewodów pokarmowych ryb kategorie pokarmu umieszczono w układzie współrzędnych, gdzie oś X reprezentuje częstość występowania (%F), a na osi Y zaznaczono udział danej kategorii pokarmowej w biomase pokarmu (%A); uwzględniono tylko te osobniki ryb, u których ta kategoria wystąpiła.

Stopień zachodzenia diety między badanymi gatunkami ryb określono za pomocą metody Schoenera (1970).

$$C_{xy} = 1 - 0,5 \times \left(\sum_i |P_{xi} - P_{yi}| \right)$$

gdzie:

P_{xi} – proporcja kategorii pokarmowej „i” w pokarmie gatunku x

P_{yi} – proporcja kategorii pokarmowej „i” w pokarmie gatunku y

Wartości C_{xy} wahają się od 0 (brak nakładania się diety) do 1 (całkowite nakładanie się), przy czym wartość $C_{xy} > 0,6$ uważa się za biologicznie istotną (Wallace 1981).

Szerokość niszy oszacowano w oparciu o indeks Levinsa (B_n):

$$B_n = \frac{1}{\sum p_j^2}$$

gdzie:

p_j – proporcja taksonu/składnika „j” w pokarmie

n – liczba możliwych taksonów

Wartości ustandaryzowano (od 0 do 1) za pomocą formuły Hulberta (Krebs 1999):

$$B_A = \frac{B_n - 1}{n - 1}$$

gdzie:

B_n – indeks Levinsa

n – liczba możliwych kategorii pokarmowych

3.4. Analiza danych

Celem porównania parametrów środowiskowych oraz dynamiki sezonowej bentonicznej materii organicznej badanych siedlisk Warty, a także ilości transportowanej materii organicznej osadzonej na liściach obu gatunków rdestnic oraz parametrów populacyjnych Chironomidae zasiedlających rdestnice i bentosu, proporcji poszczególnych składników pokarmu w diecie badanych gatunków ryb, szerokości nisz pokarmowych wyrażonych wskaźnikiem Levinsa a także kondycji ryb przeprowadzono nieparametryczną analizę wariancji (ANOVA Kruskala-Wallisa). Parametry populacyjne zooplanktonu z dwóch stanowisk Warty porównano testem U Manna Whitneya.

Do określenia stopnia wzajemnych powiązań między parametrami środowiskowymi i poszczególnymi frakcjami materii organicznej oraz biomasą makrofitytów użyto korelacji rang Spearmana.

Aby pokazać zróżnicowanie badanych siedlisk przeprowadzono analizę dyskryminacyjną, opartą o parametry abiotyczne i skład taksonomiczny makrobezkręgowców bentosowych, uwzględniając, obok głównych taksonów, także gatunki Chironomidae (analiza dyskryminacyjna standardowa, braki danych uzupełniane średnimi).

Do określenia podobieństwa składu pokarmu jazgarza, okonia i płoci, żerujących na dwóch stanowiskach Warty, zastosowano analizę głównych składowych jako metodę redukcji liczby zmiennych. Wartości głównych czynników poddano znormalizowanej rotacji Varimax; średnie z pięciu najwyższych ładunków czynnika pierwszego były podstawą do przeprowadzenia analizy skupień i sporządzenia dendrogramów

wykazujących podobieństwa między składem pokarmu badanych gatunków ryb (dystans Euklidesowy, metoda Warda).

Z uwagi na fakt, że badane osobniki wykazywały statystycznie istotne różnice pod względem długości i biomasy, analizę diety (testem Kruskala-Wallisa oraz analizę skupień) przeprowadzono w oparciu o udziały procentowe kategorii pokarmowych w całkowitej biomasy pokarmu.

Do obliczeń używano pakietu STATISTICA (StatSoft 2010).

4. Wyniki

4.1. Charakterystyka siedlisk

We wszystkich badanych parametrach środowiskowych, z wyjątkiem temperatury wody, stwierdzono istotne różnice pomiędzy siedliskami na badanych stanowiskach rzeki Warty (test Kruskala-Wallisa, Tab. 2). Porównanie siedlisk przybrzeżnych (H_1 i H_{11}) wykazało statystycznie istotne wyższe wartości bentonicznej (zarówno BCPOM, jak i BFPOM) i transportowanej (TPOM) materii organicznej na WAA, oraz granulacji nieorganicznego podłoża (SI) na WAB (Tab. 2). W siedliskach strefy przejściowej (H_2 i H_{12}) odnotowano różnice w głębokości i szybkości prądu (Tab. 2). Największą głębokość odnotowano w siedlisku H_{12} (WAB), natomiast szybkość prądu osiągała najwyższą średnią wartość w naturalnym odcinku rzeki (WAA) w siedlisku H_2 (Tab. 1). W siedlisku H_{12} stwierdzono ponadto obecność zanurzonych makrofytów wraz z sedymentującą na nich transportowaną materią organiczną (TPOMs), a także zwiększoną masę BPOM (Tab. 2).

4.1.1. Bentoniczna i transportowana materia organiczna (BPOM, TPOM)

W analizowanym sezonie masa bentonicznej materii organicznej (BPOM) różniła się istotnie statystycznie pomiędzy poszczególnymi siedliskami (test Kruskala-Wallisa, Tab. 2).

Biomasa sedymentującej na dnie materii organicznej była średnio czterokrotnie wyższa w naturalnym odcinku rzeki (WAA). Najwyższe wartości odnotowano przy brzegu (siedlisko H_1) z maksimum w połowie sierpnia, a najniższe w strefie przejściowej H_2 , gdzie materii było trzydziestokrotnie mniej. Na stanowisku poniżej

piętrzenia (WAB) najwyższe wartości BPOM notowano na przełomie lipca i sierpnia wśród zanurzonych makrofitów (H_{12}) (Rys. 2).

We wszystkich siedliskach bentoniczna materia organiczna była zdominowana przez drobnoziarnistą frakcję (BFPOM), która najwyższą masę osiągnęła w siedliskach H_1 i H_{12} , ale najwyższy średni udział procentowy 99,7% – w siedlisku H_2 (najniższy – 71,3% w siedlisku H_{11}). Najwyższą biomasę grubocząsteczkowej materii organicznej (BCPOM) odnotowano w zamulonej strefie przybrzeżnej H_1 , a najwyższy średni udział procentowy w siedlisku H_{11} , gdzie stanowiła 28,7% bentonicznej materii organicznej (Rys. 2).

Na WAA ilość BFPOM zmniejszała się w kierunku środka koryta rzeki, natomiast na WAB, gdzie rozwinęły się zanurzone makrofity, odnotowano jej wzrost (Rys. 2).

Stosunek wartości BCPOM do BFPOM zmieniał się sezonowo, osiągając najwyższe wartości w strefie przybrzeżnej (H_{11}) zaburzonego odcinka rzeki. Obfitość grubo- i drobnocząsteczkowej materii organicznej na WAA była ujemnie skorelowana z szybkością prądu i granulacją nieorganicznego podłoża (Tab. 3).

Przepływ na badanych stanowiskach był ustabilizowany i wykazywał podobne wartości (Rys. 3A). Biomasa unoszonej materii organicznej (TPOM) w całym cyklu badawczym była średnio dwukrotnie wyższa w naturalnym odcinku rzeki. Najwyższe wartości na obydwu stanowiskach zanotowano w drugiej połowie czerwca (na WAA $57,1 \text{ g m}^{-3}$, a na WAB $51,8 \text{ g m}^{-3}$) a najniższą na początku lipca – $0,48 \text{ g m}^{-3}$ (Rys. 3B).

4.1.2. Zanurzona roślinność naczyniowa

Dynamiczny wzrost obfitości płątów zanurzonej roślinności naczyniowej na zwirowym podłożu siedliska H_{12} obserwowano od początku czerwca (z najniższą wartością $45,8 \text{ g sm m}^{-2}$); do najwyższej odnotowanej w sierpniu ($133,6 \text{ g sm m}^{-2}$, Rys. 3C).

Biomasa rozwijających się rdestnic wraz z sedymentującą na nich materią organiczną (TPOMs) wykazują istotną statystycznie korelację z głębokością (Tab. 3). Odnotowano różnice w ilości transportowanej materii organicznej osadzonej na liściach obu gatunków rdestnic (test Kruskala-Wallisa, $H=135,25$, $p<0,000$, Rys. 3D). We wrześniu w wyniku wysokich jesiennych upustów wody ze zbiornika Jeziorsko, makrofity zostały wyrwane lub zasypane w siedlisku.

4.1.3. Zróźnicowanie siedlisk

Dyskryminacja siedlisk na podstawie ich parametrów (włączając, obok elementów abiotycznych, również biotyczne, takie jak obecność zanurzonych makrofitów oraz ilość osadzonej na nich materii organicznej) okazała się wysoce istotna (λ Wilksa=0,0001; $F_{\text{usun.}}=27,814$; $p<0,000$). Parametrami, które miały największy wkład do ogólnej dyskryminacji siedlisk okazały się: masa bentonicznej grubo- ($F_{\text{usun.}}=12,181$; $p<0,000$) i drobnocząsteczkowej materii organicznej ($F_{\text{usun.}}=12,030$; $p<0,000$), granulacja nieorganicznego podłoża ($F_{\text{usun.}}=7,888$; $p<0,002$), a także obecność rdestnic ($F_{\text{usun.}}=5,968$; $p<0,008$) wraz z sedymentującą na nich materią organiczną ($F_{\text{usun.}}=3,454$; $p<0,046$). Test chi-kwadrat wykazał, że obie funkcje dyskryminacyjne są istotne statystycznie ($p<0,000$). Na pierwszej funkcji dyskryminacyjnej najmocniej ważyły pokrycie dna makrofitami oraz osadzona na nich materia organiczna, podczas gdy na drugiej, biomasa BFPOM i uziarnienie nieorganicznego podłoża. Funkcja dyskryminacyjna pierwsza wyjaśniała 87,8% zmienności, podczas gdy sumarycznie pierwsza i druga 99,0% (Rys. 4).

Dyskryminacja siedlisk na podstawie głównych taksonów makrobezkręgowców bentosowych również okazała się wysoce istotna (λ Wilksa=0,1002; $F_{\text{usun.}}=14,815$; $p<0,000$). Taksonami, które miały największy wkład do ogólnej dyskryminacji siedlisk były: Oligochaeta ($F_{\text{usun.}}=25,697$; $p<0,000$), Odonata ($F_{\text{usun.}}=14,766$; $p<0,000$), Diptera inne ($F_{\text{usun.}}=12,212$; $p<0,000$) a także Bivalvia ($F_{\text{usun.}}=9,242$; $p<0,000$). Test chi-kwadrat wykazał, że obie funkcje dyskryminacyjne były istotne statystycznie ($p<0,000$). Na pierwszej funkcji dyskryminacyjnej najmocniej ważyły Oligochaeta oraz Diptera inne, podczas gdy na drugiej – Odonata i Chironomidae. Funkcja dyskryminacyjna pierwsza wyjaśniała 69,4% zmienności, podczas gdy sumarycznie pierwsza i druga 97,2% (Rys. 5A).

Łącznie na stanowisku WAA stwierdzono występowanie 32 taksonów ochotkowatych, natomiast na WAB 26, z których 25 obserwowano równocześnie na obydwu stanowiskach (Tab. 4). Indeks homogenizacji Jaccarda oszacowany dla zgrupowania Chironomidae, wykazał podobieństwo pomiędzy odcinkiem naturalnym i zaburzonym na poziomie 76%.

Analiza dyskryminacyjna siedlisk Warty przeprowadzona na podstawie bentonicznych gatunków Chironomidae również okazała się wysoce istotna (λ Wilksa=0,0001; $F_{\text{usun.}}=27,814$; $p<0,000$).

Wilksa=0,0085; $F_{\text{usun.}}=32,168$; $p<0,000$). Największy wkład do ogólnej dyskryminacji siedlisk miały: *R. demeijerei* ($F_{\text{usun.}}=84,505$; $p<0,000$), *Procladius* sp. ($F_{\text{usun.}}=16,670$; $p<0,000$), *P. camptolabis* ($F_{\text{usun.}}=9,027$; $p<0,000$) *P. nubeculosum* ($F_{\text{usun.}}=9,002$; $p<0,000$) oraz *C. riparius* ($F_{\text{usun.}}=8,997$; $p<0,000$). Test chi-kwadrat wykazał, że obie funkcje dyskryminacyjne były istotne statystycznie ($p<0,000$). Na pierwszej funkcji dyskryminacyjnej najmocniej ważyły *R. demeijerei* oraz *P. nubeculosum*, podczas gdy na drugiej, *Procladius* sp. i *G. cauliginellus*. Funkcja dyskryminacyjna pierwsza wyjaśniała 84,1% zmienności, podczas gdy sumarycznie pierwsza i druga 98,2% (Rys. 5B).

4.2. Zasoby pokarmowe ryb

4.2.1. Zooplankton

Zooplankton na obu stanowiskach badań różnił się istotnie pod względem ilościowym i jakościowym (Rys. 6). Zagęszczenie mikroskorupiaków w odcinku poniżej tamy zbiornika było ponad dwieście (test U Manna-Whitneya, $p<0,002$), a biomasa prawie sto pięćdziesiąt razy wyższa (test U Manna-Whitneya, $p<0,003$) niż w Warcie powyżej piętrzenia. Na WAB najwyższe wartości obfitości zooplanktonu odnotowano pod koniec sierpnia (83030 osobn. m^{-3} o łącznej biomasy 14734 mg m^{-3}), a najniższe na początku czerwca (1730 osobn. m^{-3} ; 188 mg m^{-3}). Zgrupowanie skorupiaków planktonowych zdominowane było przez Cladocera, których udział w całym cyklu badawczym wynosił średnio 77,1%, z dominującym taksonem *Daphnia galeata* G.O. Sars. Średni udział tego gatunku w ogólnym zagęszczeniu zooplanktonu wynosił 36,0%, najliczniej występując pod koniec okresu badawczego (42000 osobn. m^{-3}). Wioślarki o mniejszych rozmiarach, takie jak *Bosmina coregoni* Baird i *Chydorus sphaericus* (O.F. Müller) pojawiły się w sierpniu, a maksymalne wartości ich zagęszczenia stwierdzono pod koniec tego miesiąca (odpowiednio 39000 i 26000 osobn. m^{-3}). W tym okresie odnotowano także nieliczną drapieżną wioślarkę *Leptodora kindtii* (Focke). W zooplanktonie występowały również Copepoda (średnio w cyklu 22,9%, z maksimum w drugiej połowie lipca (Rys. 6) i dominującym gatunkiem *Acanthocyclops einslei* Mirabdullayev i Defaye. Pozostałe odnotowane taksony widłonogów to *Thermocyclops krassus* (Fischer), *Eudiaptomus gracilis* (Sars), *Mesocyclops leuckartii* (Claus) i *Microcyclops varicans* (Sars).

Dynamika sezonowa zooplanktonu na stanowisku WAA wykazywała znaczną zmienność. Najniższe zagęszczenie odnotowano na początku czerwca (30 osobn. m⁻³), a najwyższe na początku lipca i sierpnia (odpowiednio 1070 i 1265 osobn. m⁻³). Zgrupowanie skorupiaków planktonowych było zdominowane przez Copepoda (średnio 75% zagęszczenia i 47% biomasy). Organizmy te występowały najliczniej na początku lipca oraz na początku sierpnia (odpowiednio 1030 osobn. m⁻³; 1060 mg m⁻³) (Rys. 6). Gatunkiem dominującym był *M. leuckarti*, towarzyszyły mu mniej liczne *A. einslei* oraz *E. gracilis*. Na stanowisku WAA, mimo wyraźnie niższego zagęszczenia odnotowano większą różnorodność wioślarek (7 taksonów), o wyraźnie zaznaczonej dynamice sezonowej. W pierwszym terminie poboru prób stwierdzono niskie zagęszczenie *Disparalona rostrata* (Koch) (30 osobn. m⁻³). Na przełomie czerwca i lipca pojawiła się *Alona* sp. (średnio 8,5% zagęszczenia zooplanktonu), zaobserwowano także duże formy wioślarek *Simocephalus* sp., *Sida crystallina* (O.F. Müller) i *Eurycercus lamellatus* (O.F. Müller) oraz stwierdzono obecność *B. coregoni* oraz *L. kindtii* (Rys. 6).

4.2.2. Fauna naroślinna

Skład taksonomiczny fauny naroślinnej zasiedlającej dwa gatunki rdestnic był podobny, natomiast zagęszczenie makrobezkręgowców było 1,5 raza, a ich biomasa dwukrotnie wyższa na rdestnicy nitkowatej w porównaniu ze łsnącą (Rys. 7).

Taksonami występującymi najliczniej były drapieżna *Hydra* sp., której średni udział wynosił 67,6% na rdestnicy łsnącej oraz 64,4% na nitkowatej, i larwy ochotkowatych (odpowiednio 29,5% i 33,5%). Gastropoda, z rodzaju *Lymnaea*, miały niewielki udział w zagęszczeniu fauny naroślinnej (0,5-1%), ale były znaczące w jej biomacie (23,4% na rdestnicy nitkowatej i 6,5% na łsnącej). Oligochaeta występowały na makrofitach nielicznie przez cały okres badawczy. Imagines owadów oraz larwy Simuliidae, Ephemeroptera i Trichoptera występowały sporadycznie, zarówno na *P. pectinatus*, jak i *P. lucens*. Na obu gatunkach rdestnicy najniższe zagęszczenie i biomasę bezkręgowców odnotowano w pierwszym okresie kolonizacji (odpowiednio 2397 i 2895 osobn. m⁻²; 5,5 i 6,0 g m⁻²), a najwyższe w sierpniu (odpowiednio 96732 i 74872 osobn. m⁻²; 132,8 i 36,2 g m⁻²) (Rys. 7).

Chironomidae reprezentowane były głównie przez larwy z podrodziny Orthoclaadiinae, i plemienia Chironomini (Chironominae), które stanowiły na *P. pectinatus* 64%, a na *P. lucens* 30% ogólnego zagęszczenia ochotkowatych.

Tanytarsini oraz drapieżniki z podrodziny Tanypodinae występowały nielicznie. Poczwaraki stanowiły na rdestnicy nitkowatej 5,2%, a na lśniącej 3,5% średniego zagęszczenia ochotek (Rys. 8).

Wśród Orthoclaadiinae wyróżniono *C. bicinctus* i *C. sylvestris* oraz *Rheocricotopus* sp., a pośród Chironomini: *D. nervosus*, *P. nubeculosum*, *E. albipennis*, *G. cauliginellus* i *P. gracilior* (Rys. 9).

Odnotowano istotne statystycznie różnice w zagęszczeniach ochotek zasiedlających rdestnice (test Kruskala-Wallisa, $H=3,87$, $p<0,005$).

4.2.3. Bentos

Wykazano istotne różnice w składzie taksonomicznym oraz obfitości makrobezkręgowców bentosowych zarówno pomiędzy stanowiskami, jak i siedliskami (test Kruskala-Wallisa, $H=73,93$, $p<0,000$). W naturalnym odcinku rzeki obserwowano bardziej różnorodny, lecz mniej liczny zespół bentofauny, ich zagęszczenie było 2,5 raza niższe, a biomasa aż sześciokrotnie mniejsza niż w odcinku zaburzonym (Rys. 10-11).

W naturalnym odcinku rzeki (WAA) w siedlisku przybrzeżnym (H_1) najliczniej występowały zasiedlające muliste osady skąposzczety (*Oligochaeta*, 49,1% średniego zagęszczenia bentofauny w całym okresie badań), a subdominantem były muchówki Chironomidae 42,8%. Udział pozostałych taksonów wynosił 8,2%; odnotowano występowanie ślimaków (głównie *Bithynia* sp. i *Viviparus* sp.). Roślinność ziemnowodną strefy brzegowej, nielicznie, ale przez cały okres badań zasiedlały larwy ważek (Gomphidae oraz Coenagrionidae), chrzączek oraz drapieżnej żylenicy nadwodnej (*Sialis lutaria* (L.)) z rzędu wielkoskrzydłych (Rys. 10).

W strefie przejściowej (H_2) o wartkim przepływie i piaszczystym dnie proporcja ochotkowatych zwiększyła się do 68,8% w ogólnym zagęszczeniu makrobezkręgowców bentosowych, natomiast udział *Oligochaeta* zmniejszył się prawie dwukrotnie (23,8%). W siedlisku H_2 pojawiły się także inne muchówki (Limoniidae i Tipuliidae, łącznie 4,5% średniego zagęszczenia) oraz jętki (Ephemeroptera 1,2%). Stwierdzono obecność filtrujących małży (*Pisidium* sp. 0,5%) i meszek (Simuliidae 0,4%). W biomacie dominowały Chironomidae (99,7%) (Rys. 10).

Wśród Chironomidae najliczniej reprezentowana była podrodzina Chironomini, która stanowiła 90,2% średniego zagęszczenia ochotek na H_2 i 61,4% na H_1 (Rys. 12).

Strefę brzegową (H_1) zasiedlały larwy *P. nubeculosum* (średnio 808 osobn. m^{-2} ; 26,0%), *C. riparius* (480 osobn. m^{-2} ; 15,4%), filtratory z plemienia Tanytarsini (25,9%) z dominacją *Tanytarsus* sp. (654 osobn. m^{-2} , 21,0%) i *C. mancus* (151 osobn. m^{-2} , 4,9%). Obecne były również drapieżne Tanypodinae (11,0%), których większość stanowiły larwy *Procladius* sp. (297 osobn. m^{-2} , 9,6%) (Rys. 13).

W strefie przejściowej (H_2) najliczniej występowały: psammofilna *R. demeijerei* (średnio 677 osobn. m^{-2} ; 48,6%) i *C. mancus* (105 osobn. m^{-2} ; 7,6%), pojawił się również *C. bicinctus* (Rys. 13).

W obydwu badanych siedliskach występował *P. albimanus* (371 osobn. m^{-2} na H_1 , 11,9% i 148 osobn. m^{-2} ; 10,7% na H_2) (Rys. 13).

Najwyższe zagęszczenie i biomasa zoobentosu odnotowano na WAB w siedlisku przybrzeżnym H_{11} (średnio w całym okresie badań 12862 osobn. m^{-2} , 55,4 g m^{-2}), gdzie dominowały larwy ochotek, których udział w zagęszczeniu bentofauny wynosił 69,9%. Subdominantami w badanym siedlisku były skąposzczety (Oligochaeta; 28,2%). Przy brzegu odnotowano także niewielki udział ślimaków z rodzajów *Bithynia*, *Lymnaea*, *Valvata* i *Viviparus* (1,1%) (Rys. 11).

Strefę przejściową (H_{12}) najliczniej zasiedlały Chironomidae (79,9%) i Oligochaeta (18,3%). Udział mięczaków był niewielki (0,6% dla *Pisidium* sp. i 0,6% dla: *Bithynia* sp., *Lymnaea* sp., *Valvata* sp. i *Viviparus* sp.). Od połowy lipca do końca sierpnia obserwowano także inne taksony (0,6%), takie jak larwy chrząszczy wodnych (Dytiscidae, Haliplidae) oraz pluskwiaki (Heteroptera) i, w końcowym okresie badań, muchówki Tabanidae (Rys. 11).

Wśród Chironomidae najliczniej reprezentowane były Chironomini, których udział w strefie brzegowej wynosił 93,9% a w przejściowej 85,5% (Rys. 14). Pelofilne larwy *C. riparius* licznie występowały w całym okresie badań, przy brzegu (H_{11}) odnotowano średnio 5102 larw na m^{-2} , co stanowiło około 60% zgrupowania ochotek, a w strefie przejściowej (H_{12}) dwukrotnie mniej (2405 osobn. m^{-2} , 30,9%). Liczne w tym zgrupowaniu były *P. nubeculosum*, których zagęszczenie w obydwu siedliskach było podobne (2108 osobn. m^{-2} , 23% na H_{11} i 2808 osobn. m^{-2} , 36,1% na H_{12}) (Rys. 15). W obydwu habitatach stwierdzono również *G. caulinellus* oraz *D. nervosus*, które liczniej zasiedlały strefę przejściową (średnio 585 i 345 osobników/ m^2). *M. chloris*, *P. albimanus*, *C. defectus* oraz związany z roślinnością zanurzoną drapieżnik *P. gracilior* występowały sporadycznie. Udział drapieżników z podrodziny

Tanypodinae (*A. monilis*, *Procladius* sp.) nie przekraczał 1%. Ponadto, w strefie między brzegiem a nurtem (H_{12}) odnotowano wyższy udział filtrujących Tanytarsini, z dominacją *C. mancus* (643 osobn. m^{-2} , 8,3%), oraz Orthoclaadiinae reprezentowanych głównie przez rodzaj *Cricotopus* (*C. bicinctus*, *C. sylvestris*) (Rys. 15).

4.3. Ichtyofauna w Warcie

Na obydwu stanowiskach odnotowano 11 gatunków ryb: Percidae: okoń (*Perca fluviatilis* Linnaeus), jazgarz (*Gymnocephalus cernuus* Linnaeus), sandacz (*Stizostedion lucioperca* Linnaeus), Esocidae: szczupak (*Esox lucius* Linnaeus), Cyprinidae: płoć (*Rutilus rutilus* Linnaeus), jaź (*Leuciscus idus* Linnaeus), leszcz (*Abramis brama* Linnaeus), ukleja (*Alburnus alburnus* Linnaeus), krap (*Abramis bjoerkna* Linnaeus), Gasterosteidae: ciernik (*Gasterosteus aculeatus* Linnaeus) oraz Lotidae: miętus (*Lota lota* Linnaeus).

W odcinku naturalnym (WAA) dodatkowo stwierdzono występowanie: klenia (*Squalius cephalus* Linnaeus), bolenia (*Leuciscus aspius* Linnaeus), kielbia (*Gobio gobio* Linnaeus), wzdręgi (*Scardinius erythrophthalmus* Linnaeus), śliza (*Barbatula barbatula* Linnaeus), suma (*Silurus glanis* Linnaeus) oraz jednego gatunku minoga (minóg ukraiński, *Eudontomyzon mariae* (Berg)), natomiast w zaburzonym (WAB): kozy pospolitej (*Cobitis taenia* Linnaeus), lina (*Tinca tinca* Linnaeus), karasia pospolitego (*Carassius carassius* Linnaeus) oraz czebaczka amurskiego *Pseudorasbora parva* (Temminck i Schlegel).

Gatunkiem dominującym na WAA był okoń, (35,1% całkowitego średniego zagęszczenia ryb), a subdominantem płoć (21,4%); licznie występowały także krap (18,4%), kielb (6,7%), leszcz (4,0%) oraz jazgarz (3,8%). Udział pozostałych gatunków wynosił średnio od 1 do 3% całkowitego zagęszczenia ichtiofauny. Największe zagęszczenie ryb na WAA odnotowano w końcu sierpnia, a najmniejsze – na początku czerwca (Rys. 16).

Struktura zgrupowania ryb na stanowisku poniżej piętrzenia (WAB) była zdominowana przez płoć, której udział wynosił prawie 40%. Licznie występowały także okoń (16,3%) i jazgarz (13,1%). Pozostałe gatunki ryb występowały nielicznie, a zagęszczenie krapia było mniejsze aż trzykrotnie w porównaniu z WAA. Zaobserwowano natomiast duże zagęszczenie ciernika, który stanowił średnio 11,8% ryb wśród zanurzonych makrofity, podczas gdy w odcinku niezaburzonym niespełna

1%. Wartości zagęszczenia ryb poniżej piętrzenia podlegały wahaniom; najniższe odnotowano na początku lipca, najwyższe na początku sierpnia (Rys. 16).

Indeks homogenizacji Jaccarda wykazał podobieństwo ichtiofauny na dwóch stanowiskach badań na poziomie 50%.

Do analizy diety wybrano dominujące gatunki ryb. Przeanalizowano łącznie 341 przewodów pokarmowych, w tym: ze stanowiska WAA – 166, a ze stanowiska WAB – 175 (Tab. 5). Wykazano istotne statystycznie różnice w długości ciała (LT) oraz biomasy (B) badanych osobników (test Kruskala-Wallisa, $H=136,26$, $p<0,000$, test Kruskala-Wallisa, $H=132,73$, $p<0,000$). Wśród badanych ryb nie odnotowano osobników z pustymi przewodami pokarmowymi. Najwyższe wartości współczynnika wypełnienia (FC) odnotowano dla jazgarzy żerujących poniżej tamy zbiornika, a najniższe dla okoni z naturalnego odcinka Warty (Tab. 5).

Kondycja (wyrażona współczynnikiem Fultona) okonia i jazgarza na obydwu stanowiskach była podobna. Różnice istotne statystycznie odnotowano dla płoci (test Kruskala-Wallisa, $H=69,30$, $p<0,000$) która wykazywała lepszą kondycję w odcinku rzeki poniżej piętrzenia (Rys. 17).

4.4. Preferencje pokarmowe dominujących gatunków ryb

4.4.1. Dieta jazgarza

W diecie jazgarza, żerującego w naturalnym odcinku rzeki (WAA), dominowały larwy owadów: ochotek (Chironomidae), ważek (Odonata), chruścików (Trichoptera) i jętek (Ephemeroptera) (Rys. 18A). Pokarm uzupełniający stanowiły larwy muchówek Simuliidae oraz detrytus. Zooplankton stanowił niewielką część biomasy pokarmu jazgarza (średnio 2,7%), z czego większą część stanowiły Copepoda. Wioślarki reprezentowane były nielicznie; dominowała drobna naroślinna *Alona* sp., która stanowiła jedną trzecią biomasy Cladocera w cyklu badawczym. Znacznie większe wioślarki, takie jak: *L. kindtii*, *S. crystallina* i *Simocephalus* sp., występowały sporadycznie (średnio 2,1-8,6%) (Rys. 18B). Chironomidae stanowiły od 16,2% biomasy pokarmu (pod koniec sierpnia) do 79,6% na początku lipca. Spośród ochotkowatych najczęściej pożieranymi ofiarami były larwy z plemienia Chironomini (zbieracze 65,5%) i filtratory z plemienia Tanytarsini (26,5%), natomiast drapieżne Tanypodinae stanowiły tylko 6,6% średniej biomasy ochotek w pokarmie (Rys. 18C). Najliczniej, przez cały okres badawczy, w diecie jazgarza pojawiał się pelofilny

C. riparius, którego udział wahał się w przedziale od 20,2% do 63,4%. Licznie występowały też *P. nubeculosum* i drapieżna *P. camptolabis*, których maksymalne udziały w biomasie Chironomidae odnotowano w drugiej połowie czerwca (odpowiednio 31,4% i 8,2%) oraz *P. albimanus* (z maksimum 10,7%). Wśród ofiar plemię Tanytarsini reprezentowały *C. mancus* oraz *T. lobatifrons*, najliczniejsze w lipcu (odpowiednio 12,0% i 7,8%), natomiast drapieżniki z rodzaju *Procladius* (Tanypodinae) najliczniej pożerane były pod koniec sierpnia (9,6%) (Rys. 18D). Larwy innych owadów, tj. ważek (Gomphidae oraz Coenagrionidae) miały wysoki udział w biomasie pokarmu w sierpniu (w końcowej fazie okresu badawczego blisko 78,2%), natomiast maksymalne udziały jętek i chruścików w biomasie pokarmu wynosiły odpowiednio 13,5% oraz 11,5% (Rys. 18A).

Inne proporcje ofiar stwierdzono w przewodach pokarmowych jazgarzy żerujących w rzece poniżej piętrzenia (WAB) wśród zanurzonych makrofytów (test Kruskala-Wallisa, Tab. 6). Podstawą ich diety były Chironomidae (Rys. 19A), których średni udział w biomasie pokarmu jazgarzy stanowił 40,8%. Larwy chruścików stanowiły 13,0% biomasy pokarmu. W pokarmie dodatkowo odnotowano chwytane z powierzchni wody imagines (5,1%), a także glony i detrytus. Kolejną ważną grupą w diecie był zooplankton (23,2% Rys. 19A), z dużymi formami wioślarek *L. kindtii* i *D. galeata* (odpowiednio 51,3% i 37,5% zooplanktonu w pokarmie). Skorupiaki niewielkich rozmiarów, takie jak *Bosmina* sp. i widłonogi (Copepoda) pojawiły się w pokarmie jazgarza w drugiej połowie lipca i stanowiły niewielki udział w biomasie zooplanktonu (odpowiednio 9,3% i 1,8%, Rys. 19B). Dominującymi ofiarami spośród ochotek były zbieracze z plemienia Chironomini (71,3%) i oraz Orthocladinae (23,2%), natomiast filtratory Tanytarsini oraz drapieżne Tanypodinae miały niewielki udział w biomasie ochotkowatych stwierdzonych w pokarmie (odpowiednio 3,7% i 0,9%) (Rys. 19C). Najliczniej i przez cały okres badawczy występowały formy bentoniczne, *G. cauliginellus*, którego udział wahał się w przedziale 5,7%-51,8% oraz *C. bicinctus* (średnio 16,0%), *C. riparius* (17,0%), *D. nervosus* (8,4%) i *P. nubeculosum* (11,9%). W pokarmie obecne były również taksony naroślinne, takie jak *C. sylvestris*, *P. gracilior* i *Rheocricotopus* sp. (odpowiednio 4,7%, 3,1% i 2,5%) (Rys. 19D).

4.4.2. Dieta okonia

Głównymi składnikami pokarmu okoni żerujących w naturalnym odcinku rzeki były, podobnie jak u jazgarzy, larwy owadów: Chironomidae (32,7%), Odonata (25,0%) i Ephemeroptera (19,0%) (Rys. 20A). Inne owady obecne w diecie okoni to imagines pobierane z powierzchni wody, larwy Trichoptera oraz Heteroptera (odpowiednio 2,8%, 4,9% i 3,6%). W pokarmie odnotowano także detrytus oraz fragmenty roślin ziemnowodnych (Rys. 20A). Udział zooplanktonu był niewielki (6,1%). W początkowej fazie badań w diecie stwierdzono jedynie wioślarki z rodzaju *Alona*, w późniejszym okresie pojawiły się dominujące duże formy Cladocera: *S. crystallina* i *Simocephalus* sp. oraz widłonogi. Generalnie stanowiły one odpowiednio 36,8%, 26,3%, i 14,4% biomasy zooplanktonu w diecie (Rys. 20B). Spośród ochotek stwierdzonych w pokarmie przeważającą część stanowiły Chironomini (47,6%), Tanypodinae (24,2%) i Tanytarsini (16,5%), natomiast udział Orthoclaadiinae wynosił tylko 7,9% (Rys. 20C). Biorąc pod uwagę poszczególne gatunki ochotek najwyższą biomasę osiągnęła drapieżna, zasiedlająca muliste osady *A. monilis*, której udział wahał się od 7,2% do 30,5%. Licznie występowały inne formy pelofilne, takie jak *G. cauliginellus* (16,7%), *C. riparius* (11,7%), obserwowany w przewodach pokarmowych od połowy lipca, *P. nubeculosum* (6,3%) i *D. nervosus* (1,3%) oraz psammofilny *P. albimanus* 2,5% (Rys. 20D). Larwy z plemienia Tanytarsini znaczną biomasę w treści pokarmowej osiągnęły dopiero w końcu okresu badawczego (29,0%); reprezentowane były przez taksony *T. lobatifrons* oraz *Rheotanytarsus* sp. (odpowiednio 6,8% i 3,2%). Stwierdzono również formy naroślinne *P. gracilior* (4,8%) oraz *Rheocricotopus* sp. (0,7%) (Rys. 20D).

Z kolei w rzece poniżej piętrzenia (WAB) głównymi ofiarami okonia były skorupiaki planktonowe, których udział w pokarmie był istotnie większy w porównaniu z WAA i wynosił 49,6% (test Kruskala-Wallisa, Tab. 6) oraz Trichoptera (*Hydropsyche* sp.) 18,3%. Odnotowano też nieznaczny udział larw Ephemeroptera (1,3%) i Trichoptera (0,7%). Obok larw owadów największy udział w składzie pokarmu miały imagines 5,6%. Pokarm uzupełniający stanowił detrytus oraz fragmenty makrofitów i glonów (Rys. 21A).

Udział zooplanktonu w diecie zmieniał się sezonowo od 35,5% do 88,2% (Rys. 21A). Większość stanowiły wioślarki, *D. galeata* i *B. coregoni* oraz drapieżna *L. kindtii*

(odpowiednio 54,8%, 18,8% i 18,7%). Copepoda miały niewielki udział w biomacie zooplanktonu (7,6%), z maksimum w sierpniu (30,5%). Stwierdzono także nieliczne osobniki *C. sphaericus* (Rys. 21B). Oprócz Cladocera, duży udział w pokarmie okoni miały Chironomidae (9,8%). Największą obfitość ochotek odnotowano w sierpniu (51,5% biomasy pokarmu, Rys. 21A); okoń żerował głównie na Chironomini (64,4%) oraz Orthoclaadiinae (21,2%), a w znacznie mniejszej ilości na Tanypodinae (9,9%, Rys. 21C). Gatunkiem najliczniejszym w treści jelita był związany z mulistymi osadami *G. cauliginellus*, którego udział w biomacie ochotek dochodził nawet do 100% na początku lipca. Inne formy pelofilne obecne w przewodach pokarmowych to *C. bicinctus* (14,2%) i *D. nervosus* (2,5%). Taksony związane z roślinnością zanurzoną reprezentowane były przez *E. albipennis* (10,5%), *P. gracilior* (10,0%) oraz *Rheocricotopus* sp. (2,5%) (Rys. 21D).

4.4.3. Dieta płoci

Płoc w naturalnym odcinku rzeki (WAA) żerowała głównie na larwach ochotkowatych, które stanowiły 23,6% masy pokarmu, i larwach chruścików (19,3%) oraz imagines owadów (10,7%). W przewodach pokarmowych płoci obecne były także meszki (Simuliidae, 8,8%) oraz larwy Ephemeroptera (3,3%). Treść przewodów pokarmowych płoci wypełniał również detrytus (26,1%) oraz fragmenty roślinności ziemnowodnej (6,5%) (Rys. 22A). Udział skorupiaków planktonowych w pokarmie był nieznaczny (1,7% całkowitej biomasy pokarmu), przy czym Copepoda stanowiły 27,3% zooplanktonu. Odnotowano również niewielkie formy Cladocera, w pierwszym terminie badań była to jedynie *D. rostrata* (średnio 16,7%), a następnie pojawiły się *Alona* sp. (35,8%) i *B. coregoni* (1,3%). Duże formy reprezentowała drapieżna *L. kindtii* (17,0%) i *Simocephalus* sp. (1,9%) (Rys. 22B). Chironomidae były najliczniej reprezentowane przez plemię Tanytarsini (37,5%), odnotowano także duży udział Orthoclaadiinae (25,8%), Chironomini (23,8%) oraz Tanypodinae (12,6%) (Rys. 22C). Dominował *Rheotanytarsus* sp., którego udział w biomacie ochotek w sezonie badawczym systematycznie wzrastał i na początku sierpnia osiągnął maksimum (58,0%). W przewodach pokarmowych licznie występował naroślinny *Rheocricotopus* sp. (4,7%-28,9%), a także larwy związane z mulistymi osadami: *A. monilis* (10,0%), *C. bicinctus* (8,3%), *P. nubeculosum* (5,7%), *C. riparius* (8,9%), *G. cauliginellus* (2,6%) (Rys. 22D).

W Warcie poniżej piętrzenia (WAB) głównym składnikiem pokarmu płoci był zooplankton, którego udział wahał się od 6,5% do 97,6% (średnio 59,2%) (Rys. 23A) i był istotnie większy w porównaniu z jego udziałem na stanowisku WAA (test Kruskala-Wallisa, Tab. 6). Oprócz zooplanktonu i larw muchówek, w pokarmie płoci odnotowano znaczny udział imagines, które na początku lipca stanowiły aż 39,1% składu pokarmu. Larwy Trichoptera oraz Ephemeroptera miały znaczenie marginalne (odpowiednio 2,5% i 0,7%), a uzupełnienie diety stanowił detrytus, sinice oraz inne glony (Rys. 23A).

Wśród wioślarek dominowały obecna przez niemal cały okres badań *D. galeata* (69,0%) oraz *B. coregoni* (18,4%), która pojawiła się dopiero w sierpniu. Odnotowano również duży udział drapieżnej *L. kindtii* (11,9%); *C. sphaericus* i Copepoda występowały nielicznie (Rys. 23B). Udział Chironomidae w diecie wynosił od 1,1% do 45,7% (średnio 18,6%). Proporcja Orthoclaadiinae (47,4%) do Chironomini (47,2%), była wyrównana, odnotowano także Tanytarsini (3,3%) i Tanypodinae (2,1%) (Rys. 22C). Dominacja naroślinnych Orthoclaadiinae to efekt żerowania na *C. sylvestris* (22,1%), *C. bicinctus* (18,3%), *P. gracilior* (12,5%) oraz *Rheocricotopus* sp. (6,9%). W diecie licznie występowały również taksony pelofilne: *C. riparius* (21,3%), który maksymalny udział osiągnął na początku lipca (51,0%). Odnotowano również *G. cauliginellus* (3,9%), *P. nubeculosum* (3,3%) i *D. nervosus* (4,7%) (Rys. 23D).

4.4.4. Strategie żerowania i indeksy znaczenia poszczególnych kategorii pokarmowych

Analiza strategii żerowania w oparciu o graficzną metodę Costello z poprawką Amundsena i in., pozwala zaklasyfikować okonia i płoć do generalistów a jazgarza jako bentofaga (Rys. 24). Dieta wszystkich trzech gatunków, żerujących w różnych siedliskach obejmowała wiele składników, ryby eksploatowały występujące najliczniej a zarazem łatwe do pochwycenia ofiary.

W naturalnym odcinku Warty (WAA) dominującymi ofiarami były larwy Chironomidae. Najwyższą frekwencję, biomasę oraz wartość indeksu znaczenia (%IRI) dla tej grupy muchówek stwierdzono w żołądkach jazgarzy (Tab. 7). W pokarmie okonia i płoci proporcja ochotkowatych nie była tak wysoka. Okoń dodatkowo odżywiał się większymi larwami Ephemeroptera i Odonata, natomiast płoć – Trichoptera i detrytusem (Rys. 24, Tab. 7). Spośród ochotek największe znaczenie

miały formy pelofilne, takie jak *C. riparius* w diecie jazgarza i drapieżne *A. monilis* w pokarmie okonia oraz filtrujące *Rheotanytarsus* sp. w diecie płoci (Tab. 8).

Pokarm ryb żerujących poniżej tamy (WAB) był mniej zróżnicowany niż u osobników z naturalnego odcinka, a jego podstawę stanowiły spływające ze zbiornika Cladocera, których indeks znaczenia najwyższe wartości osiągał dla płoci i okonia; inne kategorie pokarmowe pożerane były rzadziej i w mniejszych ilościach (Rys. 24, Tab. 9). W żołądkach jazgarzy, oprócz Cladocera duże znaczenie miały larwy Chironomidae a wśród nich formy pelofilne *C. bicinctus*, *G. cauliginellus* i *C. riparius* (Tab. 10).

4.4.5. Szerokość niszy i zachodzenie diety badanych gatunków ryb

Jazgarz i płocę wykazywały większą szerokość niszy na WAA, natomiast okoń na WAB (Rys. 25A). Szerokości nisz pokarmowych wyrażone wskaźnikiem Levinsa nie wykazywały różnic istotnych statystycznie między badanymi gatunkami ryb (test Kruskala-Wallisa, $H = 6,74$, $p < 0,241$).

Najwyższą szerokość niszy odnotowano dla okonia w połowie czerwca (0,59), a najniższą dla płoci (0,12) w połowie sierpnia, obie wartości na stanowisku WAB (Rys. 25B).

Zachodzenie diety stwierdzono między wszystkimi badanymi gatunkami ryb na stanowisku poniżej tamy, natomiast w naturalnym odcinku rzeki tylko między okoniem i jazgarzem (Tab. 11, Rys. 26A,B).

5. Dyskusja

5.1. Wpływ piętrzeń na ekosystemy rzeczne

Od najwcześniejszych czasów ludzie osiedleni w deltach wielkich rzek, takich jak Indus, Nil, Eufrat czy Tygrys, starali się kontrolować i regulować przepływy dla własnych korzyści. Rzeki były źródłem wody, nawadniały pola uprawne, służyły transportowi i nawigacji, a później stanowiły także tanie i efektywne źródło wytwarzania energii. Gwałtowny rozwój budownictwa wodnego nastąpił jednak dopiero w XIX w., gdy opracowano metodę generowania energii elektrycznej. Zapory kamienne wyparte zostały przez betonowe, a następnie przez najpopularniejsze do dziś, tamy ziemne (Petts 1984, Allan 1998, Bednarek 2001, Szczerkowska-Majchrzak i Grzybkowska 2008, Benítez-Mora i Camargo 2014). W ciągu ostatnich dziesięcioleci

liczba zbiorników zaporowych gwałtownie wzrosła, zwłaszcza na obszarach stref podzwrotnikowej i zwrotnikowej o dużej ilości opadów i intensywnej erozji gleby. Przykładem tego rodzaju inwestycji jest budowana na rzece Jangcy w Chinach, Zapora Trzech Przełomów. Ta największa na świecie tama pełni szereg funkcji: nawadnia suche tereny północnych Chin, zapobiega powodziom, zwiększa żeglowność rzeki oraz służy generowaniu energii elektrycznej (Yang i in. 2005, Harris 2011, Ashouri i in. 2014). Z drugiej jednak strony, wobec coraz liczniejszych postulatów ekologów, w ostatnich dekadach podejmuje się działania prowadzące do renaturyzacji rzek. Wysokie koszty utrzymania i remontów zapór i związanych z nimi zbiorników, uwarunkowane ich wyeksploatowaniem (tj. wypłyleniem, które ogranicza retencjonowanie wody), przyczyniają się do likwidacji tego typu zabudowy hydrotechnicznej i przywracaniu rzekom naturalnego charakteru. Zjawisko to obserwuje się na przestrzeni ostatnich lat w Stanach Zjednoczonych oraz krajach zachodniej Europy (Born i in. 1998, Bednarek 2001, Szczerkowska-Majchrzak i Grzybkowska 2008, Ansar i in. 2014).

Budowa tam i eksploatacja zbiorników, poprzez zmianę warunków fizyko-chemicznych, powoduje szereg negatywnych skutków, istotnych dla zgrupowań organizmów słodkowodnych nie tylko w odcinku rzeki poniżej piętrzenia, ale przede wszystkim w samym zbiorniku. Ograniczenie przepływu, a w ślad za nim zaburzenia dynamiki transportu osadów, są przyczyną przekształcenia naturalnego lotycznego ekosystemu w sztuczne lenityczne siedlisko (zbiornik), gdzie zawieszone cząstki sedymentują, a biogeny (fosfor) są kumulowane w osadach dennych (Benítez-Mora i Camargo 2014, Tena i in. 2014, Simões i in. 2015). Rytm i miejsce uwalniania ze zbiornika wody oraz osadu do rzeki poniżej piętrzenia wpływają nie tylko na kształt, wielkość i ogólną morfologię koryta rzecznego, ale także parametry fizyko-chemiczne wody, takie jak termika czy nasycenie tlenem (Marzin i in. 2012, Ashouri i in. 2014). Zasilanie puli osadów poniżej zapory jest ograniczone, co przy wzmożonych procesach erozji często prowadzi do pogłębienia i zwężenia koryta przy jednoczesnym spadku prędkości wody; dochodzi także do zmiany granulacji podłoża, z drobniejszego na grubszy substrat. Tak więc, oddziaływanie zbiornika na biocenozę rzeki zależy od jego wielkości, rodzaju i wieku, a także stopnia manipulacji przepływem (Ward i Stanford 1980, Armitage i in. 1995, Horsak i in. 2009).

Wahania poziomu wody powodują destabilizację strefy ekotonowej (Grzybkowska i Dukowska 2002). Integralność ekosystemu rzeczny jest ściśle powiązana z naturalnym rytmem przepływu, a okresowe naprzemienne odsłanianie i zalewanie dna odgrywa ważną rolę w procesach ekologicznych terenów zalewowych (Kiedrzyńska i in. 2008, Zalewski i Kiedrzyńska 2010). Wody rzeczne deponują na tych obszarach bogate w biogeny osady (Graf 2006, Horsak i in. 2009, Górski i in. 2012, Dufour i in. 2014, Zhang i in. 2014). Naturalne różnice w wysokości i częstotliwości wezbrań determinują różnorodność biologiczną strefy ekotonowej, uważanej za najbogatszą w bezkręgowce bentosowe (Penczak i Grzybkowska 1990, Grzybkowska i Dukowska 2002). Takie siedliska mogą pełnić funkcję żerowisk, refugiów, czy miejsc rozrodu wielu gatunków. Jednakże, gdy regulacji rzeki towarzyszy dopływ zanieczyszczeń, organizmy słodkowodne narażone są na wahania stężeń egzogennych, często toksycznych substancji, okresowo uwalnianych ze zbiornika do rzeki poniżej tamy (Urbaniak i in. 2012, Gonzalo i Camargo 2013).

Przykładem ekosystemu zaburzonego piętrzeniem jest Warta, której ciągłość została przerwana poprzez uruchomienie w 1986 r. zbiornika zaporowego Jeziorsko. Wpływ tego zbiornika na ekosystem rzeki badano w wielu aspektach: pod kątem parametrów fizyko-chemicznych wody (Grzybkowska i Galicka 1998, Galicka i Kruk 2000), składu i obfitości fito- (Galicka i Lesiak 1996, Sitkowska i Dukowska 1999) i zooplanktonu (Grzybkowska i in. 1996), makrozoobentosu (Grzybkowska i Dukowska 2001, 2002, 2004, Grzybkowska i in. 1990, 2003, Penczak i in. 2006), peryfitonu (Grzybkowska i in. 2000), dryfu (Grzybkowska 1992) oraz zespołów ryb (Penczak 1992, 2004, Penczak i Kruk 2005, Penczak i in. 1998, Przybylski i in. 1993, Kruk i in. 2000). Wyniki tych badań pokazały główne trendy zmian w ekosystemie Warty poniżej piętrzenia. Od połowy lat 90. obserwuje się jeszcze jeden, dotąd nienotowany trend. Pod koniec wiosny obniżenie przepływu rzeki powoduje sezonowy, bujny rozwój zanurzonych roślin naczyniowych, które późnym latem, w wyniku masowego uwalniania wody są gwałtownie wyrywane wraz z porastającymi je glonami oraz epifauną. Destabilizacja dna i zasypywanie lub wypłukiwanie żyjących tam organizmów prowadzi do zniszczenia tego okresowego siedliska.

5.1.1. Ichtiofauna w regulowanych odcinkach rzek

Zabudowa hydrotechniczna ma znaczący wpływ na ekosystemy rzek oraz całych zlewni, ponieważ łączność lub izolacja w obrębie siedlisk, a także zachodzące w nich zmiany antropogeniczne to na ogół najważniejsze uwarunkowania modyfikujące bioróżnorodność (Rahel 2002, 2010). W skali lokalnej wykorzystanie mikrosiedlisk, a także biotyczne interakcje pomiędzy organizmami, wskazują na przekształcenia ekosystemu (Specziár i in. 2013, Erős i in. 2015). W oparciu o skład ichtiofauny można określić stopień degradacji, najczęściej homogenizacji środowiska z powodu piętrzeń (Kruk i Penczak 2003, Głowacki i in. 2011, Penczak 2011, Vitule i in. 2012, Li i in. 2013, Freedman i in. 2014). W ciągu ostatnich dwóch stuleci podobieństwo taksonomiczne fauny ryb w dorzeczach wzrosło globalnie średnio o 0,5% (Villéger i in. 2014), co świadczy o spadku bioróżnorodności. Także w zaburzonym odcinku Warty, zgrupowanie ryb różni się od tego w naturalnym. Obecne badania wykazały podobieństwo na poziomie 50%; w rzece poniżej tamy nie stwierdzono preferujących szybko płynące wody: kielbia, klenia, bolenia i śliza, nie odnotowano także suma i wzdregi. Pojawiły się natomiast gatunki stagnofilne, takie jak karaś pospolity i lin, oraz budujący gniazda ciernik. Z literatury przedmiotu wynika, że wymiana gatunków reofilnych, charakterystycznych dla wód płynących, oraz litofilnych (nie tolerujących mułu i drobnoziarnistego podłoża) na gatunki eurytopowe, w zaburzonych rzekach uwidacznia się w krótkim czasie po spiętrzeniu rzeki (Górski i in. 2012, Specziár i in. 2013, Freedman i in. 2014, Pelicice i in. 2014, Sá-Oliveira i in. 2015). Oprócz negatywnego wpływu na bogactwo gatunkowe, przegradzanie i regulacja rzek mogą również sprzyjać inwazji obcych gatunków (Górski i in. 2012, Petesse i Petrere 2012, Vitule i in. 2012); scenariusz ten potwierdza pojawienie się w analizowanym materiale pojedynczych osobników czebaczka amurskiego.

Tamy i zbiorniki zaporowe utrudniają swobodne przemieszczanie się ryb wzdłuż cieków (Pelicice i in. 2014). Dorosłe osobniki tracą orientację podczas migracji w dół rzeki przez długi odcinek retencjonowanej wody. Badania monitoringowe prowadzone od lat w Warcie, wykazały, że tama Jeziorska przyczyniła się do zaniku dwóch gatunków karpiowatych: anadromicznej certy (*Vimba vimba* (Linnaeus)) oraz reofilnej świnki (*Chondrostoma nasus* (Linnaeus)) (Penczak i in. 1998). W latach 90., podobnie jak w innych uregulowanych ekosystemach basenu morza bałtyckiego drastycznie

zmniejszyła się także liczebność brzozy (*Barbus barbus* (Linnaeus)) (Kamiński i in. 2013), klenia, kielbia i miętusa (Penczak i Kruk 2000, Penczak i in. 1998). Ograniczenie przepływu w zbiorniku zapobiega spływowi jaj oraz larw gatunków ryb typowo reofilnych, które w naturalnych warunkach byłyby biernie transportowane z prądem do miejsc wylęgu i wzrostu (Pelicice i in. 2014). Jednak w wyniku retencjonowania wody w zbiorniku Jeziorsko, okresowo do rzeki poniżej tamy spływa duża liczba narybku gatunków, odnoszących w danym roku sukces reprodukcyjny (głównie płoci, okonia i jazgarza; Penczak i Kruk 2005, Penczak i in. 1998, Kruk i in. 2000, Głowacki i in. 2011, Cieplucha i in. 2014, Dukowska i Grzybkowska 2014, Dukowska i in. 2009, 2012, 2013, Lik i in. 2014, 2015).

5.1.2. Konsekwencje przegradzania rzek dla makrobezkręgowców

Regulacja przepływu ma również poważne konsekwencje dla konsumentów niższego rzędu, fauny bezkręgowej. Wahania temperatury wody, głębokości i szybkości prądu, zaburzenia w sedimentacji osadów i zmiany w dostępności pokarmu (głównie peryfitonu), często skorelowane z eutrofizacją, zmieniają warunki dla żyjących w rzekach owadów (Grzybkowska i in. 2000). Prowadzi to do eliminacji stenobiontów, zwiększenia dominacji taksonów tolerancyjnych względem zmian siedliskowych i zmniejsza różnorodność na poziomie zgrupowania makrobezkręgowców (Smith i in. 2009, Benítez-Mora i Camargo 2014, Tonkin i Death 2014). Wzrost zagęszczenia i biomasy (ale nie bogactwa gatunkowego), zwłaszcza zgryzaczy oraz zbieraczy, wynika z dopływu dużych ilości biogenów ze zbiornika, co z kolei powoduje rozwój glonów poniżej zapory (Benítez-Mora i Camargo 2014).

Spadek bioróżnorodności zaobserwowano również w Warcie poniżej piętrzenia, gdzie zagęszczenie owadów, takich jak Odonata i Ephemeroptera uległo ograniczeniu, podczas gdy taksony tolerancyjne, Oligochaeta, Diptera, Gastropoda, Coleoptera występowały liczniej. Ograniczenie różnorodności stwierdzono również dla zgrupowania chruścików (Trichoptera), z uwagi na postępującą dominację Hydropsychidae (filtratory łapiące w sieci spływający ze zbiornika plankton, Grzybkowska i Dukowska 2002, Grzybkowska i in. 1990). Taki trend zaobserwowano również w innych modyfikowanych ekosystemach lotycznych (Miyake i Akiyama 2012).

Z reguły w dużych rzekach rozmieszczenie dennych makrobezkręgowców zmienia się w przestrzeni – ich zagęszczenie zmniejsza się od brzegów w kierunku środka koryta (Gaschignard i in. 1983, Bournaud i in. 1998). Również w obu odcinkach Warty stwierdzono spadek obfitości fauny dennej w miarę oddalania się od brzegów, podobnie jak w Widawce (Grzybkowska i in. 1990, Grzybkowska 1991). W cyklu badawczym 2011 w bentofaunie Warty dominowały dwie grupy organizmów: larwy ochotkowatych oraz skąposzczety. Chironomidae, liczne na obydwu stanowiskach, były bardziej zróżnicowane w odcinku naturalnym, gdzie stwierdzono 33 taksony, natomiast poniżej tamy bogactwo gatunkowe spadło do 27 taksonów. Podobieństwo tych dwóch zgrupowań określono za pomocą indeksu Jaccarda na 76%. Zmiany uwidoczniły się także w proporcji poszczególnych podrodzin. W odcinku zaburzonym odnotowano większe zagęszczenia form epifitonowych Orthocladinae, głównie z rodzaju *Cricotopus* uważanego za takson eurytopowy (Cranston i in. 1983, Grzybkowska i Dukowska 2002). Drapieżne Tanypodinae, liczne w przybrzeżnej strefie rzeki powyżej cofki, w odcinku poniżej piętrzenia stanowiły mniej liczną grupę; nie odnotowano osobników z rodzajów *Clinotanypus* i *Macropelopia*. Wyeliminowane zostały również drobne, psammofilne taksony Chironomini: *P. camptolabis* i *R. demeijerei*, zasiedlające aluwialne koryto Warty. Nie stwierdzono również obecności uzależnionego od dopływu allochtonicznej materii organicznej rozdrabniacza *P. olivacea*. W odpowiedzi na ograniczenie przepływu zmniejszył się udział osobników z filtrującego plemienia Tanytarsini, który w rzece naturalnej wynosił blisko 25% zgrupowania ochotek. Niestabilność warunków środowiskowych, w tym wahania poziomu wody, zdeterminowały kolonizację substratu dennego przez pelofilne, odporne na deficyty tlenowe, gatunki (*C. riparius*, *G. cauliginellus*).

5.1.3. Wpływ makrofitów na zasobność siedliska

W wyniku piętrzeń, w rzekach poniżej zapór powstają płytkie siedliska porośnięte roślinnością zanurzoną (Horsak i in. 2009, Gonzalo i Camargo 2013, Benítez-Mora i Camargo 2014). Makrofity najczęściej pokrywają dno płatami (*patches*), a ich obfitość wpływa na wiele czynników, z których najważniejsze to przepływ, uziarnienie podłoża nieorganicznego, dopływ biogenów oraz światło docierające do dna (De Nie 1987, Gantes i Caro 2001, Gecheva i in. 2013). Liście i łodygi roślin zanurzonych osłaniają przed szybkim prądem wody, chronią przed drapieżnikami, umożliwiając rozwój

bezkręgowcom (Camp i in. 2014, Ferreira i in. 2014, Whatley i in. 2014). Świeże makrofity są rzadko wykorzystywane jako pokarm, jednak rozwijające się na ich powierzchni epifityczne glony, zapewniają bogate źródło pokarmu dla organizmów fitofilnych (Newman 1991, Pinder 1992, Berg 1995, Sheppard i in. 2011, Cao i in. 2014, Marco-Méndez i in. 2014, Lopes i in. 2015).

Biocenoza zanurzonych makrofitów sezonowo pojawia się również w Warcie i od kilkunastu lat stanowi przedmiot badań (Grzybkowska i in. 2003, Dukowska i in. 2012, 2013, 2014). Złożone z rdestnic (*P. pectinatus*, *P. lucens*) okresowe siedlisko ma ogromny wpływ na trofę rzeki, w tym liczne populacje, głównie allochtonicznego pochodzenia, Cladocera.

Zooplankton, podstawowy element wodnych sieci troficznych, bierze udział w krążeniu materii i przepływie energii pomiędzy tonią wodną a dnem (Griffin i Rippingale 2001, Adamczuk i Mieczan 2013). Skorupiaki te szybko reagują na fizyczne, chemiczne oraz biologiczne zmiany w środowisku wodnym, a spadek ich różnorodności wskazuje na zaburzenia środowiska. Z reguły badania wykazują negatywny wpływ piętrzeń na różnorodność tej grupy ekologicznej przy jednoczesnym wzroście biomasy (Simões i in. 2015). Efektem jest wyraźna dysproporcja w jakościowej i ilościowej strukturze zooplanktonu dwóch stanowisk Warty. Zagęszczenie mikroskorupiaków w odcinku powyżej cofki jest dwustukrotnie niższe; reprezentowane są one głównie przez formy naroślinne, związane ze strefą ekotonową rzeki (*D. rostrata*, *Alona* sp., *S. crystallina*, *E. lamellatus* i *Simocephalus* sp.). Z kolei do Warty poniżej piętrzenia spływają masowo rozradzające się w zbiorniku populacje *D. galeata*, *B. coregoni* i *C. sphaericus*; zjawisko to stwierdzono już kilka lat po uruchomieniu zbiornika (Grzybkowska i in. 1996). W refugium roślin zanurzonych są one mniej narażone na ataki drapieżników (głównie ryb) niż formy zawieszone w toni wodnej, mając przy tym nieograniczony dostęp do glonów, którymi się żywią (Van Donk i Van de Bund 2002, Adamczuk i Mieczan 2013, Adamczuk 2014, Choi i in. 2014).

Makrofity, elementy o złożonej strukturze, stanowią dogodne siedlisko dla należących do różnych gildii pokarmowych Chironomidae. Larwy tych muchówek, podstawowy element makrobezkręgowców bentosowych oraz fauny naroślinnej (Zilli i Paggi 2013), zapewniają zasoby pokarmu dla konsumentów wyższego rzędu, zarówno bezkręgowców, jak i ryb. Ochotkowate często wykazują silne preferencje do

określonych taksonów roślin; w badaniach terenowych i eksperymentalnych potwierdzono, że kolonizacji określonych larw ochotkowatych sprzyja obecność pewnych gatunków makrofitów (Pinder 1986, Armitage i in. 1995, Tóth i in. 2012, Cao i in. 2014, Arva i in. 2015). Porastające dno Warty rdestnice są zasiedlane przez zgryzaczy z rodzajów *Cricotopus* i *Rheocricotopus*, z uwagi na dużą obfitość epifitonu – ich podstawowego źródła pokarmu. Jak wynika z literatury przedmiotu, makrofity o skomplikowanym kształcie liści i łodyg oferują dużą powierzchnię dla naroślinnych bezkręgowców (Ferreiro i in. 2014, Tarkowska-Kukuryk 2014). Podobny trend obserwowano w obecnych badaniach, ponieważ zarówno zdrapywacze, jak i formy odżywiające się detrytusem/tkanką makrofitów (*D. nervosus*, *E. albipennis*) oraz drapieżniki (*P. gracilior*) liczniej zasiedlały głęboko powycinane liście i łodygi *P. pectinatus* niż *P. lucens*.

Obecność roślinności zanurzonej jest także jednym z głównych czynników decydujących o strukturze i obfitości ichtiofauny, zarówno w płytkich, eutroficznych jeziorach, jak i rzekach (Vakkilainen 2005, Sheppard i in. 2011, Li i in. 2013, Camp i in. 2014, Röpke i in. 2014, Lopes i in. 2015). Płytke przybrzeżne strefy zbiorników i jezior mają fundamentalne znaczenie dla ryb – ich sukces rozrodczy jest zależny od jakości tych siedlisk. Dogodne warunki w litoralu (wysoka temperatura, duża ilość rozpuszczonego tlenu oraz stabilne podłoże, porośnięte makrofitami) oferują zarówno schronienie, jak i pokarm, nie tylko dla narybku, ale i dorosłych osobników (Słoń 1999, Okun i Mehner 2005, Šmejkal i in. 2014, Figueiredo i in. 2015, Lopes i in. 2015).

Podobną funkcję pełni biocenoza rdestnic w Warcie poniżej tamy, która stanowi refugium dla rozradzających się w zbiorniku, ale znoszonych do rzeki, ryb. Obfituje ona w zróżnicowaną przestrzennie bazę pokarmową, obejmującą nie tylko bentos, ale także zooplankton (w rzece naturalnej ma on marginalne znaczenie) i faunę naroślinną, co umożliwia rozwój i egzystencję tych kręgowców.

5.2. Spektrum pokarmowe ryb

Końcowym ogniwem w łańcuchach/sieciach troficznych ekosystemów słodkowodnych są ryby (Lampert i Sommer 1996). Kręgowce te wykorzystują różny pokarm, jednak większość z nich odżywia się bezkręgowcami (zooplankton, bentos), inne z kolei ale są rybo- lub roślinożerne (Allan 1998). Spektrum pokarmowe wielu gatunków determinowane jest wiekiem/rozmiarami osobników; wiele gatunków wykazuje nagłe

lub stopniowe modyfikacje preferencji pokarmowych w czasie ontogenezy (Ramos-Jiliberto i in. 2011, Byström i in. 2012, Huss i in. 2013, Wollrab i in. 2013). Rodzaj pobieranego pokarmu zmienia się nie tylko wraz ze wzrostem osobników, ale zdeterminowany jest ich cechami morfologicznymi oraz wymaganiami fizjologicznymi. Ryby w poszukiwaniu odpowiedniego/kalorycznego pokarmu zmieniają miejsce żerowania. W efekcie tak różnych zachowań niektóre gatunki można bez trudu przypisać do jednej gildii pokarmowej, natomiast inne wykazujące się większą plastycznością, trudno jednoznacznie sklasyfikować. W uproszczeniu ryby kwalifikuje się do specjalistów albo generalistów pokarmowych. Niekiedy wykorzystywanie łatwo dostępnych źródeł pokarmu (nawet niskoenergetycznych) może być bardziej opłacalne niż wyszukiwanie ograniczonych ilościowo, lecz kalorycznych składników, co potwierdza strategia optymalnego żerowania (Stephens i Krebs 1986, Koperski 1999, Röpke i in. 2014).

Zależności troficzne niewątpliwie odgrywają zasadniczą rolę w funkcjonowaniu ekosystemów. Rozdział zasobów wpływa nie tylko na dynamikę ich dostępności, ale przede wszystkim na interakcje pomiędzy konsumentami. W literaturze przedmiotu zwraca się uwagę na wyraźny podział zasobów, na drodze segregacji siedlisk i składników pokarmowych oraz okresowej aktywności żerowania. Obfitość pokarmu determinuje liczebność konsumentów, którzy w zasobnych środowiskach mogą ze sobą współwystępować (Ross 1986). Przykładem takiego siedliska może być biocenoza rdestnic w Warcie poniżej piętrzenia.

5.2.1. Preferencje pokarmowe płoci

Analiza diety płoci, okonia i jazgarza z dwu stanowisk Warty wykazała, że wykorzystywały one ofiary z różnych formacji ekologicznych, głównie zoobentosu, a poniżej piętrzenia również epifitonu i zooplanktonu. O ile podstawą diety ryb z odcinka o naturalnym charakterze były larwy owadów, to w odcinku zaburzonym wyraźnie wzrosło znaczenie wioślarek. Trend ten był najsilniej zaznaczony w diecie płoci, gdzie średni udział Cladocera w biomase pokarmu wynosił blisko 60% (dla porównania powyżej tamy tylko 0,9%). Preferencja względem skorupiaków planktonowych znajduje potwierdzenie w literaturze przedmiotu; dominują one w pokarmie zwłaszcza młodszych osobników (Mann i in. 1997, Vašek i Kubečka 2004, Kahl i Radke 2006, Bogacka-Kapusta i Kapusta 2007, Boros i in. 2012, Kasumyan

i Tinkova 2013, Dukowska i Grzybkowska 2014, Dukowska i in. 2013, 2014, Zapletal i in. 2014).

Uzupełniającym pokarmem płoci były imagines pobierane z powierzchni wody oraz larwy muchówek z dna: w odcinku naturalnym Chironomidae i Simuliidae, a w zaburzonym Chironomidae. Szczegółowa analiza pokarmu wykazała, że ofiarami ryb na stanowisku powyżej zbiornika były także drobne filtratory Tanytarsini (*Rheotanytarsus* sp.), a poniżej tamy liczne formy epifityczne Orthocladinae, reprezentowane przez rodzaje *Rheocricotopus* oraz *Cricotopus*. W większości przewodów pokarmowych płoci w zaburzonym odcinku rzeki obecne były także pelofilne, o wysokiej masie Chironomini (*C. riparius*, *G. cauliginellus*).

W literaturze przedmiotu udział zoobentosu w pokarmie płoci szacuje się od 10 do 40% (Jamet 1994, Hölker i Breckling 2001, Boros i in. 2012, Dukowska i Grzybkowska 2014, Dukowska i in. 2014). Wraz z rozmiarami ryb zwiększa się udział nie tylko larw Chironomidae, ale także innych owadów (Trichoptera i Ephemeroptera) oraz mięczaków (u osobników dorosłych ponad 40%; Grzybkowska 1988, Hölker i Breckling 2001, Kahl i in. 2001, Zapletal i in. 2014). Obecność silnych zębów gardłowych predestynuje starsze osobniki płoci do chwytania małży i ślimaków – tylko duże silne płocie są w stanie zmiażdżyć ich muszle (Szczyglińska 1987, Abolfathi i in. 2012).

Płoc jest gatunkiem bardzo plastycznym, generalistą o szerokiej niszy (Bergman 1990, Bergman i Greenberg 1994, Hölker i Breckling 2001, Haertel i Eckmann 2002, Tarkowska-Kukuryk 2008, Jůza i in. 2014, Hayden i in. 2014, Nurminen i in. 2014, Zarkami i in. 2014), zmieniającym pokarm w rozwoju ontogenetycznym (Grzybkowska 1988, Mann i in. 1997, Garcia-Berthou 1999, Hölker i Breckling 2001, Kahl i in. 2001, Bogacka-Kapusta i Kapusta 2014). Szerokie spektrum pokarmowe polega także na włączaniu do diety alternatywnych składników, takich jak detrytus czy makrofity (Szczyglińska 1987, Horppila 1994, Kahl i in. 2001, Lappalainen i in. 2001, Tarkowska-Kukuryk 2008, Kasumyan i Tinkova 2013). Płoc przy niedoborze pokarmu zwierzęcego korzysta z roślin zanurzonych, zwłaszcza tych o delikatnej strukturze (*P. pectinatus*, *Elodea canadensis* Michaux, *Ceratophyllum demersum* Linnaeus). Zdolność do wykorzystania także innych producentów, w tym sinic, jest jedną z przyczyn dominacji tego gatunku w wielu zeutrofizowanych ekosystemach (Specziár i in. 1998, Horppila i Nurminen 2009, Zarkami i in. 2014). Podobne preferencje pokarmowe stwierdzono

w Warcie; przewody pokarmowe osobników żerujących pośród zanurzonych makrofitów zawierały niewielki udział sinic, a w odcinku powyżej cofki ryby pożerały też rośliny strefy ekotonowej oraz detrytus.

5.2.2. Preferencje pokarmowe okonia

P. fluviatilis, podobnie jak płoć, to pokarmowy oportunistą (generalistą). Stwierdzono, że jego dieta jest odwzorowaniem oferty środowiskowej i różni się w poszczególnych klasach wiekowych, co warunkuje optymalizację wzrostu osobników (Bergman i Greenberg 1994, Horppila i in. 2000, Terlecki 2000a, Schleuter i Eckmann 2006, Linløkken i in. 2010, Bowszys i in. 2012, Byström i in. 2012, Frankiewicz i Wojtal-Frankiewicz 2012, Schulze i in. 2012, Blaha i in. 2014, Francová i Ondračková 2014). Zgodnie z tym wzorcem, skład pokarmu okoni z zaburzonego odcinka Warty obfitował w zooplankton (prawie połowa masy pokarmu), ale w przeciwieństwie do płoci, odnotowano zwiększony udział Copepoda. Okoń to drapieżnik wykorzystujący do lokalizacji ofiar zmysł wzroku. W siedlisku makrofitów, o podwyższonej trofii, a tym samym ograniczonej przezroczystości wody, ruch ofiary może mieć większe znaczenie niż jej widoczność czy rozmiar. Wioślarki w odróżnieniu od widłonogów, zazwyczaj poruszają się wolniej; szybkie i nieregularne ruchy giętkiego ciała Copepoda (ruchomy tułów) mogą uczynić je łatwiejszymi do zauważenia i schwytania przez drapieżnika (Abrusán 1999, Bartels i in. 2012). Uzupełnieniem mikroskorupiaków były chruściki (głównie z rodzaju *Hydropsyche*), larwy ochotkowatych oraz imagines owadów, także Chironomidae. Dieta osobników z naturalnego odcinka rzeki złożona była głównie z larw owadów: Chironomidae, Odonata, Ephemeroptera i Trichoptera. Odnotowano również udział drapieżnych Heteroptera (*N. glauca* i *N. cinerea*) oraz imagines owadów, co może świadczyć o poszukiwaniu pokarmu w całej kolumnie wody. Wśród ochotek, dominującą grupą okazały się Chironomini, zanotowano także duży udział Tanypodinae (*A. monilis*). W żołądkach okoni z odcinka naturalnego odnotowano również Tanytarsini (*C. mancus*, *T. lobatifrons*, *Rheotanytarsus* sp.) oraz Orthocladinae. Skład ochotek z odcinka zaburzonego był bardziej homogeniczny, obejmował w większości duże pelofilne (*G. cauliginellus*), naroślinne (*E. albipennis*, *Rheocricotopus* sp., *C. bicinctus*) i drapieżne formy (*P. gracilior*, *Procladius* sp.).

Strategia żerowania okonia w Warcie potwierdza jego plastyczność w wyborze pokarmu. Jego ofiarami padają najliczniejsze lub najłatwiejsze do pochwylenia ofiary

(Terlecki 1987). Podobnie jak u płoci jego dieta zmienia się wraz z wiekiem (*ontogenetic diet shift*, Bergman i Greenberg 1994, Horppila i in. 2000, Schleuter i Eckmann 2006). W ontogenezie okonia wyróżnić można cztery różne rodzaje diety: osobniki juwenilne odżywiają się w większości zooplanktonem. Po przekroczeniu 20 mm okonie uzupełniają pokarm o bezkręgowce bentosowe, w tym czasie najchętniej żerują w porośniętych makrofitami przybrzeżnych strefach litoralu lub w płytkich zbiornikach, gdzie zagęszczenie makrobentosu jest większe niż w otwartych wodach (Błaha i inni 2014). Osobniki większe, o wymiarach powyżej 80 mm, odżywiają się prawie wyłącznie makrobezkręgowcami (okonie o takich wymiarach były przedmiotem obecnych badań), a po przekroczeniu 160 mm włączają do diety ryby (Lappalainen i in. 2001, Reszu i Specziar 2006).

5.2.3. Preferencje pokarmowe jazgarza

Młode jazgarze pobierają pokarm bardziej różnorodny niż starsze, ale jedna ich cecha niezależnie od wieku pozostaje bez zmian – ogromna żarłoczność (Terlecki 2000b). Narybek żeruje na wrotkach i naupliusach Copepoda, w miarę wzrostu włącza do diety formy dorosłe Copepoda i Cladocera, oraz larwy Chironomidae. Wraz z wiekiem/rozmiarami osobników wzrasta znaczenie innych składowych bentosu (Boroń i Kuklińska 1987, Ogle i in. 1995, Kangur i Kangur 1996, Hölker i Thiel 1998, Kangur i in. 2003, Tarvainen i in. 2005, Reszu i Specziar 2006, Volta i in. 2013, Pilinkovskij i in. 2014). Również w Warcie jazgarz żerował głównie na zoobentosie. W ich treści pokarmowej dominowały duże larwy ochotek, głównie formy pelofilne (*C. riparius*, *G. cauliginellus*, *P. nubeculosum*). Osobniki z naturalnego odcinka penetrowały również piaszczyste dno, o czym świadczy obecność w przewodach pokarmowych psammofilnych *P. camptolabis* i *P. albimanus*. Podobnie jak płoć i okoń z tego stanowiska, także jazgarz pożerał larwy z plemienia Tanytarsini. Formy naroślinne obecne były w diecie osobników żerujących wśród zanurzonych makrofitów. Preferencję względem ochotkowatych potwierdzono w licznych badaniach. Wykazano, że stanowią one podstawowy element diety wielu populacji jazgarza, głównie w ekosystemach lenitycznych, między innymi Zbiorniku Włocławskim (Boroń i Kuklińska 1987, Wielgosz 1989) oraz w północnych (Kalas 1995, Kangur i in. 1999) i południowych jeziorach europejskich (Lorenzoni i in. 2007). Wzmoczona aktywność jazgarzy w nocy, percepcja za pomocą mechanoreceptorów ułatwiają pobieranie

pokarmu z osadów, obficie zasiedlanych przez larwy ochotek (Bergman 1990, Jamet 1994, Gunderson i in. 1998, Dieterich i in. 2004, Fullerton i Lamberti 2006, Rezsú i Specziár 2006, Schleuter i Eckmann 2006, 2008, Kratochvíl i in. 2008).

Poza krótkim okresem w ontogenezie, kiedy narybek ograniczany wielkością otworu gębowego odżywia się zooplanktonem, jazgarz jest uważany za specjalistę – bentofaga (Bergman 1991, Rösh i in. 1996, Kangur i in. 1999, Dietrich i in. 2004, Schleuter i Eckmann 2008, Horppila i Nurminen 2009, Volta i in. 2013, Šmejkal i in. 2014). Osobniki dorosłe włączają do diety wioślarki jedynie w warunkach ich znacznej obfitości (Bergman 1991, Kalas 1995); tę zasadę potwierdza obecność w treści jelita jazgarza poniżej tamy niewielkiej masy Cladocera.

5.3. Współwystępowanie a zasobność troficzna środowiska

Konkurencja o pokarm ma miejsce wtedy, gdy wiele osobników tego samego lub różnych gatunków, korzysta z tych samych, najczęściej ograniczonych zasobów. Wynikiem tych interakcji może być albo wyeliminowanie niektórych osobników/gatunków, albo ustalenie równowagi, przy której możliwa jest długotrwała koegzystencja (Weiner 2005). Zatem współwystępowanie gatunków o podobnych preferencjach pokarmowych w jednym siedlisku jest możliwe, jeżeli:

- w odmienny sposób korzystają z dostępnych zasobów (Geange i in. 2010, Schulze i in. 2012), albo
- następuje częściowe zachodzenie nisz pokarmowych, lecz pozyskują one pokarm w innych porach i warunkach, lub
- zachodzenie nisz pokarmowych jest znaczne, lecz gatunki dzielą się zasobami, specjalizując się w zdobywaniu odmiennych składników pokarmowych, przy czym zasoby nie są w żaden sposób limitowane (Fullerton i Lamberti 2006).

Stąd wniosek, że o przewadze konkurencyjnej decydują adaptacje morfologiczne i behawioralne do zdobywania pokarmu oraz realizowana strategia żerowania. Optymalizacja jakości i sposobu zdobywania pokarmu pozwala osiągnąć maksymalny zysk energetyczny przy minimalnych kosztach związanych z jego zdobyciem (Grzybewska 2007). Oportuniści charakteryzują się większą elastycznością i łatwiej dostosowują się do zmian zasobów (Schulze i in. 2012). Nie bez znaczenia pozostaje również złożoność strukturalna środowiska, która wpływając pozytywnie na zasobność bazy pokarmowej równocześnie ogranicza w znacznym stopniu efektywność żerowania

ryb (Diehl 1988, Manatunge i in. 2000, Dieterich i in. 2004, Willis i in. 2005, Fullerton i Lamberti 2006).

Reprezentujące odmienne strategie zdobywania pokarmu okoń, jazgarz i płoć należą do eurytopowych gatunków występujących licznie w wodach słodkich środkowej Europy (Terlecki 2000a, b, Dąbrowski 2006, Tarkan i Vilizzi 2015). Wykazują zdolności przystosowawcze do życia w wielu siedliskach, tolerując szerokie spektrum warunków środowiskowych. Zasiedlają one wody o różnej trofii; płoć i jazgarz od eutroficznych po dystroficzne (Horppila 1994, Garcia-Berthou 1999, Jůza i in. 2015), natomiast okoń mezotroficzne ekosystemy (Bergman 1988, Schleuter i Eckmann 2008, Jůza i in. 2015).

Gatunki te licznie występują także w Warcie, a spowodowana piętrzeniem rzeki utrata naturalnego charakteru w odcinku poniżej tamy prowadzi do ich wyraźnej dominacji w ichtiofaunie. Ekosystem Warty zaliczono do umiarkowanie przekształconych działaniem człowieka, jednak zbiornik Jeziorsko silnie oddziałuje na rzekę (Grzybkowska i in. 2000, Penczak i Kruk 2005, Głowacki i in. 2011, Cieplucha 2014). W litoralu zbiornika panują dogodne warunki do rozrodu zwłaszcza dla gatunków fitolitifilnych, co w połączeniu z opartą na wysokiej płodności i wczesnym dojrzewaniu strategią rozrodu płoci (Hayden i in. 2014) i przyspieszonym współczynnikiem reprodukcji jazgarza (Terlecki 2000b, Eick i Thiel 2014, Pilinkovskij i in. 2014), prowadzi do ich eksplozji demograficznej. Duża liczba narybku przedostaje się do Warty, czego efektem jest przegęszczenie w odcinku poniżej tamy (Kruk i in. 2000, Penczak i in. 2012). Młode ryby, najczęściej z jednej kohorty, spływają do siedliska porośniętego roślinnością zanurzoną (Grzybkowska i in. 2003, Głowacki i in. 2011, Dukowska i in. 2012, 2013, 2014), gdzie konkurują o przestrzeń i pokarm.

W obecnych badaniach, zarówno płoć, jak i okoń żerując pośród rdestnic wykorzystywały zasoby trzech formacji ekologicznych: zooplanktonu, epifitonu i bentosu. Skład pokarmu analizowanych osobników tych gatunków był podobny. Stwierdzono znaczne zachodzenie ich diety, co świadczy o konkurencji nie tylko o bentos, którego zasoby są w rzece poniżej tamy mniej zróżnicowane niż w naturalnym odcinku, ale przede wszystkim o zooplankton. Jak wykazują dane literatury przedmiotu, duże zagęszczenie młodych ryb redukuje obfitość tej formacji (Nicolle i in. 2011, Bowszys i in. 2012). Selektywność ich żerowania ogranicza się do niewielkiej objętości wody zawierającej skupisko ofiar (Maszczyk i Gliwicz 2014). Ryby chwytają większe

formy, takie jak wioślarki (*D. galeata* czy drapieżna *L. kindtii*, Karus i in. 2014). Wyższy udział Cladocera w pokarmie płoci w Warcie poniżej tamy sugeruje, że intensywniej niż okoń eksploatuje ona te ofiary. Na podstawie wyższych wartości współczynnika wypełnienia u płoci stwierdzono, że interakcje konkurencyjne pomiędzy tymi gatunkami mają charakter asymetryczny. W literaturze podkreśla się wysoką efektywność żerowania płoci na Cladocera, nawet w warunkach utrudnionej widoczności (Nurminen i in. 2014). *R. rutilus* nie jest natomiast skutecznym drapieżnikiem dla szybko poruszających się widłonogów (Horppila i Nurminen 2009), które z kolei często padają ofiarami okonia (Bartels i in. 2012).

Okoń i płoć wykazują różną tolerancję pod względem czynników środowiskowych, takich jak głębokość, temperatura czy trofia/zmętnienie, co może prowadzić do ich segregacji przestrzennej. Również w zaburzonym odcinku Warty wykazano, znane z literatury, preferencje karpiowatych do powierzchniowych warstw wody (duży udział imagines w diecie), a okoniowatych do całej kolumny wody (Jůza i in. 2015). Koegzystencję płoci i okonia w siedlisku makrofitowym umożliwia rozdział ofiar Chironomidae; w badanych przewodach pokarmowych płoci formy naroślinne ochotek występowały liczniej niż w żołądkach okoni. Preferencję płoci do fauny naroślinnej potwierdzono również w badaniach prowadzonych w trzech płytkich jeziorach Polesia Lubelskiego, różniących się stopniem pokrycia dna przez makrofity. Tylko w jednym ze zbiorników, zdominowanym przez fitoplankton, odsłonięcie dna spowodowane brakiem roślinności zanurzonej umożliwiło płoci penetrację osadów w poszukiwaniu bezkręgowców bentosowych (Tarkowska-Kukuryk 2008).

W literaturze dużo uwagi poświęca się interakcjom pomiędzy dwoma przedstawicielami Percidae: okoniem a jazgarzem (Bergman 1987, 1988, 1990, 1991, Jamet 1994, Dieterich i in. 2004, Rezsű i Specziár 2006, Schleuter i Eckmann 2006, 2008, Frankiewicz i Wojtal-Frankiewicz 2012, Dukowska i in. 2012, 2013, 2014, Pilinkovskij i in. 2014). Oddziaływania pomiędzy tymi dwoma gatunkami stwierdzono na obu badanych stanowiskach Warty, ale poniżej piętrzenia zachodzenie diety było silniejsze. Okonie żerujące w biocenozie rdestnic muszą mierzyć się z silnymi konkurentami nie tylko o zasoby zooplanktonu (płoć), ale również bentosu (jazgarz). Specjalizacja pokarmowa tego bentosożercy może nawet zaburzać ontogenetyczne zmiany diety u okonia (Ogle 1998). W obecności konkurenta okoń przyswaja zwiększone ilości zooplanktonu, co z kolei spowalnia tempo wzrostu młodych

osobników (Pilinkovskij i in. 2014). Zależności konkurencyjne między tymi gatunkami osłabia jednak odmienny czas żerowania. Okoń i płoć to gatunki aktywne w dzień (Kahl i in. 2001, Vašek i Kubečka 2004, Schleuter i Eckmann 2008), natomiast jazgarze żerują po zmroku (Ogle 1998, Řiha i in. 2011, Volta i in. 2013, Pilinkovskij i in. 2014). Ich wrażliwość na światło może być powodem unikania płytkich, intensywnie nasłonecznionych stref wody podczas dnia (Bergman 1988, Schleuter i Eckmann 2008, Šmejkal i in. 2014). Percepcję jazgarza przy braku lub słabym oświetleniu ułatwia bardzo czuły system linii bocznej, w tym sieci sensorycznych porów, znajdujących się na głowie, oraz budowa oka, z błoną odbłaskową (*tapetum lucidum*). Struktura ta, odbijając światło umożliwia pręcikom dodatkową absorpcję światła (Dieterich i in. 2004, Schleuter i Eckmann 2006, 2008, Jůza i in. 2015).

Jazgarz, jako specjalista o wąskim wymiarze niszy troficznej, nie przestawia się łatwo na inny niż bentos rodzaj pokarmu (Schleuter i Eckmann 2008). W zmodyfikowanym odcinku Warty, o zmniejszonym zróżnicowaniu zoobentosu, włączenie do diety wioślarek było naturalnym efektem kompensacji zapotrzebowania energetycznego. Jako bentofag, jazgarz żerował efektywniej w odcinku naturalnym, zasobnym w larwy owadów wodnych o wysokiej masie, takie jak Odonata, Ephemeroptera czy Trichoptera.

Generaliści efektywnie wykorzystali dodatkowy element, w który obfitowała rzeka poniżej tamy. Skład pokarmu okonia był wiernym odzwierciedleniem dostępnych zasobów – włączył on do diety Cladocera i Copepoda oraz faunę naroślinną, a tym samym rozszerzył swoją niszę pokarmową. Najbardziej plastyczna okazała się jednak płoć, która całkowicie zmieniła dietę, żerując głównie na dużych formach wioślarek (*D. galeata*, *L. kindtii*) i naroślinnych larwach ochotkowatych. *R. rutilus* nie wyszukuje pojedynczych ofiar, lecz koncentruje swoją aktywność w miejscach największego ich zagęszczenia (teoria optymalnego żerowania), co znalazło potwierdzenie w lepszej kondycji osobników żerujących w tym siedlisku.

6. Podsumowanie i wnioski

1. Rozwój zanurzonych makrofitów w Warcie poniżej tamy to efekt zaburzonego przepływu; rośliny stanowią nowe, kompleksowe siedlisko, nietypowe dla dużych aluwialnych rzek.

2. Zastosowana metodyka (poziom identyfikacji ofiar: Chironomidae i Cladocera do rodzajów/gatunków) pozwoliła na precyzyjne oszacowanie miejsca żerowania ryb.
3. Poniżej tamy stwierdzono przestrzenny rozdział zasobów pokarmowych między dominującymi gatunkami ryb. Płóć żerowała w przypowierzchniowych warstwach wody, wykorzystując z dodatkowych zasobów zooplankton (Cladocera) i w niewielkim stopniu, pozostałe formacje ekologiczne, natomiast okoń przemieszczał się w całej kolumnie wody, eksploatując zarówno zooplankton (Cladocera i Copepoda), bentos, jak i faunę naroślinną. Jazgarz konsekwentnie pozostał bentofagiem, z minimalnym udziałem Cladocera.
4. Decydującą rolę w kształtowaniu szerokości nisz pokarmowych pełnił liczny zooplankton, wykorzystywany przez generalistów; okoń rozszerzył niszę pokarmową, a płóć całkowicie zmieniła dietę.
5. Strategia zmiany spektrum pokarmowego okazała się bardzo korzystna dla płoci; stwierdzono istotnie statystycznie lepszą kondycję osobników tego gatunku w siedlisku poniżej tamy.

7. Literatura

- Abolfathi M., Hajimoradloo A., Ghorbani R., Zamani A. 2012. Effect of starvation and refeeding on digestive enzyme activities in juvenile roach *Rutilus rutilus caspicus*. Comparative Biochemistry and Physiology, Part A, 161: 166–173.
- Abrusán G. 1999. Hydromechanika interakcji między zwierzętami planktonowymi. Kosmos, 4: 477–484.
- Adamczuk M. 2014. Niche separation by littoral-benthic Chydoridae (Cladocera, Crustacea) in a deep lake - potential drivers of their distribution and role in littoral-pelagic coupling. Journal of Limnology, 73: 490–501.
- Adamczuk M., Mieczan T. 2013. Spatial distribution of brood-bearing females of limnetic species of Cladocera. Comptes Rendus Biologies, 336: 457–465.
- Allan J.D. 1998. Ekologia wód płynących. PWN, Warszawa.
- Amundsen P.A., Gabler H.M., Staldvik F.J. 1996. A new approach to graphical analysis of feeding strategy from stomach contents data - modification of the Costello (1990) method. Journal of Fish Biology, 48: 607–614.
- Andrzejewski W. 1987. Nowy zbiornik zaporowy na Warcie. Gospodarka rybna, 10: 17–19.
- Ansar A., Flyvbjerg B., Budzier A., Lunn D. 2014. Should we build more large dams? The actual costs of hydropower megaproject development. Energy Policy, 69: 43–56.
- Armitage P.D. 1987. The classification of tailwater sites receiving residual flows from upland reservoirs in Great Britain, using macroinvertebrate data (w:) Regulated streams, Craig J.F., Kemper J.B. (red.). Plenum Publ. Co., New York, ss. 131–144.
- Armitage P.D., Cranston P.S., Pinder L.C.V. 1995. The Chironomidae. The biology and ecology of non-biting midges. Chapman & Hall, London.
- Árva D., Tóth M., Horváth H., Nagy S.A., Specziár A. 2015. The relative importance of spatial and environmental processes in distribution of benthic chironomid larvae within a large and shallow lake. Hydrobiologia, 742: 249–266.
- Ashouri M., Piry Z., Hosein M., Moghaddam R. 2014. A comparison of the influence of the Sattarkhan reservoir dam on the upstream and downstream of the Ahar Chai River, NW Iran. Environmental Earth Sciences, 73: 4099–4108.
- Bartels P., Hirsch P.E., Svanbäck R., Eklöv P. 2012. Water transparency drives intra-population divergence in Eurasian perch (*Perca fluviatilis*). PLoS ONE 7: open access. DOI: 10.1371/journal.pone.0043641.
- Bednarek A.T. 2001. Undamming rivers: a reviews of the ecological impacts of dam removal. Environmental Management, 27: 803–814.
- Benítez-Mora A., Camargo J.A. 2014. Ecological responses of aquatic macrophytes and benthic macroinvertebrates to dams in the Henares River Basin (Central Spain). Hydrobiologia, 728: 167–178.
- Berg M.B. 1995. Larval food and feeding behavior (w:) The Chironomidae. Biology and ecology of non-biting midges, Armitage P.D., Cranston P.S., Pinder L.C.V. (red.). Chapman & Hall, London, ss. 136–168.
- Bergman E. 1987. Temperature-dependent differences in foraging ability of two percids, *Perca fluviatilis* and *Gymnocephalus cernuus*. Environmental Biology of Fishes, 19: 45–53.

- Bergman E. 1988. Foraging abilities and niche breadths of two percids, *Perca fluviatilis* and *Gymnocephalus cernua*, under different environmental conditions. *Journal of Animal Ecology*, 57: 443–453.
- Bergman E. 1990. Effects of roach *Rutilus rutilus* on two percids, *Perca fluviatilis* and *Gymnocephalus cernuus*: importance of species interactions for diet shifts. *Oikos*, 57: 241–249.
- Bergman E. 1991. Changes in abundance of two percids, *Perca fluviatilis* and *Gymnocephalus cernuus*, along a productivity gradient: relations to feeding strategies and comperative abilities. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 48: 536–545.
- Bergman E., Greenberg L.A. 1994. Competition between a planktivore, a benthivore, and a species with onthogenetic diet shifts. *Ecology*, 75: 1233–1245.
- Bláha M., Šetlíková I., Peterka J., Musil J., Polícar T. 2014. Planktonic or non-planktonic food in young-of-the-year European perch *Perca fluviatilis* in ponds. *Journal of Fish Biology*, 85: 509–515.
- Bogacka-Kapusta E., Kapusta A. 2007. The diet of roach, *Rutilus rutilus* (L.), and bleak, *Alburnus alburnus* (L.) larvae and fry in the shallow littoral zone of a heated lake. *Archives of Polish Fisheries*, 15: 401–413.
- Bogacka-Kapusta E., Kapusta A. 2014. Does diet overlap among larval and 0+ fish species decrease with ontogenetic development? *Archives of Polish Fisheries*, 22: 221–228.
- Born S.M., Genskow K.D., Filbert T.L., Hernandez-Mora N., Keefer M.L., White K.A. 1998. Socioeconomic and institutional dimensions of dam removals: the Wisconsin experience. *Environmental Management*, 22: 359–370.
- Boroń S., Kuklińska B. 1987. Struktura pokarmu jazgarza (*Gymnocephalus cernuus* L.) i kielbia (*Gobio gobio* L.) ze Zbiornika Włocławskiego. *Acta Ichthyologica et Piscatoria*, 17: 59–76.
- Boros G., Jyväskylä J., Takács P., Mozsár A., Tátrai I., Søndergaard M., Jones R.I. 2012. Between-lake variation in the elemental composition of roach (*Rutilus rutilus* L.). *Aquatic Ecology*, 46: 385–394.
- Bournaud M., Tachet H., Berly A., Cellot B. 1998. Importance of microhabitat characteristics in the macrobenthos microdistribution of a large river reach. *Annales de Limnologie*, 34: 83–98.
- Bowszys M., Wziątek B., Górská E. 2012. Feeding of small-sized European perch, *Perca fluviatilis*, in a littoral zone of a restored lake. *Ecohydrology and Hydrobiology*, 12: 243–251.
- Byström P., Huss M., Persson L. 2012. Ontogenetic constraints and diet shifts in perch (*Perca fluviatilis*): mechanisms and consequences for intra-cohort cannibalism. *Freshwater Biology*, 57: 847–857.
- Camp E.V., Staudhammer C.L., Pine W.E., Tetzlaff J.C., Frazer T.K. 2014. Replacement of rooted macrophytes by filamentous macroalgae: effects on small fishes and macroinvertebrates. *Hydrobiologia*, 722: 159–170.
- Cao Y., Zhang E., Cheng G. 2014. A primary study on relationships between subfossil chironomids and the distribution of aquatic macrophytes in three lowland floodplain lakes, China. *Aquatic Ecology*, 48: 481–492.
- Choi J.Y., Jeong K.S., Kim S.K., La G.H., Chang K.H., Joo G.J. 2014. Role of macrophytes as microhabitats for zooplankton community in lentic freshwater ecosystems of South Korea. *Ecological Informatics*, 24: 177–185.

- Cieplucha M., Kruk A., Zięba G., Marszał L., Tszydel M., Tybulczuk S., Rachalewska D., Pietraszewski D., Janic B., Galicka W. 2014. Ichtiofauna rzeki Warty. Roczniki Naukowe PZW, 27: 147–184.
- Costello M.J. 1990. Predator feeding strategy and prey importance: a new graphical analysis. Journal of Fish Biology, 36: 261–263.
- Cranston P.S., Oliver D.R., Saether O.A. 1983. The larvae of Orthocladiinae (Diptera: Chironomidae) of the Holarctic regions – Keys and diagnoses (w:) Chironomidae of the Holarctic regions – Keys and diagnoses, Part 1, Larvae, Wiederholm T. (red.). Entomologica Scandinavica Supplement, 19: 149–291.
- Cummins K.W. 1962. An evaluation of some techniques for the collection and analysis of benthic samples with special emphasis on lotic waters. The American Midland Naturalist Journal, 67: 477–504.
- Dąbrowski J. 2006. Cechy przeliczalne i mierzalne jazgarza (*Gymnocephalus cernuus* L.) z jeziora Gopło. Zeszyty Naukowe Uniwersytetu Technologiczno-Przyrodniczego im. Jana i Jędrzeja Śniadeckich w Bydgoszczy, Zootechnika, 248: 5–13.
- De Nie H.W. 1987. The decrease in aquatic vegetation in Europe and its consequences for fish populations. EIFAC Occasional Paper, 19: 1–52.
- Diehl S. 1988. Foraging efficiency of three freshwater fishes: effects of structural complexity and light. Oikos, 53: 207–214.
- Dieterich A., Baumgärtner D., Eckmann R. 2004. Competition for food between Eurasian perch *Perca fluviatilis* and ruffe *Gymnocephalus cernuus* over different substrate types. Ecology of Freshwater Fish, 13: 236–244.
- Dufour S., Hayden M., Stella J., Battles J., Piegay H. 2014. Maintaining channel abandonment processes increases riparian plant diversity within fluvial corridors. Ecohydrology, 8: 780–791.
- Dukowska M., Grzybkowska M. 2014. Coexistence of fish species in a large lowland river: food niche partitioning between small-sized percids, cyprinids and sticklebacks in submersed macrophytes. PLoS ONE 9: open access. DOI: 10.1371/journal.pone.0109927.
- 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 Hydrobiologica, 41: 219–229.
- Dukowska M., Grzybkowska M., Folcholc I., Tszydel M., Szczerkowska E. 2005. Predation of *Hydra* sp. on epiphytic fauna and zooplankton in a disturbed lowland river. Teka Komisji Ochrony i Kształtowania Środowiska Przyrodniczego, 2: 48–57.
- Dukowska M., Szczerkowska E., Grzybkowska M., Tszydel M., Penczak T. 2007. Effect of flow manipulations on benthic fauna communities in a lowland river: interhabitat comparison. Polish Journal of Ecology, 55: 101–112.
- Dukowska M., Grzybkowska M., Marszał L., Zięba G. 2009. The food preferences of three-spined stickleback, *Gasterosteus aculeatus* L., downstream of a dam reservoir. Oceanological and Hydrobiological Studies, 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.)). Oceanological and Hydrobiological Studies, 41: 12–23.

- 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. *Ecological Modelling*, 236: 221–229.
- Dukowska M., Kruk A., Grzybkowska M. 2014. Diet overlap among two cyprinids: eurytopic roach and rheophilic dace in tailwater submersed macrophyte patches. *Ecological Informatics*, 24: 112–123.
- Dumont H.J., Van de Velde I., Dumont S. 1975. The dry weight estimate of biomass in a selection of Cladocera, Copepoda and Rotifera from the plankton, periphyton and benthos of continental waters. *Oecologia*, 19: 75–97.
- Eick D., Thiel R. 2014. Fish assemblage patterns in the Elbe estuary: guild composition, spatial and temporal structure, and influence of environmental factors. *Marine Biodiversity*, 44: 559–580.
- Erős T., Takács P., Czeglédi I., Sály P., Specziár A. 2015. Taxonomic- and trait-based recolonization dynamics of a riverine fish assemblage following a large-scale human mediated disturbance: the red mud disaster in Hungary. *Hydrobiologia*, 758: 31–45.
- Ferreiro N., Feijó C., Giorgi A., Rosso J. 2014. Macroinvertebrates select complex macrophytes independently of their body size and fish predation risk in a Pampean stream. *Hydrobiologia*, 740: 191–205.
- Figueiredo B.R.S., Mormul R.P., Thomaz S.M. 2015. Swimming and hiding regardless of the habitat: prey fish do not choose between a native and a non-native macrophyte species as a refuge. *Hydrobiologia*, 746: 285–290.
- Francová K., Ondračková M. 2014. Effect of habitat conditions on parasite infection in 0+ juvenile perch (*Perca fluviatilis* L.) in two Czech reservoirs. *Hydrobiologia*, 721: 57–66.
- Frankiewicz P., Wojtal-Frankiewicz A. 2012. Two different feeding tactics of young-of-the-year perch, *Perca fluviatilis* L., inhabiting the littoral zone of the lowland Sulejow Reservoir (Central Poland). *Ecohydrology and Hydrobiology*, 12: 35–41.
- Franklin P., Dunbar M., Whitehead P. 2008. Flow controls on lowland river macrophytes: a review. *Science of the Total Environment*, 400: 369–378.
- Freedman J.A., Lorson B.J., Taylor R.B., Carline R.F., Stauffer Jr.J.R. 2014. River of the dammed: longitudinal changes in fish assemblages in response to dams. *Hydrobiologia*, 727: 19–33.
- Fullerton A.H., Lamberti G.A. 2006. A comparison of habitat use and habitat-specific feeding efficiency by Eurasian ruffe *Gymnocephalus cernuus* and yellow perch *Perca flavescens*. *Ecology of Freshwater Fish*, 15: 1–9.
- Galicka W., Lesiak T. 1996. Wpływ zbiornika Jezioro na fitoplankton środkowego odcinka rzeki Warty. *Acta Universitatis Lodzianensis, Folia botanica*, 11: 161–173.
- Galicka W., Kruk A. 2000. Hydroconstruction-related changes of water quality in the Warta River, Poland. *Acta Universitatis Lodzianensis, Folia limnologica*, 7: 193–210.
- Gantes H.P., Caro A.S. 2001. Environmental heterogeneity and spatial distribution of macrophytes in plain streams. *Aquatic Botany*, 70: 225–236.
- García-Berthou E. 1999. Spatial heterogeneity in roach (*Rutilus rutilus*) diet among contrasting basins within a lake. *Archiv für Hydrobiologie*, 146: 239–256.
- Gaschignard O., Persat H., Chessel D. 1983. Répartition transversale des macroinvertébrés benthiques dans un bras du Rhône. *Hydrobiologia*, 106: 209–215.

- Geange S.W., Pledger S., Burns K.C., Shima J.S. 2010. A unified analysis of niche overlap incorporating data of different types. *Methods in Ecology & Evolution*, 2: 175–184.
- Gecheva G., Yurukova L., Cheshmedjiev S. 2013. Patterns of aquatic macrophyte species composition and distribution in Bulgarian rivers. *Turkish Journal of Botany*, 37: 99–110.
- Głowacki Ł., Grzybkowska M., Dukowska M., Penczak T. 2011. Effects of damming a large lowland river on chironomids and fish assessed with the (multiplicative partitioning of) True/Hill biodiversity measure. *River Research and Applications*, 27: 612–629.
- Gonzalo C., Camargo J.A. 2013. The impact of an industrial effluent on the water quality, submersed macrophytes and benthic macroinvertebrates in a dammed river of Central Spain. *Chemosphere*, 93: 1117–1124.
- Górski K., Van den Bosch L.V., Van de Wolfshaar K.E., Middelkoop H., Nagelkerke L.A.J., Filippov O.V., Zolotarev D.V., Yakovlev S.V., Minin A.E., Winter H.V., De Leeuw J.J., Buijse A.D., Verreth J.A.J. 2012. Post-damming flow regime development in a large lowland river (Volga, Russian Federation), implications for floodplain inundation and fisheries. *River Research and Applications*, 28: 1121–1134.
- Graf W. 2006. Downstream hydrologic and geomorphic effects of large dams on American rivers. *Geomorphology*, 79: 336–360.
- Griffin S.L., Rippingale R.J. 2001. Zooplankton grazing dynamics: top-down control of phytoplankton and its relationship to an estuarine habitat. *Hydrological Processes*, 15: 2453–2464.
- Grzybkowska M. 1988. Pokarm płoci w rzece Widawce. *Acta Universitatis Lodziensis, Folia limnologica*, 3: 85–100.
- Grzybkowska M. 1991. Development and habitat selection of chironomid communities at long- and short-term water discharge fluctuation. *Regulated Rivers: Research & Management*, 6: 257–264.
- Grzybkowska M. 1992. Diel drift of Chironomidae in a large lowland river (Central Poland). *Netherlands Journal of Aquatic Ecology*, 26: 355–360.
- Grzybkowska M. 2007. Zależności troficzne w wodach słodkich (w:) Bory Tucholskie i inne obszary leśne. Ochrona, monitoring, edukacja, Gwoździński K. (red.). Wyd. UŁ, Łódź, ss. 213–231.
- Grzybkowska M., Zalewski M. 1983. Pokarm płoci, leszcza i krąpia w Sulejowskim Zbiorniku Zaporowym (w:) Streszczenia referatów ze Zjazdu Polskiego Towarzystwa Hydrobiologicznego, Lublin, ss. 71–72.
- Grzybkowska M., Galicka W. 1998. Metody oceny jakości wód na przykładzie rzeki Warty (w:) Bory Tucholskie – ochrona biosfery, Gabryelak T. (red.). Wyd. UŁ, Łódź, ss. 43–52.
- Grzybkowska M., Dukowska M. 2001. Impact of the dam reservoir on river macrobenthic community: long-term study of Jeziorsko Reservoir and the Warta River in central Poland. *Polish Journal of Ecology*, 49: 243–259.
- Grzybkowska M., Dukowska M. 2002. Communities of Chironomidae (Diptera) above and below a reservoir on a lowland river: long-term study. *Annales Zoologici*, 52: 235–247.
- Grzybkowska M., Dukowska M. 2004. Response of chironomids (Chironomidae, Diptera) to damming. *Production. Teka Komisji Ochrony i Kształtowania Środowiska Przyrodniczego*, 1: 71–82.

- 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. *Archiv für Hydrobiologie*, 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 Universitatis Lodzensis, Folia limnologica*, 6: 47–61.
- Grzybkowska M., Dukowska M., Sitkowska M., Galicka W. 2000. Spatial distribution of benthic chlorophyll *a* in the Warta River, upstream and downstream of the Jeziorsko Reservoir. *Acta Hydrobiologica*, 42: 123–136.
- 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. *Ecohydrology & Hydrobiology*, 3: 399–408.
- Gunderson J.L., Klepinger M.R., Bonte C.R., Marsden J.E. 1998. Overview of the international symposium on Eurasian ruffe (*Gymnocephalus cernuus*) biology, impacts and control. *Journal of Great Lakes Research*, 24: 165–169.
- Haertel S.S., Eckmann R. 2002. Diel diet shift of roach and its implications for the estimation of daily rations. *Journal of Fish Biology*, 60: 876–892.
- Harris S.A. 2011. Mega-hydroelectric power generation on the Yangtze River: The Three Gorges Dam (w:) Engineering Earth, Brunn S.D. (red.). Springer, New York, ss. 1569–1581.
- Hayden B., Massa-Gallucci A., Harrod C., O'grady M., Caffrey J., Kelly-Quinn M. 2014. Trophic flexibility by roach *Rutilus rutilus* in novel habitats facilitates rapid growth and invasion success. *Journal of Fish Biology*, 84: 1099–1116.
- Horppila J. 1994. The diet and growth of roach in Lake Vesijärvi and possible changes in the course of biomanipulation. *Hydrobiologia*, 249: 35–41.
- Horppila J., Nurminen L. 2009. Food niche segregation between two herbivorous cyprinid species in a turbid lake. *Journal of Fish Biology*, 75: 1230–1243.
- 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. *Journal of Fish Biology*, 56: 51–72.
- Horsák M., Bojková J., Zahrádková S., Omesová M., Helešic J. 2009. Impact of reservoirs and channelization on lowland river macroinvertebrates: a case study from Central Europe. *Limnologia*, 39: 140–151.
- Hölker F., Thiel R. 1998. Biology of ruffe (*Gymnocephalus cernuus* (L.)): a review of selected aspects from European literature. *Journal of Great Lakes Research*, 24: 186–204.
- Hölker F., Breckling B. 2001. An individual-based approach to depict the influence of the feeding strategy on the population structure of roach (*Rutilus rutilus* L.). *Limnologia*, 31: 69–78.
- Huss M., Persson L., Borchering J., Heermann L. 2013. Timing of the diet shift from zooplankton to macroinvertebrates and size at maturity determine whether normally piscivorous fish can persist in otherwise fishless lakes. *Freshwater Biology*, 58: 1416–1424.
- Jamet J.L. 1994. Feeding activity of adult roach *Rutilus rutilus*, perch *Perca fluviatilis* and ruffe *Gymnocephalus cernuus* in eutrophic Lake Aydat (France). *Aquatic Sciences*, 56: 376–387.
- Jůza T., Vašek M., Kratochvíl M., Blabolil P., Čech M., Draštík V., Frouzová J., Muška M., Peterka J., Prchalová M., Říha M., Tušer M., Kubečka J. 2014. Chaos and

- stability of age-0 fish assemblages in a temperate deep reservoir: unpredictable success and stable habitat use. *Hydrobiologia*, 724: 217–234.
- Jůza T., Ricard D., Blabolil P., Čech M., Draštík V., Frouzová J., Muška M., Peterka J., Prchalová M., Říha M., Sajdlová Z., Šmejkal M., Tušer M., Vašek M., Vejřík L., Kubečka J. 2015. Species-specific gradients of juvenile fish density and size in pelagic areas of temperate reservoirs. *Hydrobiologia*, 762: 169–181.
- Kahl U., Radke R.J. 2006. Habitat and food resource use of perch and roach in a deep mesotrophic reservoir: enough space to avoid competition? *Ecology of Freshwater Fish*, 15: 48–56.
- Kahl U., Dörner H., Radke R.J., Wagner A., Benndorf J. 2001. The roach population in the hypertrophic Bautzen Reservoir: structure, diet and impact on *Daphnia galeata*. *Limnologia*, 31: 61–68.
- Kalas S. 1995. The ecology of ruffe, *Gymnocephalus cernuus* (Pisces: Percidae) introduced to Mildevatn, western Norway. *Environmental Biology of Fishes*, 42: 219–232.
- Kamiński R., Wolnicki J., Sikorska J., Garcia V. 2013. Effects of temperature on growth, survival and body composition in larvae of barbel, *Barbus barbus* (L.). *Aquaculture International*, 21: 829–841.
- Kangur K., Kangur A. 1996. Feeding of ruffe *Gymnocephalus cernuus* in relation to the abundance of benthic organisms in Lake Võrtsjärv (Estonia). *Annales Zoologici Fennici*, 33: 473–480.
- Kangur K., Kangur A., Kangur P. 1999. A comparative study on the feeding of eel, *Anguilla anguilla*, bream, *Abramis brama* and ruffe *Gymnocephalus cernuus* in Lake Võrtsjärv, Estonia. *Hydrobiologia*, 408/409: 65–72.
- Kangur P., Kangur A., Kangur K., Möls T. 2003. Condition and growth of ruffe *Gymnocephalus cernuus* in two large shallow lakes with different fish fauna and food resource. *Hydrobiologia*, 506/509: 435–441.
- Karus K., Paaver T., Agasild H., Zingel P. 2014. The effects of predation by planktivorous juvenile fish on the microbial food web. *European Journal of Protistology*, 50: 109–121.
- Kasumyan A.O., Tinkova T.V. 2013. Taste attractiveness of different hydrobionts for roach *Rutilus rutilus*, bitterling *Rhodeus sericeus amarus*, and rainbow trout *Oncorhynchus mykiss*. *Voprosy Ikhtiologii*, 53: 479–489.
- Kiedrzyńska E., Kiedrzyński M., Zalewski M. 2008. Flood sediment deposition and phosphorus retention in a lowland river floodplain: impact on water quality of a reservoir, Sulejów, Poland. *Ecohydrology & Hydrobiology*, 8: 281–289.
- 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 Biology*, 55: 326–345.
- Koperski P. 1999. Strategie pokarmowe słodkowodnych drapieżników. *Kosmos*, 4: 425–434.
- Kratochvíl M., Peterka J., Kubečka J., Matěna J., Vašek M., Vaníčková I., Čech M., Seda J. 2008. Diet of larvae and juvenile perch, *Perca fluviatilis* performing diel vertical migrations in a deep reservoir. *Folia Zoologica*, 57: 313–323.
- Krebs C.J. 1996. *Ekologia*. PWN, Warszawa.
- Krebs C.J. 1999. *Ecological methodology*. Addison-Wesley Longman, New York.
- Kruk A. 2007. Role of habitat degradation in determining fish distribution and abundance along the lowland Warta River, Poland. *Journal of Applied Ichthyology*, 23: 9–18.

- Kruk A., Penczak T. 2003. Impoundment impact on populations of facultative riverine fish. *Annales de Limnologie*, 39: 197–210.
- Kruk A., Penczak T., Galicka W., Koszaliński H., Tłoczek K., Kostrzewa J., Marszał L. 2000. Ichtiofauna rzeki Warty. *Roczniki Naukowe PZW*, 13: 35–67.
- Lampert W., Sommer U. 1996. *Ekologia wód śródlądowych*. PWN, Warszawa, ss. 416.
- Lappalainen A., Rask M., Koponen H., Vesala S. 2001. Relative abundance, diet and growth of perch (*Perca fluviatilis*) and roach (*Rutilus rutilus*) at Tvärminne, northern Baltic Sea, in 1975 and 1997: responses to eutrophication? *Boreal Environment Research*, 6: 107–108.
- Li J., Dong S., Peng M., Yang Z., Liu S., Li X., Zhao C. 2013. Effects of damming on the biological integrity of fish assemblages in the middle Lancang-Mekong River basin. *Ecological Indicators*, 34: 94–102.
- Lik J., Leszczyńska J., Dukowska M., Szczerkowska-Majchrzak E., Grzybkowska M. 2014. Biocenoza zanurzonych makrofity w Warcie poniżej tamy. *Roczniki Naukowe PZW*, 27: 103–127.
- Lik J., Adamczuk M., Dukowska M., Grzybkowska M., Leszczyńska J., Szczerkowska-Majchrzak E. 2015. Przegęszczona płoć i jej baza pokarmowa zasobna w zooplankton poniżej tamy zbiornika Jeziorsko. *Roczniki Naukowe PZW*, 28: 85–104.
- Linløkken A.N., Bergman E., Greenberg L. 2010. Effect of temperature and roach *Rutilus rutilus* group size on swimming speed and prey capture rate of perch *Perca fluviatilis* and *R. rutilus*. *Journal of Fish Biology*, 76: 900–912.
- Lityński M. 2007. Program rozwoju turystyki kajakowej na rzece Warcie. Departament Sportu i Turystyki Urzędu Marszałkowskiego Województwa Wielkopolskiego w Poznaniu, Wielkopolska Organizacja Turystyczna, Kraków.
- Lopes T.M., Cunha E.R., Silva J.C.B., Behrend R.D.L., Gomes L.C. 2015. Dense macrophytes influence the horizontal distribution of fish in floodplain lakes. *Environmental Biology of Fishes*, 98: 1741–1755.
- Lopez-Lopez L., Preciado I., Velasco F., Olaso I., Gutiérrez-Zabala J.L. 2011. Resource partitioning amongst five coexisting species of gurnards (Scorpaeniforme: Triglidae): role of trophic and habitat segregation. *Journal of Sea Research*, 66: 58–68.
- Lorenzoni M., Carosi A., Pedicillo G., Trusso A. 2007. A comparative study on the feeding competition of the European perch *Perca fluviatilis* L. and the ruffe *Gymnocephalus cernuus* (L.) in Lake Piediluco (Umbria, Italy). *Bulletin Francais de la Pêche et de la Pisciculture*, 387: 35–57.
- Makino W., Kato H., Takamura N., Mizutani H., Katano N., Mikami H. 2001. Did chironomid emergence release *Daphnia* from fish predation and lead to *Daphnia*-driven clear-water phase in Lake Towada, Japan? *Hydrobiologia*, 442: 309–317.
- Manatunge J., Asaeda T., Priyadarshana T. 2000. The influence of structural complexity on fish–zooplankton interactions: a study using artificial submerged macrophytes. *Environmental Biology of Fishes*, 58: 425–438.
- Mann R.H.K., Bass J.A.B., Leach D., Pinder A.C. 1997. Temporal and spatial variations in the diet of 0 group roach (*Rutilus rutilus*) larvae and juveniles in the River Great Ouse in relation to prey availability. *Regulated Rivers: Research & Management*, 13: 287–294.
- Marco-Méndez C., Prado P., Ferrero-Vicente L.M., Ibáñez C., Sánchez-Lizaso J.L. 2014. Seasonal effects of waterfowl grazing on submerged macrophytes: the role of flowers. *Aquatic Botany*, 120: 275–282.

- Marszał L., Grzybkowska M., Penczak T., Galicka W. 1996. Diet and feeding of dominant fish populations in the impounded Warta River, Poland. *Polish Archives of Hydrobiology*, 43: 185–202.
- Marzin A., Archaimbault V., Belliard J., Chauvin C., Delmas F., Pont D. 2012. Ecological assessment of running waters: Do macrophytes, macroinvertebrates, diatoms and fish show similar responses to human pressures? *Ecological Indicators*, 23: 56–65.
- Maszczyk P., Gliwicz Z.M. 2014. Selectivity by planktivorous fish at different prey densities, heterogeneities, and spatial scales. *Limnology and Oceanography*, 59: 68–78.
- Mikołajewska D., Rusinek M., Kalembe M., Łukawska U., Szczepańska J. 2012. Komunikat o stanie jakości wód powierzchniowych województwa łódzkiego badanych w 2011 roku. Wojewódzki Inspektorat Ochrony Środowiska, Łódź.
- Miyake Y., Akiyama T. 2012. Impacts of water storage dams on substrate characteristics and stream invertebrate assemblages. *Journal of Hydro-environment Research* 6: 137–144.
- Newman R.M. 1991. Herbivory and detritivory on freshwater macrophytes by invertebrates: a review. *Journal of the North American Benthological Society*, 10: 89–114.
- Nicolle A., Hansson L.A., Brodersen J., Nilsson P.A., Bronmark C. 2011. Interactions between predation and resources shape zooplankton population dynamics. *PLoS ONE*, 6: open access. DOI: 10.1371/journal.pone.0016534 .
- Nurminen L., Estlander S., Olin M., Lehtonen H. 2014. Feeding efficiency of planktivores under disturbance, the effect of water colour, predation threat and shoal composition. *Journal of Fish Biology*, 84: 1195–1201.
- Ogle D.H. 1998. A synopsis of the biology and life history of ruffe. *Journal of Great Lakes Research*, 24: 170–185.
- Ogle D.H., Selgeby J.H., Newman R.M., Henry M.G. 1995. Diet and feeding periodicity of ruffe in the St. Louis River Estuary, Lake Superior. *Transactions of the American Fisheries Society*, 124: 356–369.
- Okun N., Mehner T. 2005. Distribution and feeding of juvenile fish on invertebrates in littoral reed (*Phragmites*) stands. *Ecology of Freshwater Fish*, 14: 139–149.
- Opuszyński K. 1983. Podstawy biologii ryb. PWRiL, Warszawa.
- Pellicice F.M., Pompeu P.S., Agostinho A.A. 2014. Large reservoirs as ecological barriers to downstream movements of Neotropical migratory fish. *Fish and Fisheries*, 16: 697–715.
- Penczak T. 1969. Ichtiofauna rzek Wyżyny Łódzkiej i terenów przyległych. Część I c. Hydrografia i rybostan Warty i dopływów. *Acta Hydrobiologica*, 11: 69–118.
- 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 large lowland river. *Ecohydrology and Hydrobiology*, 4: 129–138.
- Penczak T. 2011. Fish assemblages composition in a natural, then regulated, stream: a quantitative long-term study. *Ecological Modelling*, 222: 2103–2118.
- Penczak T., Grzybkowska M. 1990. Fish and invertebrates vs. riparian ecotones in a large river (the River Warta, Central Poland) (w:) *Proceedings of Symposium 'Fish and land/inland - water ecotones'*, Zalewski M., Thorpe J.E., Gaudin P. (red.). UNESCO MaB, Łódź, ss. 41–44.

- Penczak T., Kruk A. 2000. Threatened obligatory riverine fishes in human-modified Polish rivers. *Ecology of Freshwater Fish*, 9: 109–117.
- Penczak T., Kruk A. 2005. Patternizing of impoundment impact (1985-2002) on fish assemblages in a lowland river using the Kohonen algorithm. *Journal of Applied Ichthyology*, 21: 169–177.
- 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 Oecologica*, 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. *Ecological Modelling*, 227: 64–71.
- Petersen R.C., Cummins K.W., Ward G.M. 1989. Microbial and animal processing of detritus in a woodland stream. *Ecological Monographs*, 59: 21–39.
- Pettesse M.L., Petrere Jr.M. 2012. Tendency towards homogenization in fish assemblages in the cascade reservoir system of the Tiete river basin, Brazil. *Ecological Engineering*, 48: 109–116.
- Petts G.E. 1984. *Impounded rivers. Perspectives for ecological management*. Wiley and Sons, Chichester.
- Pilinkovskij A., Kesminas V., Bukelskis E., Čivas L. 2014. Ruffe (*Gymnocephalus cernuus* L.) growth and diet in Lake Dusia (southern Lithuania). *Archives of Polish Fisheries*, 22: 110–119.
- Pinder L.C.V. 1986. Biology of freshwater Chironomidae. *Annual Review of Entomology*, 31: 1–23.
- Pinder L.C.V. 1992. Biology of epiphytic Chironomidae (Diptera: Nematocera) in chalk streams. *Hydrobiologia*, 248: 39–51.
- Pinkas L., Oliphant M.S., Iverson L.R. 1971. Food habits of albacore, bluefin tuna, and bonito in California waters. *Fish Bulletin*, 152: 1–105.
- Przybylski M., Frankiewicz P., Bańbura J. 1993. Ichtiofauna dorzecza górnej Warty. *Roczniki Naukowe PZW*, 6: 49–78.
- 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. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research*, 24: 387–409.
- Rahel F.J. 2002. Homogenization of freshwater faunas. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics*, 33: 291–315.
- Rahel F.J. 2010. Homogenization, differentiation, and the widespread alteration of fish faunas. *American Fisheries Society Symposium*, 73: 311–326.
- Rahman M.M., Verdegem M.C.J. 2010. Effects of intra- and interspecific competition on diet, growth and behaviour of *Labeo calbasu* (Hamilton) and *Cirrhinus cirrhosus* (Bloch). *Applied Animal Behaviour Science*, 128: 103–108.
- Ramos-Jiliberto R., Valdovinos F.S., Arias J., Alcaraz C., Garcia-Berthou E. 2011. A network-based approach to the analysis of ontogenetic diet shifts: an example with an endangered, small-sized fish. *Ecological Complexity*, 8: 123–129.
- Ratcliffe N., Takahashi A., O'Sullivan C., Adlard S., Trathan P.N., Harris M.P., Wanless S. 2013. The roles of sex, mass and individual specialisation in partitioning foraging-depth niches of a pursuit-diving predator. *PLoS ONE* 8: open access. DOI:10.1371/journal.pone.0079107.

- Rezsű E., Specziár A. 2006. Ontogenetic diet profiles nad size-dependent diet partitioning of ruffe *Gymnocephalus cernuus*, perch *Perca fluviatilis* and pumpkinseed *Lepomis gibbosus* in Lake Balaton. *Ecology of Freshwater Fish*, 15: 339–349.
- Říha M., Kubečka J., Prchalová M., Mrkvička T., Čech M., Draštík V., Frouzová J., Hohašová E., Jůza T., Kratochvíl M., Peterka J., Tušer M., Vašek M. 2011. The influence of diel period on fish assemblage in the unstructured littoral of reservoirs. *Fisheries Management and Ecology*, 18: 339–347.
- Ross S.T. 1986. Resource partitioning in fish assemblages: a review of field studies. *Copeia*, 2: 352–388.
- Röpke C.P., Ferreira E., Zuanon J. 2014. Seasonal changes in the use of feeding resources by fish in stands of aquatic macrophytes in an Amazonian floodplain, Brazil. *Environmental Biology of Fishes*, 97: 401–414.
- Rösh R., Kangur A., Kangur K., Krämer A., Ráb P., Schlechta V., Tapaninen M., Treasurer J. 1996. Ruffe (*Gymnocephalus cernuus*). *Annales Zoologici Fennici*, 33: 305–308.
- Sá-Oliveira J.C., Isaac V.J., Ferrari S.F. 2015. Fish community structure as an indicator of the long-term effects of the damming of an Amazonian river. *Environmental Biology of Fishes* 98: 273–286.
- Schleuter D., Eckmann R. 2006. Competition between perch *Perca fluviatilis* and ruffe *Gymnocephalus cernuus*: the advantage of turning night into day. *Freshwater Biology*, 51: 287–297.
- Schleuter D., Eckmann R. 2008. Generalist versus specialist: the performances of perch and ruffe in lake of low productivity. *Ecology of Freshwater Fish*, 17: 86–99.
- Schoener T.W. 1970. Non-synchronous spatial overlap of lizards in patchy habitats. *Ecology*, 51: 408–418.
- Schulze T., Dörner H., Baade U., Hölker F. 2012. Dietary niche partitioning in a piscivorous fish guild in response to stocking of an additional competitor: the role of diet specialisation. *Limnologia*, 42: 56–64.
- 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. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 95: 145–155.
- Simões N.R., Nunes A.H., Dias J.D., Lansac-Tôha F.A., Velho L.F.M., Bonecker C.C. 2015. Impact of reservoirs on zooplankton diversity and implications for the conservation of natural aquatic environments. *Hydrobiologia*, 758: 3–17.
- Sitkowska M., Dukowska M. 1999. Taxonomic analysis and frequency of green algae in the middle section of the Warta River (central Poland). *Acta Hydrobiologica*, 41: 187–198.
- Słoń J. 1999. Najeść się i przeżyć – jak to robią młode ryby? *Kosmos*, 4: 501–508.
- Smith R.F., Alexander L.C., Lamp W.O. 2009. Dispersal by terrestrial stages of stream insects in urban watersheds: a synthesis of current knowledge. *Journal of the North American Benthological Society*, 28: 1022–1037.
- Specziár A., Erős T. 2014. Dietary variability in fishes: the roles of taxonomic, spatial, temporal and ontogenetic factors. *Hydrobiologia*, 724: 109–125.
- Specziár A., Bíró P., Tölg L. 1998. Feeding and competition of five cyprinid fishes in different habitats of the Lake Balaton littoral zone, Hungary. *Italian Journal of Zoology*, 65: 331–336.

- Specziár A., György Á.I., Erős T. 2013. Within-lake distribution patterns of fish assemblages: the relative roles of spatial, temporal and random environmental factors in assessing fish assemblages using gillnets in a large and shallow temperate lake. *Journal of Fish Biology*, 82: 840–855.
- StatSoft. Inc. 2010. Statistica (data analysis software system), version 9.1.
- Stephens D.W., Krebs J.R. 1986. Foraging theory. Princeton University Press, Princeton.
- Strahler A.N. 1957. Quantitative analysis of watershed geomorphology. *Transactions of the American Geophysical Union*, 38: 913–920.
- Szczerkowska-Majchrzak E., Grzybewska M. 2008. Piętrzenia rzek i energia wodna; za i przeciw. *Kosmos*, 57: 295–303.
- Szczyglińska A. 1987. Diet composition and daily feeding patterns of *Rutilus rutilus* (L.), in Włocławek dam reservoir in 1982–1984. *Acta Ichthyologica et Piscatoria*, 17: 55–68.
- Šmejkal M., Prchalová M., Čech M., Vašek M., Říha M., Jůza T., Blabolil P., Kubečka J. 2014. Associations of fish with various types of littoral habitats in reservoirs. *Ecology of Freshwater Fish*, 23: 405–413.
- Tarkan A.S., Vilizzi L. 2015. Patterns, latitudinal clines and countergradient variation in the growth of roach *Rutilus rutilus* (Cyprinidae) in its Eurasian area of distribution. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, 25: 587–602.
- Tarkowska-Kukuryk M. 2008. Influence of submerged vegetation on the diet of roach (*Rutilus rutilus* L.) in shallow Polesie lakes. *Teka Komisji Ochrony i Kształtowania Środowiska Przyrodniczego* 5: 145–152.
- Tarkowska-Kukuryk M. 2014. Spatial distribution of epiphytic chironomid larvae in a shallow macrophyte-dominated lake: effect of macrophyte species and food resources. *Limnology*, 15:141–153.
- Tarvainen M., Ventelä A., Helminen H., Sarvala J. 2005. Nutrient release and resuspension generated by ruffe (*Gymnocephalus cernuus*) and chironomids. *Freshwater Biology*, 50: 447–458.
- Tena A., Vericat D., Batalla R.J. 2014. Suspended sediment dynamics during flushing flows in a large impounded river (the lower River Ebro). *Journal of Soils and Sediments*, 14: 2057–2069.
- Terlecki J. 1987. The diet of adult perch, *Perca fluviatilis* L., in the Vistula dam reservoir in Włocławek. *Acta Ichthyologica et Piscatoria*, 17: 43–57.
- Terlecki J. 2000a. Okoń (*Perca fluviatilis*) (w:) *Ryby słodkowodne Polski*, Brylińska M. (red.). PWN, Warszawa, ss. 455–461.
- Terlecki J. 2000b. Jazgarz (*Gymnocephalus cernuus*) (w:) *Ryby słodkowodne Polski*, Brylińska M. (red.). PWN, Warszawa, ss. 461–464.
- Tokeshi M., Pinder L.C.V. 1985. Microhabitats of stream invertebrates on two submersed macrophytes with contrasting leaf morphology. *Holarctic Ecology*, 8: 313–319.
- Tonkin J.D., Death R.G. 2014. The combined effects of flow regulation and an artificial flow release on a regulated river. *River Research and Applications*, 30: 329–337.
- Tóth M., Móra A., Kiss B., Dévai G., Specziár A. 2012. Are macrophyte-dwelling Chironomidae (Diptera) largely opportunistic in selecting plant species? *European Journal of Entomology*, 109: 247–260.
- Urbaniak M., Kiedrzyńska E., Zalewski M. 2012. The role of a lowland reservoir in the transport of micropollutants, nutrients and the suspended particulate matter along the river continuum. *Hydrology Research*, 43: 400–411.

- Vakkilainen K. 2005. Submerged macrophytes modify food web interactions and stability of lake littoral ecosystems. Praca doktorska, Department of Ecological and Environmental Sciences Faculty of Biosciences, University of Helsinki.
- Van Donk E., Van de Bund W.J. 2002. Impact of submerged macrophytes including charophytes on phyto- and zooplankton communities: allelopathy versus other mechanisms. *Aquatic Botany*, 72: 261–274.
- Vannote R.L., Minshall G.W., Cummins K.W., Sedell J.R., Cushing C.E. 1980. The river continuum concept. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 37: 130–137.
- Vašek M., Kubečka J. 2004. In situ diel patterns of zooplankton consumption by subadult/adult roach *Rutilus rutilus*, bream *Abramis brama*, and bleak *Alburnus alburnus*. *Folia Zoologica*, 53: 203–214.
- Villéger S., Blanchet S., Beauchard O., Oberdorff T., Brosse S. 2014. From current distinctiveness to future homogenization of the world's freshwater fish faunas. *Diversity and Distributions*, 21: 1–13.
- Vitule J.R.S., Skóra F., Abilhoa V. 2012. Homogenization of freshwater fish faunas after the elimination of a natural barrier by a dam in Neotropics. *Diversity and Distributions*, 18: 111–120.
- Volta P., Jeppesen E., Campi B., Sala P., Emmrich M., Winfield I. 2013. The population biology and life history traits of Eurasian ruffe [*Gymnocephalus cernuus* (L.), Pisces: Percidae] introduced into eutrophic and oligotrophic lakes in Northern Italy. *Journal of Limnology*, 72: 280–290.
- Wallace R.K. 1981. An assessment of diet-overlap indexes. *Transactions of the American Fisheries Society*, 110: 72–76.
- Ward J.S., Stanford J.A. 1980. Tailwater biota: ecological response to environmental alternations (w:) Proceedings of the Symposium on surface water impoundments ASCE, Minneapolis, ss. 1516-1525.
- Weiner J. 2005. *Życie i ewolucja biosfery*. PWN, Warszawa.
- Whatley M.H., Van Loon E.E., Van Dam H., Vonk J.A., Van der Geest H.G., Admiraal W. 2014. Macrophyte loss drives decadal change in benthic invertebrates in peatland drainage ditches. *Freshwater Biology*, 59: 114–126.
- Wicher-Dysarz J., Dysarz T. 2007. Wpływ rezerwatu przyrody na eksploatację zbiornika nizinnego Jeziorsko. *Infrastruktura i Ekologia Terenów Wiejskich*, 4: 179–186.
- Wielgosz S. 1989. Factors determining the fish coexistence and the ichthyocenotic trophic relations in Włocławek Dam Reservoir, Poland. *Acta Ichthyologica et Piscatoria*, 19: 55–73.
- Wierzbicki M., Hammerling M., Przedwojski B. 2008. Przebieg procesu erozji poniżej zbiornika Jeziorsko na rzece Warcie. *Przegląd Naukowy Inżynieria i Kształtowanie Środowiska SGGW*, 2: 136–145.
- Willis S.C., Winemiller K.O., Lopez-Fernandez H. 2005. Habitat structural complexity and morphological diversity of fish assemblages in a Neotropical floodplain river. *Oecologia*, 142: 284–295.
- Wollrab S., De Roos A.M., Diehl S. 2013. Ontogenetic diet shifts promote predator-mediated coexistence. *Ecology*, 94: 2886–2897.
- Yang S.L., Zhang J., Zhu J., Smith J.P., Dai S.B., Gao A., Li P. 2005. Impact of dams on Yangtze River sediment supply to the sea and delta intertidal wetland response. *Journal of Geophysical Research*, 110: F03006. DOI:10.1029/ 2004JF000271.

- Zalewski M., Kiedrzyńska E. 2010. System approach to sustainable management of inland floodplains – declaration on sustainable floodplain management. CAB Reviews: Perspectives in Agriculture, Veterinary Science, Nutrition and Natural Resources, 5: 1–8.
- Zapletal T., Mareš P., Jurajda P., Všeticková L. 2014. The food of roach, *Rutilus rutilus* (Actinopterygii: Cypriniformes: Cyprinidae), in a biomanipulated water supply reservoir. Acta Ichthyologica et Piscatoria, 44: 15–22.
- Zarkami R., Sadeghi R., Goethals P. 2014. Modelling occurrence of roach *Rutilus rutilus* in streams. Aquatic Ecology, 48: 161–177.
- Zhang Q., Xiao M., Liu C.L., Singh V.P. 2014. Reservoir-induced hydrological alterations and environmental flow variation in the East River, the Pearl River basin, China. Stochastic Environmental Research and Risk Assessment, 28: 2119–2131.
- Zilli F.L., Paggi A.C. 2013. Ecological responses to different degrees of hydrologic connectivity: assessing patterns in the bionomy of benthic Chironomids in a large river-floodplain system. Wetlands, 33: 837–845.

Rozdział zasobów pokarmowych pomiędzy dominujące gatunki ryb w dużej rzece nizinnej, powyżej i poniżej piętrzenia

Każdy gatunek żyje w określonych warunkach środowiskowych, w obecności innych taksonów. Ta realizowana nisza ma różne wymiary, a każdy z gatunków może współwystępować (koegzystencja), jeśli jego wymagania różnią się od siebie w chociaż jednym z wymiarów. W ekologii najczęściej ocenia się niszę troficzną; ta prawidłowość dotyczy także ryb. Celem podjętych badań było oszacowanie i porównanie składu pokarmu tych samych gatunków ryb płoci (*Rutilus rutilus* L.), okonia (*Perca fluviatilis* L.) i jazgarza (*Gymnocephalus cernuus* L.), ale żerujących w diametralnie różnych warunkach siedmiorzędowego odcinka Warty. Stanowiska wyznaczono w naturalnym, aluwialnym odcinku powyżej cofki i poniżej piętrzenia; znacząco różniły się one parametrami abiotycznymi i biotycznymi. Jak wykazały długoletnie badania monitoringowe przerwanie ciągłości Warty przyczyniło się do spadku różnorodności gatunkowej (homogenizacji) ichtiofauny poniżej zbiornika, a tym samym eliminacji ryb wędrownych, spadku udziału gatunków z grupy specjalistów rzecznych, a wzrostu znaczenia gatunków eurytopowych.

W Warcie poniżej piętrzenia, w efekcie manipulacji przepływem na potrzeby rolnictwa, turystyki oraz funkcjonowania elektrowni wodnej, w okresie wiosenno-letnim od ponad 20 lat rokrocznie pojawia się nietypowa dla dużych nizinnych rzek biocenoza makrofitów (*Potamogeton pectinatus* L., *Potamogeton lucens* L.). Obecność rdestnic, zwiększyła nie tylko heterogenność środowiska, ale także zapewniła zasiedlającym je rybom zarówno schronienie, jak i bogate zasoby pokarmowe, takie jak: fauna naroślinna, bentofauna oraz zooplankton. Mimo tych zmian w obu odcinkach rzeki dominowały te same gatunki: płoć, okoń i jazgarz.

Należy podkreślić, iż bardzo istotne dla oszacowania rozdziału zasobów pokarmowych między żerującymi młodymi rybami, o wydawałoby się podobnych wymaganiach troficznych, jest poziom identyfikacji taksonomicznej najczęstszych ofiar tj. Chironomidae i Cladocera. Równoległe badanie zasobów oraz przyporządkowanie ich do określonych formacji ekologicznych, pozwoliło na precyzyjne oszacowanie przemieszczania się ryb w poszukiwaniu pokarmu.

Analiza diety młodych płoci, okoni i jazgarzy z dwu stanowisk Warty wykazała, że wykorzystywały one ofiary z różnych formacji ekologicznych, głównie zoobentosu,

a poniżej piętrzenia również epifitonu i zooplanktonu. O ile podstawą diety ryb z naturalnego odcinka rzeki były larwy owadów zarówno o wysokiej (Odonata, Ephemeroptera, Trichoptera), jak i niskiej biomasy (Chironomidae i Simuliidae), to ograniczenie różnorodności bentosu w odcinku poniżej piętrzenia rekompensowane było w różnym stopniu przez faunę naroślinną i zooplankton (Cladocera), znoszony w dużej masie ze zbiornika.

Skład pokarmu *P. fluviatilis* był odzwierciedleniem dostępnych zasobów – włączył on do diety zooplankton: Cladocera i Copepoda oraz faunę naroślinną, a tym samym rozszerzył znacznie niszę pokarmową; znalazło to odzwierciedlenie w najwyższych wartościach wskaźnika Levinsa. Płóć całkowicie zmieniła pokarm żerując głównie na dużych formach wioślarek i naroślinnych larwach Chironomidae, tym niemniej szerokość jej niszy pozostała na tym samym poziomie w obu odcinkach rzek. Tak więc, generaliści wykorzystali efektywnie dodatkowe zasoby, w które obfitowała rzeka poniżej tamy, natomiast bentosożerny jazgarz poniżej piętrzenia nadal eksploatował bentos, chociaż i w jego przewodach pokarmowych odnotowano wioślarki. Tym niemniej szerokość jego niszy w modyfikowanym odcinku spadła.

Na stanowisku poniżej tamy stwierdzono istotne statystycznie zachodzenie diety między badanymi gatunkami ryb mierzone wskaźnikiem Schoenera, to w głównej mierze wynik dużego udziału zooplanktonu w diecie, jednak przestrzenny rozdział zasobów pokarmowych łagodził konkurencję między nimi. W naturalnym odcinku rzeki istotne statystycznie podobieństwo składu pokarmu okonia i jazgarza może świadczyć o konkurencji o bentos.

Partitioning of food resources between dominant fish species in a large lowland river, upstream and downstream of an impoundment

Each species lives in specific environmental conditions, in the presence of other taxa. Its realised niche may be of various dimensions, and each species may co-operate (co-exist) with others if its requirements differ from those of the other species in at least one dimension. In ecology, the trophic niche is most frequently assessed; this principle also concerns fish. The aim of the undertaken research was the estimation and comparison of the food compositions of three fish species, roach (*Rutilus rutilus* L.), perch (*Perca fluviatilis* L.) and ruffe (*Gymnocephalus ceneus* L.), foraging in decisively different conditions (sections) of a seventh stream order course of the Warta River. One investigated site was established in a natural, alluvial section upstream of the backwater, while the other downstream of the dam. Both sites much differed in their abiotic and biotic conditions. As it was determined by long-term monitoring studies, the impoundment-caused breakage of the continuity of the Warta contributed to a decrease in species diversity (homogenization) of the fish fauna downstream of the reservoir, and in this way also to the elimination of migratory species, decrease in the contribution of fluvial specialists, and increase in the importance of eurytopic (microhabitat generalist) species.

In the Warta site below the dam, as a result of over 20 years long manipulation of the discharge for the purposes of agriculture, tourism and functioning of the hydroelectric power plant, a macrophyte biocoenosis (*Potamogeton pectinatus* L., *Potamogeton lucens* L.) that is untypical for large rivers develops in the spring-summer season of each year. The presence of pondweeds increased not only the heterogeneity of the environment, but also supplied the fish inhabiting the biocoenosis with shelters and rich food resources, such as epiphytic fauna, benthofauna and zooplankton. Despite these seasonal changes, in both river sections the same fish species, roach, perch and ruffe, dominated.

It should be stressed that the level of taxonomic identification of the most frequent prey types of the fish (of seemingly similar trophic requirements), i.e. Chironomidae and Cladocera, is very important for a precise determination of the partitioning of food resources between the young individuals of the fish species foraging there. A parallel investigation of the resources and attributing them to specific

ecological formations enabled a precise assessment of the relocation of fish searching for food in both sites.

An analysis of the diet of young roach, perch and ruffe from both Warta River sites indicated that they exploited prey types from different ecological formations, mainly zoobenthos both upstream and downstream, while also epiphyton and zooplankton downstream. While the basis of fish diet from the natural section of the river were insect larvae of both high (Odonata, Ephemeroptera, Trichoptera) and low (Chironomidae i Simuliidae) biomass, the limitation of benthos diversity in the section downstream (as compared with that upstream) was made up for, although to a various degree, by epiphytic fauna and zooplankton (Cladocera), which drifted from the reservoir in huge quantities.

The composition of *P. fluviatilis* diet was a reflection of available resources – the species included zooplankton in its diet, Cladocera and Copepoda and epiphytic fauna, and in this way widened its food niche; this was reflected in the highest values of the Levins index. Roach completely changed its diet, foraging mostly for large cladocerans and epiphytic larvae of Chironomidae. Nevertheless, the width of its niche remained at the same level in both river sections. Consequently, generalists effectively exploited additional resources in which the river abounded downstream of the dam, while benthofagous ruffe, still exploited benthos downstream of the impoundment, although in their gut contents cladocerans were also observed. However, the width of their niche in the modified section decreased.

In the downstream site, statistically significant overlapping of the diets of all the investigated fish species was determined, as measured by the Schoener index, which to a large extent was a result of a large contribution of zooplankton in the diets, although the spatial partitioning of the food resources reduced their interspecific competition. In the natural river section, statistically significant similarity of the diets of perch and ruffe may testify to their competition for benthos.