

Transformacja siedlisk isoetidów pod wpływem substancji humusowych

Transformation of isoetid habitats under the influence of humic substances

KRZYSZTOF BANAŚ

K. Banaś, Katedra Ekologii Roślin, Uniwersytet Gdański,
Al. Legionów 9, 80-441 Gdańsk, e-mail: dokkrb@univ.gda.pl

ABSTRACT: Eutrophication, acidification or humication of lobelia lakes, as well as devastation of the littoral and catchments, cause the disappearance of their specific environmental conditions. The human-induced transformation of water habitats results above all from the extensive use of catchments as arable land, bad silviculture and drainage as well as excessive building development for tourism and recreation. Isoetid habitats, including the shallow-water (*Lobelia dortmanna*) and deep-water ones (*Isoëtes lacustris*), change in the process of lake humication following an almost identical pattern. On the one hand, fertility of their sediment water rises. This is mainly due to the ever increasing content of nitrogen compounds. However, calcium concentration falls. On the other hand, the sediment is basically not subject to decalcification as it is lime-deficient by nature. In the sequence from oligo- to polyhumic lakes, sediment redox potential becomes lower, and the habitats of the deep-water lake quillwort (*Isoëtes lacustris*) move towards the one typical of shallow waters.

KEY WORDS: environmental conditions, humic substances, isoetids, *Lobelia dortmanna*, *Isoëtes lacustris*

Wstęp

Jeziora lobeliowe są to zbiorniki, w których występują isoetidy, w Polsce są nimi: *Lobelia dortmanna* L., *Isoëtes lacustris* L. i *Littorella uniflora* (L.) Aschers. Wystarczającym kryterium zaliczenia jeziora do tej grupy jest obecność przynajmniej

BANAŚ K. 2006(2007). Transformation of isoetid habitats under the influence of humic substances. – In: OLSZEWSKI T. S., AFRANOWICZ R., BOCIĄG K. (eds), Contemporary trends of botanical research – on Professor Hanna Piotrowska 80th birthday anniversary. – Acta Bot. Cassub. 6: 93–106.

jednego z gatunków wskaźnikowych (Szmeja 1996). Dodatkowym kryterium florystycznym jest występowanie *Sparganium angustifolium* Michx. i *Myriophyllum alterniflorum* DC. - gatunków trafiających się również w innych typach jezior.

Isoetidy występują głównie w jeziorach miękowodnych, oligotroficznym, α - lub β -mezotroficznym, a także we wczesnych stadiach jezior dystroficznych (oligo- lub mezohumusowych; Szmeja 1996). Zajmują siedliska skąpożywne, o odczynie wody powierzchniowej rozciągającym się od bardzo kwaśnego (pH 4,5) do zasadowego (pH 9,4), przewodnictwo, stężenie wapnia i twardość mieszczą się w przedziale typowym dla jezior miękowodnych, a stężenia fosforu i azotu – od oligo- po eutroficzne (Szmeja i in. 1997a).

Powodem zanikania specyfiki warunków środowiskowych w jeziorach lobeliowych jest eutrofizacja, acydyfikacja i humizacja wód (Bociąg 1996; Szmeja 1998), a także dewastacja litoralalu i zlewni (Szmeja i in. 1997b). Antropogenna transformacja środowiska wodnego powodowana jest głównie przez intensywne użytkowanie zlewni dla celów rolniczych, niewłaściwie prowadzone zabiegi leśne i melioracyjne oraz nadmierną zabudowę, w tym dla potrzeb turystyki i rekreacji. Przekształcone zlewnie są powierzchniowo zdominowane przez drzewostany zastępcze, pola uprawne, łąki i pastwiska, a także zabudowę wiejską i infrastrukturę turystyczną (Szmeja i in. 1997b).

Wiele jezior lobeliowych utraciło dotychczasową specyfikę fizykochemiczną i florystyczną w wyniku humizacji, czyli wzbogacenia wód i osadów w allochtoniczne substancje humusowe, które przekształcają siedliska roślin zarówno w jeziorach twardo-, jak i miękowodnych (Banaś 2004). Przemianom podlega osad i woda przyosadowa. W procesie formowania osadów coraz większego znaczenia nabiera sedymentacja kwaśnej materii organicznej (Banaś 2001), natomiast zanika rola sedimentacji (Szmeja 2000).

Celem pracy jest określenie kierunku przekształceń siedlisk isoetidów w jeziorach o coraz większym stężeniu substancji humusowych. Zamierza się tego dokonać poprzez oznaczenie fizycznych i chemicznych cech osadu oraz wody przyosadowej w siedliskach badanych roślin, uwzględniając położenie arealu ich populacji w gradiencie głębokości.

1. Metody badań

Badania przeprowadzono w latach 2000-2005, w 20 jeziorach lobeliowych, z których 10 jest oligohumusowymi, natomiast pozostałe (α , β -mezo- i polihumusowe) zostały w różnym stopniu przekształcone przez allochtoniczne substancje humusowe, pochodzące z odwadnianych torfowisk, głównie wysokich (Banaś 2004).

Ocenę siedlisk isoetidów wykonano na podstawie prób wody przyosadowej oraz prób osadów, zebranych z transektów przebiegających prostopadle do brzegu jeziora. Próby pobierano w strefach głębokości co 1 m, w obrębie arealu

populacji *Isoëtes lacustris* i *Lobelia dortmanna* oraz ze stref poniżej dolnej (głębokiej) granicy areалу. Z każdej strefy pobrano po 3 próby wody przyosadowej o objętości 1 dm³ oraz po 3 próby osadu, każda o objętości 0,5 dm³. W próbach wody zmierzono pH, przewodnictwo, TDS, stężenie wapnia, azotu ogólnego, fosforu ogólnego, dwutlenku węgla oraz twardość ogólną, w osadzie natomiast – odczyn, przewodnictwo, TDS, potencjał oksydacyjno-redukcyjny, zawartość wapnia, azotu, fosforu, substancji organicznych, kwasów humusowych i fulwowych oraz uwodnienie. Analizy wykonano standardowymi metodami zaproponowanymi przez Eatona i in. (2005) i Hermanowicza i in. (1999).

Analiza statystyczna zebranego materiału polegała na obliczeniu średniej arytmetycznej (\bar{x}), odchylenia standardowego (s.d.), zakresu (min.-max.) i mediany (Me) cech (Hays 1981). Wnioskowanie statystyczne prowadzono na poziomie błędności $p < 0,05$. Istotność różnic między siedliskami w poszczególnych grupach jezior humusowych testowano za pomocą jednoczynnikowej analizy wariancji ANOVA z użyciem testu Tukey'a (Hays 1981).

2. Wyniki

2.1. Charakterystyka siedlisk *Isoëtes lacustris* L.

Poryblin jeziorny występuje w jeziorach skąpożywnych, miękkowodnych i zwykle kwaśnych, od oligo- do β -mezohumusowych. Jest on rośliną głębokowodną, rosnącą najczęściej na głębokości od 2 do 5 (6) m, na siedliskach dość zasobnych w materię organiczną.

W jeziorach oligohumusowych arealy populacji *I. lacustris* leżą zwykle na głębokości od 2 do 6 m. Woda przyosadowa, w porównaniu z występującą poniżej dolnych granic arealów, różni się niższą zawartością fosforu ($p = 0,04$), azotu ($p = 0,02$) i dwutlenku węgla ($p < 0,001$; tab. 1). Różnice między pozostałymi cechami są statystycznie nieistotne. Osad w areale populacji zawiera trzykrotnie mniej materii organicznej ($p < 0,001$), w tym przede wszystkim wielokrotnie mniej kwasów huminowych ($p = 0,004$), fulwowych ($p = 0,007$), azotu ($p < 0,001$) i fosforu ($p = 0,03$), a zatem jest on w areale bardziej jałowy i słabiej uwodniony niż poniżej jego dolnej granicy (tab. 2).

W jeziorach α -mezohumusowych arealy populacji uległy zawężeniu i sięgają maksymalnie do głębokości 4 m. Woda przyosadowa w arealach, w porównaniu z występującą poniżej ich dolnych granic, wyróżnia się mniejszym stężeniem azotu, fosforu ($p < 0,001$), CO₂, TDS i słabszym przewodnictwem, natomiast osad zawiera wielokrotnie mniej kwasów fulwowych ($p < 0,001$), fosforu ($p = 0,01$) i azotu ($p = 0,01$; tab. 1, 2).

Tabela 1. Cechy wody przyosadowej w areale populacji *Isoëtes lacustris* (1) oraz poniżej jego dolnej granicy (2).Table 1. Near sediment water properties in the home range of the *Isoëtes lacustris* population (1) and below its lower limit (2).

Cecha Trait	Jeziora Lakes Część siedliska Part of habitat	Oligohumusowe Oligohumic		α -mezohumusowe α -mesohumic		β -mezohumusowe β -mesohumic	
		1	2	1	2	1	2
pH	A	4,2-7,5	4,0-7,4	4,6-7,6	4,5-7,5	4,3-6,9	4,3-7,0
	C	5,8	5,0	5,6	5,9	4,9	5,4
Przewodnictwo Conductivity [$\mu\text{S cm}^{-1}$]	A	26,0-77,0	26,0-77,0	37,0-80,0	41,0-81,0	45,0-77,0	40,0-76,0
	B	49,3 \pm 15,4	46,7 \pm 16,6	55,9 \pm 20,6	59,1 \pm 14,9	58,4 \pm 15,6	57,6 \pm 13,0
	C	47,0	46,0	46,5	54,0	47,0	56,1
TDS [mg dm ⁻³]	A	19-54	18-54	26-56	29-57	32-54	28-53
	B	35 \pm 11	33 \pm 12	39 \pm 15	42 \pm 10	41 \pm 11	40 \pm 9
	C	33	32	33	38	33	40
Eh [mV]	A	169-354	210-365	243-306	157-316	178-383	91-379
	B	263 \pm 46	289 \pm 59	293 \pm 21	256 \pm 47	298 \pm 88	247 \pm 108
	C	266	312	300	243	350	252
Ca [mg dm ⁻³]	A	1,5-11,2	1,5-11,2	2,8-8,7	3,0-8,6	1,2-8,5	1,2-8,7
	B	4,2 \pm 2,5	3,8 \pm 3,3	5,4 \pm 2,8	5,9 \pm 2,1	4,1 \pm 2,4	4,6 \pm 3,0
	C	3,6	2,2	4,3	5,5	3,0	4,2
Twardość Water hardness [mg CaO dm ⁻³]	A	3,7-17,8	3,6-17,7	5,8-15,5	5,8-15,5	2,5-13,2	2,5-13,2
	B	10,2 \pm 4,3	8,8 \pm 6,2	10,2 \pm 4,9	10,2 \pm 4,9	7,5 \pm 4,4	7,5 \pm 4,4
	C	10,0	5,7	9,2	9,2	7,1	7,1
P [mg dm ⁻³]	A	0,06-0,2	0,07-0,2	0,08-0,1	0,1-0,14	0,08-0,2	0,07-0,2
	B	0,1 \pm 0,04	0,1 \pm 0,04	0,1 \pm 0,01	0,1 \pm 0,01	0,1 \pm 0,05	0,1 \pm 0,04
	C	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1	0,1
N [mg dm ⁻³]	A	0,6-1,9	0,9-2,5	0,9-3,0	1,5-3,1	1,4-3,8	1,7-4,3
	B	1,1 \pm 0,3	1,3 \pm 0,4	1,9 \pm 1,0	2,5 \pm 0,5	2,6 \pm 1,0	3,1 \pm 0,8
	C	1,1	1,2	1,8	2,6	2,5	3,0
Barwa Colour [mg Pt dm ⁻³]	A	0-17	0-17	13-43	13-43	48-150	48-150
	B	6 \pm 5	6 \pm 5	27 \pm 15	27 \pm 15	84 \pm 46	84 \pm 46
	C	5	5	25	25	68	68
Widoczność Visibility [m]	A	4,0-11,0	4,0-11,0	1,5-3,5	1,5-3,5	1,0-2,0	1,0-2,0
	B	5,4 \pm 2,2	5,4 \pm 2,2	2,4 \pm 1,0	2,4 \pm 1,0	1,4 \pm 0,5	1,4 \pm 0,5
	C	4,6	4,6	2,1	2,1	1,3	1,3
DOC [mg C dm ⁻³]	A	1,8-5,6	1,8-5,6	4,7-5,5	4,7-5,5	8,0-9,3	8,0-9,3
	B	3,1 \pm 1,2	3,1 \pm 1,2	5,0 \pm 0,4	5,0 \pm 0,4	8,7 \pm 0,6	8,7 \pm 0,6
	C	2,8	2,8	4,8	4,8	8,8	8,8
DHS [mg C dm ⁻³]	A	0,6-2,8	0,6-2,8	2,3-2,7	2,3-2,7	4,2-5,0	4,2-5,0
	B	1,3 \pm 0,7	1,3 \pm 0,7	2,4 \pm 0,2	2,4 \pm 0,2	4,7 \pm 0,4	4,7 \pm 0,4
	C	1,1	1,1	2,3	2,3	4,7	4,7
CO ₂ [mg dm ⁻³]	A	1,1-4,6	1,8-14,7	3,7-9,2	8,1-8,8	-	-
	B	2,5 \pm 0,8	5,0 \pm 4,0	5,8 \pm 2,5	8,5 \pm 0,5	-	-
	C	2,4	4,0	5,1	8,5	-	-

Objaśnienia: A – zakres zmienności cechy, B – średnia arytmetyczna z błędem standardowym, C – mediana.
 Explanations: A – variation range of a feature, B – arithmetic mean with standard error, C – median.

Tabela 2. Cechy osadów w areale populacji *Isoëtes lacustris* (1) oraz poniżej jego dolnej granicy (2).Table 2. Sediment properties in the home range of the *Isoëtes lacustris* population (1) and below its lower limit (2).

Cecha Trait	Jeziora Lakes Część siedliska Part of habitat	Oligohumusowe Oligohumic		α -mezohumusowe α -mesohumic		β -mezohumusowe β -mesohumic	
		1	2	1	2	1	2
pH	A	4,4-7,0	5,0-6,6	5,6-6,9	5,7-6,9	4,5-6,5	5,4-6,8
	C	5,8	5,8	6,0	5,9	5,7	6,0
Przewodnictwo Conductivity [$\mu\text{S cm}^{-1}$]	A	12,0-178	12,0-100	16,0-89,0	43,0-96,0	17,0-103	16,0-165
	B	53,7 \pm 36,3	47,9 \pm 20,2	54,4 \pm 24,4	56,7 \pm 16,5	46,6 \pm 28,0	60,8 \pm 36,6
	C	48,0	50,0	53,0	52,0	47,0	53,5
TDS [mg dm ⁻³]	A	8-125	8-72	11-64	31-65	12-74	11-115
	B	38 \pm 25	34 \pm 15	38 \pm 18	40 \pm 11	33 \pm 20	43 \pm 26
	C	34	35	37	38	33	38
Eh [mV]	A	-300-358	-317-277	-337-96	-326- -160	-256-354	-310- -46
	B	-26 \pm 228	-139 \pm 141	-179 \pm 137	-226 \pm 70	-32 \pm 266	-196 \pm 74
	C	-105	-145	-205	-199	-142	-224
Ca [mg g ⁻¹ s.m.]	A	1,4-7,6	1,2-1,06	0,4-2,8	0,9-4,1	2,4-8,0	1,6-8,2
	B	4,0 \pm 1,8	4,9 \pm 4,3	1,9 \pm 0,8	2,6 \pm 0,9	4,0 \pm 2,0	4,2 \pm 1,9
	C	3,2	3,3	2,0	2,6	3,2	3,6
P [mg g ⁻¹ s.m.]	A	0,03-1,8	0,05-7,4	0,08-1,8	0,2-13,9	0,06-1,0	0,07-18,5
	B	0,2 \pm 0,3	0,8 \pm 1,7	0,4 \pm 0,6	5,9 \pm 5,6	0,4 \pm 0,4	3,7 \pm 5,7
	C	0,1	0,2	0,1	5,5	0,2	1,1
N [mg g ⁻¹ s.m.]	A	1,6-8,3	2,6-21,6	4,0-12,6	5,9-44,5	3,5-9,5	4,3-37,1
	B	4,9 \pm 1,6	7,9 \pm 5,1	7,4 \pm 2,8	24,4 \pm 16,2	6,3 \pm 2,2	17,3 \pm 11,7
	C	4,7	5,7	7,2	27,9	5,4	12,7
KH HA [mg C g ⁻¹ s.m.]	A	0,4-25,7	0,8-77,1	0,5-57,2	2,4-53,2	0,4-43,4	0,8-83,6
	B	5,9 \pm 6,6	17,4 \pm 23,0	11,5 \pm 19,9	24,9 \pm 17,8	7,1 \pm 16,0	36,9 \pm 32,2
	C	3,7	7,1	1,4	21,7	1,0	35,8
KF FA [mg C g ⁻¹ s.m.]	A	1,3-34,1	2,4-50,2	1,3-12,5	5,59-40,0	1,9-51,6	2,5-58,3
	B	9,0 \pm 9,3	18,2 \pm 16,5	6,0 \pm 4,4	24,6 \pm 10,3	10,7 \pm 18,1	29,2 \pm 20,5
	C	5,1	16,1	4,4	23,22	3,0	31,1
Materia org. Organic matter [%]	A	0,2-55	0,5-67	0,6-73	2-76	0,6-25	0,6-74
	B	9 \pm 16	27 \pm 25	14 \pm 26	29 \pm 26	5 \pm 9	31 \pm 26
	C	2	22	2	23	2	27
Uwodnienie Hydration [%]	A	14-78	17-91	15-92	22-94	18-72	17-94
	B	31 \pm 17	51 \pm 25	35 \pm 25	59 \pm 28	29 \pm 19	59 \pm 32
	C	28	41	27	70	22	71

Objaśnienia, por. tab. 1.

Captions see Table 1.

W jeziorach β -mezohumusowych, w porównaniu z α -mezohumusowymi, areały populacji uległy zwężeniu i leżą na głębokości od 1 do 3 m. Woda przyosadowa w arealach i poniżej ich dolnych granic jest do siebie podobna pod względem badanych cech, tzn. nie różni się ona na poziomie przyjętego ryzyka błędu. Istotne różnice kryją się natomiast w osadach (tab. 2). W arealach populacji osady są bardziej kwaśne, mniej zredukowane, uboższe w azot, fosfor, kwasy huminowe i fulwowe. Osady te zawierają mniej materii organicznej i są słabiej uwodnione ($p = 0,03$; tab. 2).

2.2. Charakterystyka siedlisk *Lobelia dortmanna* L.

Lobelia występuje w płytkim litoralu (0-2 m) jezior miękkowodnych, zwykle kwaśnych, od oligo- aż po polihumusowe. Zajmuje ona siedliska przede wszystkim mineralne lub co najwyżej z niewielką domieszką materii organicznej i charakteryzuje się dużą tolerancją na zawartość substancji humusowych w wodzie i osadach limnicznych, podobnie jak *Isoëtes lacustris*.

W jeziorach oligohumusowych areały populacji zajmują zwykle fragment fitolitoralu na głębokości 0-2 m. Woda przyosadowa w arealach nie różni się w sposób statystycznie istotny od występującej poniżej ich dolnych granic. Podobnie jest w przypadku osadu, chociaż wszystkie badane cechy w arealach mają wyższe wartości niż poniżej ich dolnych granic (tab. 3, 4).

W jeziorze α -mezohumusowym, pomimo wyższego niż w jeziorach oligohumusowych stężenia allochtonicznych substancji humusowych i spadku widoczności, areały populacji nie uległy zwężeniu i zajmują dno na głębokości 0-2 m. Woda przyosadowa w areale, w porównaniu z występującą poniżej jego dolnej granicy, zawiera wprawdzie więcej wapnia, azotu ($p 0,001$) i ma wyższe wartości TDS (tab. 3), tym niemniej są to różnice statystycznie nieistotne, a zatem można przyjąć, że woda w obu tych strefach charakteryzuje się podobnymi wartościami badanych cech (tab. 3). W osadach, w obrębie arealu i poniżej jego dolnej granicy, również nie ma istotnych różnic, chociaż podobnie jak w wodzie, wiele cech w areale ma wyższe wartości niż poniżej jego dolnej granicy (tab. 4). Wyjątkiem jest niższe w areale stężenie kwasów huminowych ($p = 0,02$).

W jeziorach β -mezohumusowych, pomimo wyższego stężenia substancji humusowych areały populacji nie uległy zwężeniu i nadal leżą na głębokości 0-2 m. Arealy i strefy leżące poniżej ich dolnych granic mają podobną wodę przyosadową i osad, tzn. zarówno woda, jak i osad w obu strefach nie różnią się w sposób statystycznie istotny, pomimo iż widać pewne zmiany, głównie w osadach (tab. 4).

W jeziorze polihumusowym areal populacji *lobelii*, w porównaniu z wcześniejszymi omówionymi, uległ zwężeniu i zajmuje przedział od 0 do 1 m głębokości. Woda przyosadowa w areale, w porównaniu z występującą poniżej jego dolnej granicy, nie różni się pod względem badanych cech (tab. 3), osad natomiast jest uboższy w większość badanych składników, lecz nie są to różnice statystycznie istotne (tab. 4).

Tabela 3. Cechy wody przyosadowej w areale populacji *Lobelia dortmanna* (1) oraz poniżej jego dolnej granicy (2).Table 3. Near sediment water properties in the home range of the *Lobelia dortmanna* population (1) and below its lower limit (2).

Cecha Trait	Jeziora: Lakes: Część siedliska: Part of habitat:	Oligohumusowe Oligohumic		α -mezohumusowe α -mesohumic		β -mezohumusowe β -mesohumic		Polihumusowe Polyhumic	
		1	2	1	2	1	2	1	2
pH	A	4,2-7,5	4,2-5,3	4,7-7,6	5,1	4,8-6,9	6,7-7,50	5,9	5,8
	C	6,0	4,8	7,6	5,1	6,8	6,9	5,9	5,8
	B	54,6±13,9	36,0±14,1	66,3±23,7	37,0	62,3±15,6	75,0±1,4	54,0	57,0
Przewodnictwo Conductivity [μ S cm ⁻¹]	A	26,0-76,0	26,0-46,0	39,0-80,0	37,0	45,0-77,0	74,0-76,0	54,0	57,0
	B	54,6±13,9	36,0±14,1	66,3±23,7	37,0	62,3±15,6	75,0±1,4	54,0	57,0
	C	51,5	36,0	80,0	37,0	73,0	75,0	54,0	57,0
TDS [mg dm ⁻³]	A	19-53	19-33	27-56	26	32-54	52-53	38	40
	B	38±10	26±17	46±17	26	44±11	53±1	38	40
	C	36	26	56	26	52	53	38	40
Eh [mV]	A	169-354	266-357	296-306	290	178-373	183-220	213	96
	B	248±51	312±64	301±5	290	269±89	202±26	213	96
	C	240	312	300	290	220	202	213	96
Ca [mg dm ⁻³]	A	1,5-11,2	1,5-2,0	2,8-8,6	3,0	2,9-8,7	5,0-8,6	3,5	3,5
	B	4,8±3,2	1,8±0,4	6,7±3,4	3,0	5,2±2,5	6,8±2,6	3,5	3,5
	C	4,2	1,8	8,6	3,0	5,2	6,8	3,5	3,5
Twardość Water hardness [mg CaO dm ⁻³]	A	3,7-17,8	3,7-17,8	5,8-15,5	5,8	6,4-13,2	5,8-15,5	9,2	9,2
	B	10,6±5,3	10,6±5,3	10,7±6,9	5,8	9,1±3,6	10,2±4,9	9,2	9,2
	C	10,0	10,0	10,7	5,8	7,8	9,2	9,2	9,2
P [mg dm ⁻³]	A	0,06-0,2	0,07-0,1	0,1-0,1	0,08	0,09-0,2	0,1-0,2	0,1	0,09
	B	0,09±0,03	0,09±0,02	0,1±0,01	0,08	0,1±0,04	0,2±0,04	0,1	0,09
	C	0,08	0,09	0,1	0,08	0,1	0,2	0,1	0,09
N [mg dm ⁻³]	A	0,6-1,3	0,9-1,2	1,1-2,9	1,9	1,4-3,7	2,6-3,6	1,3	1,3
	B	0,9±0,2	1,1±0,2	2,2±1,0	1,9	2,4±0,9	3,1±0,7	1,3	1,3
	C	0,9	1,1	2,5	1,9	2,5	3,1	1,3	1,3
Barwa Colour [mg Pt dm ⁻³]	A	0-17	2	13-25	13	48-76	48-60	150	150
	B	6±5	2±0	19±9	13	61±14	54±8	150	150
	C	5	2	19	13	60	54	150	150
Widoczność Visibility [m]	A	4,0-11,0	5,0-6,0	2,1-3,5	3,5	1,0-2,0	1,6-2,0	1,0	1,0
	B	5,8±2,4	5,5±0,7	2,8±1,0	3,5	1,5±0,5	1,8±0,3	1,0	1,0
	C	5,0	5,5	2,8	3,5	1,6	1,8	1,0	1,0
DOC [mg C dm ⁻³]	A	2,1-5,6	2,2-5,6	4,7-5,5	4,7	8,0-9,3	8,5-9,3	18,8	18,8
	B	3,1±1,2	3,9±2,4	5,1±0,5	4,7	8,6±0,7	8,9±0,5	18,8	18,8
	C	2,8	3,9	5,1	4,7	8,5	8,9	18,8	18,8
DHS [mg C dm ⁻³]	A	0,7-2,8	0,8-2,8	2,3-2,7	2,3	4,2-5,0	4,5-5,0	10,7	10,7
	B	1,3±0,7	1,8±1,4	2,5±0,3	2,3	4,6±0,4	4,8±0,3	10,7	10,7
	C	1,1	1,8	2,5	2,3	4,5	4,8	10,7	10,7
CO ₂ [mg dm ⁻³]	A	1,1-4,4	2,9-4,6	4,2	3,7	-	-	-	-
	B	2,4±1,0	3,8±1,2	4,2	3,7	-	-	-	-
	C	2,4	3,8	4,2	3,7	-	-	-	-

Objaśnienia, por. tab. 1.

Explanations see Table 1.

Tabela 4. Cechy osadów w areale populacji *Lobelia dortmanna* (1) oraz poniżej jego dolnej granicy (2)Table 4. Sediment properties in the home range of the *Lobelia dortmanna* population (1) and below its lower limit (2)

Cecha Trait	Jeziora: Lakes: Część siedliska: Part of habitat:	Oligohumusowe Oligohumic		α -mezohumusowe α -mesohumic		β -mezohumusowe β -mesohumic		Polihumusowe Polyhumic	
		1	2	1	2	1	2	1	2
pH	A	4,6-6,4	5,6-5,8	5,6-6,7	5,8	4,5-6,5	6,4	5,9	6,1
	C	5,3	5,7	6,1	5,8	6,4	6,4	5,9	6,1
	B	44,0±30,9	29,5±17,7	45,0±25,4	40	50,4±25,0	68,5±37,5	24,9	94,8
Przewod- nictwo Conductivity [μ S cm ⁻¹]	A	12,0-125	17,0-42,0	16,0-63,0	40	25,0-103	42,0-95,0	24,9	94,8
	B	44,0±30,9	29,5±17,7	45,0±25,4	40	50,4±25,0	68,5±37,5	24,9	94,8
	C	34,5	29,5	56,0	40	47,0	68,5	24,9	94,8
TDS [mg dm ⁻³]	A	8-88	12-30	11-44	28	18-74	29-67	18	67
	B	31±22	21±13	31±18	28	36±18	48±27	18	67
	C	25	21	39	28	33	48	18	67
Eh [mV]	A	-295-358	-270--125	-337-96	-212	-253-354	-310--260	-33	-54
	B	35±255	-198±103	-147±221	-212	-31±265	-285±35	-33	-54
	C	30	-198	-200	-212	-142	-285	-33	-54
Ca [mg g ⁻¹ s.m.]	A	1,4-6,4	1,2-4,0	1,2-2,4	1,6	2,4-8,0	2,4-4,6	3,2	4,0
	B	3,6±1,4	2,6±2,0	2,0±0,7	1,6	4,0±2,0	3,5±1,6	3,2	4,0
	C	3,2	2,6	2,4	1,6	3,2	3,5	3,2	4,0
P [mg g ⁻¹ s.m.]	A	0,03-0,3	0,05-0,08	0,08-0,2	0,1	0,06-0,8	0,2-0,4	0,08	0,2
	B	0,1±0,08	0,06±0,02	0,1±0,05	0,1	0,2±0,3	0,3±0,09	0,08	0,2
	C	0,09	0,06	0,09	0,1	0,2	0,3	0,08	0,2
N [mg g ⁻¹ s.m.]	A	1,6-7,5	2,6-6,1	4,6-6,4	4,0	3,5-9,5	5,3-12,6	3,6	7,3
	B	4,3±1,8	4,3±2,5	5,7±1,0	4,0	5,7±2,1	8,9±5,2	3,6	7,3
	C	4,2	4,3	6,2	4,0	5,2	8,9	3,6	7,3
KH HA [mg C g ⁻¹ s.m.]	A	0,4-23,8	3,3-3,6	0,5-0,8	1,9	0,4-43,4	1,2-71,4	6,8	19,4
	B	4,3±6,1	3,4±0,2	0,7±0,2	1,9	7,1±16,0	36,3±49,7	6,8	19,4
	C	2,2	3,4	0,7	1,9	1,0	36,3	6,8	19,4
KF FA [mg C g ⁻¹ s.m.]	A	1,3-33,4	2,6-4,1	1,3-4,3	4,5	1,9-51,6	5,6-38,7	26,3	31,4
	B	6,1±8,6	3,3±1,1	2,9±1,5	4,5	10,6±18,2	22,1±23,4	26,3	31,4
	C	2,5	3,3	3,1	4,5	2,9	22,1	26,3	31,4
Materia org. Organic matter [%]	A	0,2-20	0,5-1	0,6-1	2	0,6-25	3-49	0,3	5
	B	3±5	1±0,2	1±0,4	2	5±9	26±33	0,3	5
	C	1	1	1	2	1	26	0,3	5
Uwodnienie Hydration [%]	A	14-64	17	17-28	36	17-72	23-63	38	57
	B	24±14	17±0	22±6	36	27±20	43±28	38	57
	C	17	17	21	36	21	43	38	57

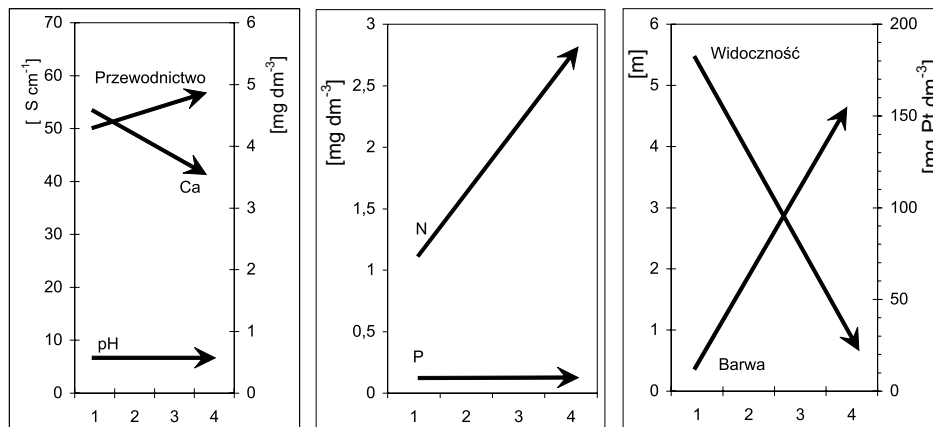
Objaśnienia, por. tab. 1.

Explanations see Table 1.

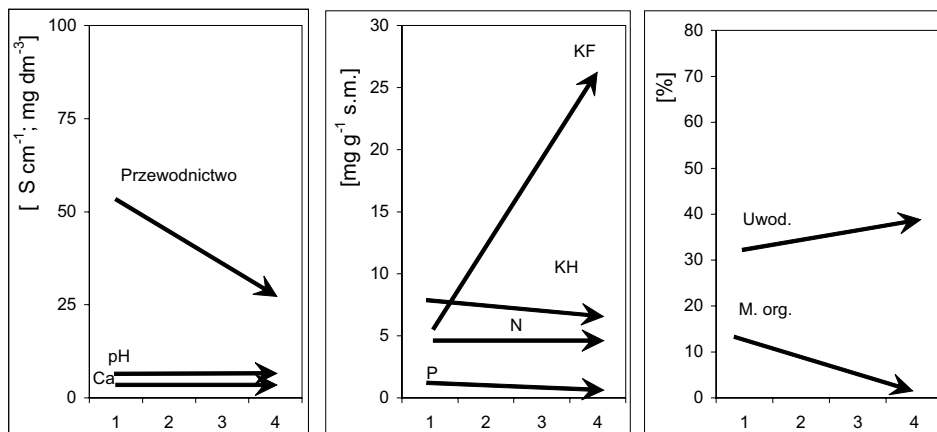
2.3. Trendy zmian siedlisk isoetidów

Siedliska isoetidów, wśród których są płytkowodne (*Lobelia dortmanna*) i głębokowodne (*Isoëtes lacustris*), zmieniają się w procesie humizacji jezior według niemal identycznego schematu:

- (1) wzrasta żyzność wody przyosadowej, głównie z powodu coraz większego stężenia związków azotu, maleje natomiast stężenie wapnia (ryc. 1);
- (2) osad zasadniczo nie podlega dekalcyfikacji, ponieważ z natury w jeziorach oligohumusowych jest on ubogi w wapń (ryc. 2);



Ryc. 1. Trendy zmian cech wody w ciągu siedlisk od oligo- do polihumusowych (1-4).
Fig. 1. Tendencies of changes in water properties in the sequence from oligo- to polyhumic habitats (1-4).



Ryc. 2. Kierunki zmian cech osadu w ciągu siedlisk od oligo- do polihumusowych (1-4).
Fig. 2. Directions of changes in sediment properties in the sequence from oligo- to polyhumic habitats (1-4).

- (3) w ciągu siedlisk od oligo- do polihumusowych maleje potencjał redoks osadu;
- (4) zjawisko delokalizacji siedliska ma miejsce jedynie w przypadku głębokowodnego poryblina (*Isoëtes lacustris*).

W jeziorach oligohumusowych siedliska płytkowodnej lobelii są piaszczyste lub zwirowe i zawierają niewiele materii organicznej. Osad charakteryzuje się wysokim (dodatnim) potencjałem utleniająco-redukcyjnym. Siedliska głębokowodnego poryblina, przeciwnie – są dużo zasobniejsze w materię organiczną, słabiej natlenione i silniej zredukowane. W procesie humizacji jezior, sedymentujące substancje humusowe eliminują z populacji głęboką część populacji poryblina, co powoduje zwężenie się jego siedlisk i przesunięcie w stronę brzegu, natomiast siedliska płytkowodnej lobelii zachowują swój dotychczasowy areał. W wyniku wzrostu stężenia DHS, woda przyosadowa jest coraz bardziej zabarwiona, zasobniejsza w azot i ma wyższe przewodnictwo, uboższe natomiast w wapń (ryc. 1). Stężenie fosforu nie zmienia się. W osadzie wyraźnie wzrasta zawartość kwasów fulwowych, azotu i kwasów huminowych; w przypadku tych dwóch ostatnich jest ono najwyższe w jeziorach mezohumusowych. Warto zaznaczyć, że w takich warunkach spada stężenie fosforu, a wapnia nie ulega zmianie (ryc. 2). Osad poniżej dolnej granicy areału isoetidów jest zawsze silniej uwodniony i bogatszy w materię organiczną, fosfor, azot, kwasy huminowe i fulwowe (por. tab. 1-4). Zasadniczą zmianą w procesie humizacji jest spadek potencjału redoks osadów. Zmiany te są większe w przypadku siedlisk *Lobelia dortmanna*, w których potencjał utleniająco-redukcyjny w jeziorach oligohumusowych jest dodatni, natomiast w mezohumusowych – silnie ujemny (tab. 4).

Z powodu przesunięcia się areału populacji poryblina w stronę płytkiej i zaburzonej przez fale strefy litoralnej, w której leży również areał populacji lobelii, wzrost stężenia rozpuszczonych substancji humusowych w wodzie przyosadowej nie prowadzi do istotnego wzbogacenia osadów w materię organiczną. Powodem takiego stanu są silne zaburzenia falowaniem i znaczne nasycenie wody tlenem, dzięki którym następuje szybki rozkład substancji humusowych.

3. Dyskusja

Na Pomorzu miękkowodne jeziora oligohumusowe są na ogół niewielkie i bezdopływowe oraz leżą w otoczeniu borów sosnowych oraz acydofilnych lasów mieszanych. Do tej grupy zbiorników należą m.in. jeziora lobeliowe, w których roślinność podwodną tworzą przede wszystkim isoetidy i mszaki (Szmeja 1988a, b, 1996, 1998; Szmeja i in. 1997a, b, 1999; Szańkowski 1998). Siedliska tych roślin są z reguły lekko kwaśne, co wynika z niewielkiej zawartości wapnia i prowadzi do ich słabego zbuforowania (Szmeja i in. 1997b; Szańkowski 1998). Ich specyfika została ukształtowana przede wszystkim przez oddziaływanie zewnętrzne, w tym przez kwaśną materię organiczną, a do pewnego stopnia może również przez kwasy mineralne. Nie można oczywiście pominąć procesów zachodzących w samych zbiornikach, np. zmian w siedliskach, powstających

podczas sukcesji roślinności podwodnej, zwłaszcza wymiany roślin naczyniowych na mszaki (Szmeja 1994; Gos i in. 1998, 1999).

Podczas humizacji jezior zmiany odczynu siedlisk isoetidów i mszaków nie są główną przyczyną regresji roślinności. Brandrud i Johansen (1994) wykazali, że pod wpływem zakwaszenia siedlisk w populacjach isoetidów nie zaszły istotne zmiany, wśród elodeidów były one niewielkie, natomiast w populacji *Sphagnum sp. div.* – relatywnie największe. Rośliny te pobierają pierwiastki biogenne z wody lub z osadów, co może tłumaczyć ich różną wrażliwość na zakwaszenie. Metabolizm isoetidów zależy w większym stopniu od składu chemicznego osadów niż wody (Søndergaard, Sand-Jensen 1979; Keeley 1982; Richardson in. 1984; Madsen 1985; Boston i in. 1987), dlatego słabiej reagują na zakwaszenie jezior. Najczęściej podawaną przyczyną ustępowania isoetidów jest niedobór światła, powodowany np. masowym pojawieniem się glonów lub brakiem pierwiastków biogennych (Roelofs 1983). Moim zdaniem jedną z przyczyn ustępowania roślin z jezior, przynajmniej na Pomorzu, jest zabarwienie wody z powodu powszechnego wprowadzania substancji humusowych. Najsilniej przekształcane są więc warunki siedliskowe roślin głębokowodnych, w tym ramienic, mszaków i elodeidów (Banaś 2001). Jest to jedna z przyczyn ich ustępowania z jezior (Rørslett, Johansen 1995; Middelboe, Markager 1997; Bociąg 2000; Szmeja 2000). W zasadzie „bezpieczna” strefa leży tylko do głębokości 2 m, w której egzystuje większość isoetidów (Szmeja 1992). Mszaki, pobierające substancje mineralne tylko przez liście i pędy, prawdopodobnie są bardziej wrażliwe niż isoetidy na zmiany odczynu wody i jej oświetlenia. Dodatkowo osady płytkiego litoralu, które przez isoetidy są zasiedlane najczęściej, w procesie humizacji jezior ulegają najmniejszym transformacjom. Ze względu na silne zaburzenie przez falowanie, osady w tej strefie nadal są mineralne, bardzo słabo uwodnione i z reguły dobrze natlenione.

W szczególnym przypadku, gdy siedliska są wyjątkowo kwaśne (pH 4,0), ich odczyn w wyniku wprowadzenia dużych ilości SH może się nieznacznie podnieść do pH \approx 4,5, m.in. poprzez działanie buforu glinowo-humusowego. Dzięki temu buforowi jeziora lobeliowe przez długi czas mogą utrzymywać się na granicy odczynu tolerowanego przez isoetidy (pH 4,5; Szmeja i in. 1997a). Jednak niepokojącym zjawiskiem jest wciąż rosnąca liczba silnie przekształconych jezior lobeliowych, które podlegają silnej, antropogennej acydyfikacji, eutrofizacji i humizacji.

Podziękowania

Prace wykonano w ramach projektu KBN 3P04G 062 24 i 2P04G 001 27. Dziękuję Panu prof. dr hab. Józefowi Szmeji za merytoryczną opiekę, a koleżankom z Katedry za pomoc w pracach terenowych i oznaczeniach laboratoryjnych.

Literatura

- BANAŚ K. 2001 (mscr.). Wpływ substancji humusowych na warunki siedliskowe roślin podwodnych. Praca doktorska wykonana w Katedrze Ekologii Roślin Uniwersytetu Gdańskiego, Gdańsk, 130 ss.
- BANAŚ K. 2004. Tendencje zmian cech fizyko-chemicznych wody w jeziorach humusowych Pomorza. – W: JANKOWSKI A. T., RZĘTAŁA M. (red.), Jeziora i sztuczne zbiorniki wodne – funkcjonowanie, rewitalizacja i ochrona. Uniwersytet Śląski – Wydział Nauk o Ziemi, Polskie Towarzystwo Limnologiczne, Polskie Towarzystwo Geograficzne – Oddział Katowicki, Sosnowiec, s. 7–17.
- BOCIAĞ K. 1996 (mscr.). Specyfika florystyczna i hydrochemiczna dawnych jezior lobeliowych. Praca magisterska wykonana w Katedrze Ekologii Roślin Uniwersytetu Gdańskiego, Gdańsk.
- BOCIAĞ K. 2000 (mscr.). Transformacja roślinności podwodnej w procesie humizacji jezior. Praca doktorska wykonana w Katedrze Ekologii Roślin Uniwersytetu Gdańskiego, Gdańsk.
- BOSTON H. L., ADAMS M. S., PIENKOWSKI T. P. 1987. Utilization of sediment CO₂ by selected North American isoetids. – *Ann. Bot.* 60(5): 485–494.
- BRANDRUD T. E., JOHANSEN S. W. 1994. Effects of acidification on macrophyte growth in the humex Lake Skjervatjern, with special emphasis on *Sphagnum auriculatum*. – *Environ. Intern.* 20(3): 329–342.
- GOS K., BOCIAĞ K., BANAŚ K. 1998. Roślinność podwodna w kwaśnych jeziorach Pomorza. – W: BANASZAK J., TOBOLSKI K. (red.), Park Narodowy Bory Tucholskie, Wydawnictwo Uczelniane WSP w Bydgoszczy, Bydgoszcz, s. 261–278.
- GOS K., BOCIAĞ K., BANAŚ K. 1999. Trendy sukcesyjne roślinności podwodnej w kwaśnych jeziorach Pomorza. – W: GÓRNIAK A. (red.), Współczesne kierunki badań hydrobiologicznych, Wydawnictwo Uniwersytetu w Białymstoku, Białystok, s. 96–97.
- EATON A. D., CLESCERI L. S., RICE E. W., GREENBERG A. E. 2005. Standard methods for the examination of water and wastewater. 21th Edition. American Public Health Association, American Water Works Association and Water Environment Federation, Washington, 1368 ss.
- HAYS W. L. 1981. *Statistics* (3rd ed.). New York; Holt, Rinehart and Winston, 723 ss.
- HERMANOWICZ W., DOŻAŃSKA W., DOJLIDO J., KOZIOROWSKI B. 1999. Fizyczno-chemiczne badanie wód i ścieków. Arkady, Warszawa, 556 ss.
- KEELEY J. E. 1982. Distribution of crassulacean acid metabolism in the genus *Isoëtes*. – *Amer. J. Bot.* 69(2): 254–257.
- MADSEN T. V. 1985. A community of submerged aquatic CAM plants in Lake Kalgaard, Denmark. – *Aquat. Bot.* 23(2): 97–108.
- MIDDELBOE A. L., MARKAGER S. 1997. Depth limits and minimum light requirements of freshwater macrophytes. – *Freshwater Biol.* 37(3): 553–568.
- RICHARDSON K., GRIFFITHS H., REED M.L., RAVEN J.A., GRIFFITHS N.M. 1984. Inorganic carbon assimilation in the Isoetids, *Isoëtes lacustris* L. and *Lobelia dortmanna* L. – *Oecologia* (Berlin) 61(1): 115–121.
- ROELOFS J. G. M. 1983. Impact of acidification and eutrophication on macrophyte communities in soft waters in the Netherlands. I. Field observations. – *Aquat. Bot.* 17(2): 139–155.

- RËRSLETT B., JOHANSEN S. W. 1995. Dynamic response of submerged macrophyte, *Isoëtes lacustris*, to alternating light levels under field conditions. – *Aquat. Bot.* 51(3-4): 223–242.
- SËNDERGAARD M., SAND-JENSEN K. 1979. Carbon uptake by the leaves and roots of *Littorella uniflora* (L.) Aschers. – *Aquat. Bot.* 6: 1–12.
- SZAŃKOWSKI M. 1998 (mscr.). Ekologiczny status roślinności jezior lobeliowych w Polsce. Praca doktorska wykonana na Wydziale Biologii Uniwersytetu Warszawskiego, Warszawa.
- SZMEJA J. 1988a. *Isoëtes echinospora* Dur. – W: JASIEWICZ A. (red.), Materiały do poznania gatunków rzadkich i zagrożonych Polski. – *Fragm. Flor. Geobot.* 33(3-4): 373–379.
- SZMEJA J. 1988b. *Lobelia dortmanna* L. – W: JASIEWICZ A. (red.), Materiały do poznania gatunków rzadkich i zagrożonych Polski. – *Fragm. Flor. Geobot.* 33(3-4): 431–438.
- SZMEJA J. 1992. Struktura, organizacja przestrzenna i demografia populacji isoetidów. Wyd. UG, Rozprawy i monografie 175: 1–137.
- SZMEJA J. 1994. An individual's status in populations of isoetid species. – *Aquat. Bot.* 48(3-4): 203–224.
- SZMEJA J. 1996. Rejestr polskich jezior lobeliowych. – *Fragm. Flor. Geobot., Ser. Pol.* 3: 347–367.
- SZMEJA J. 1998. Geneza, specyfika i zagrożenia jezior pomorskich. – W: HERBICH J., HERBICHOWA M. (red.), Szata Roślinna Pomorza. Przewodnik Sesji Terenowych 51. Zjazd PTB 15-19. 09. 1998. Wydawnictwo UG, Gdańsk, s. 223–230.
- SZMEJA J. 2000. Tendences of changes in the flora and vegetation structure of Pomeranian lakes under the influence of humic substances. – W: JACKOWIAK B., ŹUKOWSKI W. (red.), Mechanisms of anthropogenic changes of the plant cover. – *Prace Zakładu Taksonomii Roślin UAM* 10: 85–98.
- SZMEJA J., BANAŚ K., BOCIĄG K. 1997a. Ecological conditions and tolerance limits of isoetids along the southern Baltic coast. – *Ekol. pol.* 45(2): 343–359.
- SZMEJA J., MARKOWSKI R., GOS K., OLSZAK I. 1997b. Relationship between the edge-zone vegetation and the evolution of oligotrophic lakes. – *Fragm. Flor. Geobot.* 42(2): 475–488.
- SZMEJA J., BOCIĄG K., BANAŚ K. 1999. Specyfika jezior lobeliowych w Borach Tucholskich. – W: GËRNIAN A. (red.), Współczesne kierunki badań hydrobiologicznych, Wydawnictwo Uniwersytetu w Białymstoku, Białystok, s. 109–110.

Summary

Lake quillwort (*Isoëtes lacustris*) occurs in oligotrophic softwater and usually acid lakes, from oligo- to β -mesohumic ones. It is a deep-water plant which most often grows at the depth of 2 to 5 (6) m in habitats fairly abundant in organic matter. *Lobelia* (*Lobelia dortmanna*) occurs in the shallow littoral (0-2 m) of lakes which are also softwater, usually acid and range from oligo- to polyhumic ones. Above all this species occupies mineral, or with a small addition of organic matter habitats.

In comparison with the habitats occupied by bryophytes, stoneworts or elodeids, isoetid habitats change in the process of humication, i.e. their enrichment with allochthonous humic substances, according to the following pattern:

- fertility of their sediment water increases, mainly because of the rising content of nitrogen compounds, but calcium concentration decreases (Fig. 1);
- sediment is not subject to decalcification, as it is lime-deficient by nature (Fig. 2);

- in the sequence from oligo- to polyhumic habitats, sediment redox potential falls;
- in the case of the deepwater lake quillwort (*Isöetes lacustris*), the population range is moved towards the shallow and wave-disturbed littoral.