

leśnym nie znaleziono takich zależności. Koncentracja chlorofilu a w kolumnie wody była bardziej związana z promieniowaniem słonecznym i parametrami wody w systemie rolniczym, niż w systemie leśnym (Fleituch i in 1994). Pomimo różnic w charakterze obu systemów, kierunek zmian procesów produkcji i destrukcji organicznej materii był podobny. Na linii potok-zbiornik obserwowano wzrost intensywności całkowitej respiracji. Parametry metabolizmu wyraźnie wskazywały na wzrost udziału procesów beztlenowych w dekompozycji materii organicznej w kierunku od potoku do zbiornika. W systemie rolniczym, wartości różnych parametrów biologicznych były większe w wodzie niż w osadach. Wyjątek stanowiły biomasa, produkcja i respiracja glonów w potoku oraz stosunek respiracji bakterii do ich biomasy (Fleituch i in. 2001). Stężenie fosforanów i azotynów w wodzie oraz zawartość węgla organicznego w osadach były do 1000-krotnie większe w systemie rolniczym niż w leśnym (Fleituch i in. 2001). W wodzie zlewni leśnej stwierdzono większą ilość azotu azotanowego i amonowego niż w rolniczej. W osadach tego systemu biomasa i respiracja bakterii, respiracja reszty organizmów oraz tlenowe i całkowite oddychanie epibentycznych zbiorowisk osadów były ok 10-krotnie większe w systemie leśnym. Natomiast w osadach systemu rolniczego, biomasa, produkcja i respiracja glonów były ok. 10-krotnie większe. W osadach dennych potoków obu systemów tylko ok. 3-10 % tlenu było konsumowane przez bakterie i glony, a pozostała część przez inne organizmy. Zależność między intensywnością promieniowania fotosyntetycznego czynnego a aktywnością glonów (peryfiton i fitoplankton) była tylko istotna w systemie rolniczym w strefie przejściowej, gdzie przeważały procesy autotroficzne. Przeciwnie system leśny, który był znacznie zacieniony przez roślinność brzegową, cechowała niższa produkcja pierwotna, na którą miał większy wpływ dopływ allochtonicznej materii organicznej (Fleituch i in. 2000). Dynamika ekotonów systemów lotycznych należy do ważnych zjawisk przyrodniczych, są one jednak rzadko badane. Strefy te (ekotony) mają ważne znaczenie buforujące w kontekście wpływu zanieczyszczeń ze zlewni (nawożenie, stosowanie pestycydów), a ich kompleksowa analiza stanowi integralną część zrozumienia procesów biologicznych. Ponadto, ważna jest ocena ich wpływu i zasięgu na prawidłowy przebieg i regulację procesów w całym ekosystemach wodnych.

## 9.7. Ichtyofauna

Skład fauny ryb każdego zbiornika zaporowego determinują przede wszystkim dwa czynniki: właściwości istniejących w nim siedlisk, oraz skład puli wszystkich gatunków zasiedlających system rzeczny, w którym zbudowano zbiornik. W drugiej kolejności na skład ichtyo-

fauny mogą mieć wpływ zamierzone introdukcje i przypadkowe zawleczenia ryb obcych dla dorzecza. Jednak zwykle nie rozważa się w taki sposób genezy zespołów ryb, tylko po prostu przypisuje zbiornikom posiadanie ichtyofauny w potocznym pojęciu 'jeziorowej', co jest uproszczeniem zbyt dużym i często nie odpowiada rzeczywistości.

Zbiorniki zaporowe przypominają jeziora pod względem krajobrazowym, i z tego powodu bywają nazywane „sztucznymi jeziorami”. Jednak to podobieństwo do naturalnych jezior jest jedynie powierzchowne. Jeziora i zbiorniki wyraźnie różnią się ważnymi cechami ich środowisk, co sprawia że ich ekosystemy funkcjonują inaczej. Istotą różnicy pomiędzy zbiornikami i jeziorami jest dominujące oddziaływanie na ekosystemy zbiorników dopływających do nich rzek, które dostarczają nie tylko wodę, ale też transportowane wraz z nią substancje rozpuszczone, zawiesiny, i wleczone rumowisko. Wpływ rzeki znajduje swoje odbicie w przebiegu przestrzennych gradientów właściwości fizycznych, chemicznych i biologicznych w środowisku zbiornika. W ekosystemie zbiornika zaporowego głównym gradientem środowiskowym jest gradient przebiegający od ujścia głównego dopływu do odpływu wody przez zaporę, czyli wzdłuż podłużnej osi zbiornika. Natomiast w ekosystemie jeziora dominuje gradient poprzeczny, biegnący od strefy przybrzeżnej do toni nad najgłębszą partią misy, a oddziaływanie dopływów zaznacza się tylko lokalnie, w pobliżu ich ujść. W konsekwencji, w jeziorze strefowość siedlisk wiąże się głównie z głębokością wody, w tym z dostępnością światła w ilości wystarczającej do przebiegu fotosyntezy, a nie z odległością od ujścia dopływającej rzeki. Przewaga gradientu poprzecznego bądź podłużnego przesądza o specyficznych właściwościach porównywalnych środowisk, i o różnicach pomiędzy nimi.

Wskazana odmienność środowisk zbiorników i jezior wynika pośrednio z proporcji wielkości powierzchni zlewni i powierzchni samego zbiornika lub jeziora – w zbiornikach powierzchnia zlewni przypadająca na jednostkę ich powierzchni jest znacznie większa, niż ma to miejsce w jeziorach. Przykładowo, w kompleksie Wielkich Jezior Mazurskich w granicach zlewni do wypływu Pisy z Jeziora Roś (i to uwzględniając jedynie 74 jeziora o powierzchni >50 ha) na każdy kilometr kwadratowy jezior przypada 8,7 km<sup>2</sup> zlewni (Stąchy 1986). W Zbiorniku Dobczyckim ta proporcja jest blisko 10-krotnie większa i wynosi 77,5 (Pasternak 1980; Amirowicz 1998), a w Zbiorniku Rożnowskim jej wielkość to aż 507,7 (Amirowicz 2013). Tak duże proporcje biorą się stąd, że zbiorniki są lokalizowane tam, gdzie można dysponować odpowiednio dużymi zasobami wody – wystarczającymi dla zaspokojenia ważnej potrzeby gospodarczej, która uzasadnia budowę i utrzymanie zbiornika. Istniejące zapotrzebowanie musi bowiem zostać zrównoważone przez *przepływ* (mierzony w m<sup>3</sup> s<sup>-1</sup>) w miejscu plano-

wanego przegrodzenia rzeki zaporą – będzie to ilość wody dopływającej do przyszłego zbiornika w pewnym przedziale czasu, a zatem i możliwej do jednoczesnego pobrania z niego. Wielkość przepływu wynika z iloczynu *powierzchni zlewni* (wyrażonej w km<sup>2</sup>) i *spływu* (dm<sup>3</sup> s<sup>-1</sup> km<sup>-2</sup>) charakteryzującego zlewnię, o którym decyduje ilość opadów w zlewni, dość wyrównana na obszarach poszczególnych jednostek geograficznych. Stąd, odpowiednio duży przepływ można uzyskać tylko ze zlewni o dużej powierzchni.

Jakie znaczenie dla życia zbiornika może mieć stopień oddziaływania dopływającej rzeki? Duży dopływ wody, to zarazem duża dostawa wynoszonego ze zlewni ładunku zawiesin i rumowiska wleczonego, który praktycznie w całości zostaje odłożony w zbiorniku. W następstwie tego, misa zbiornika stopniowo wypełnia się deponowanym w nim osadem. Ze względu na wielkość ładunku dostarczanego z dużej zlewni, ten proces jest szybki – całkowite zasypanie zbiornika zwykle trwa od kilkudziesięciu do kilkuset lat. Przykładowo, Zbiornik Rożnowski w latach 1941–1965 utracił 19,7 % początkowej pojemności (Stáchy 1986), co odpowiada utracie pojemności w tempie 0,82 % rok<sup>-1</sup>, i pozwala oszacować w przybliżeniu czas istnienia tego zbiornika na 120 lat. Zbiornik Dobczycki traci pojemność wolniej, dlatego zostanie wypełniony osadem dopiero po kilkuset latach (Łajczak 1995). Misy jezior też ulegają z czasem wypełnieniu (jest to naturalny proces „ładowania jezior”), jednak te które wypełniały się równie szybko jak zbiorniki, już nie istnieją (znajdujące się w Polsce jeziora polodowcowe powstały ponad 10 tysięcy lat temu). Stąd, jeżeli jezioro wciąż istnieje, to dzieje się tak dzięki małemu ładunkowi zawiesin i wleczyn, wynikającemu z relatywnie małej powierzchni jego zlewni.

Wobec dominacji podłużnego gradientu warunków siedliskowych w środowisku zbiornika, dzieli się go na trzy strefy podłużne: *strefę rzeczną* w pobliżu ujścia głównego dopływu, gdzie przeważa bezpośrednie oddziaływanie rzeki, *strefę przejściową*, oraz *strefę jeziorową* w sąsiedztwie zapory, gdzie warunki siedliskowe są najbliższe warunkom panującym w jeziorze. Zmieniające się wzdłuż zbiornika warunki siedliskowe znajdują swoje odbicie w przestrzennym rozmieszczeniu większości organizmów wodnych, w tym fitoplanktonu i zooplanktonu. Dotyczy to również ryb, co zostało wykazane w różnych zbiornikach, w tym w Zbiorniku Řimov w Czechach (Vašek i in. 2004). W 5-letnich badaniach rozmieszczenia ryb wzdłuż podłużnej osi tego zbiornika wykazano istotne różnice między poszczególnymi strefami: w części przyzaporowej liczebność i biomasa ryb były około 4-krotnie mniejsze niż przy ujściu dopływającej do zbiornika rzeki. Przykładem rozmieszczenia ryb w poszczególnych siedliskach strefy jeziorowej mogą być wyniki zebrane w Zbiorniku Dobczyckim, gdzie biomasa ryb w pelagialu sięgała

35–63 %, a w profundalu zaledwie 11–45 % biomasy notowanej w litoralu (Amirowicz 2000).

Można przyjąć, że prawidłowość podłużnego rozmieszczenia ryb w zbiorniku (tak gatunków, jak i osobników), polegająca na tym, że bogactwo i liczebność zespołu maleje od ujścia dopływu w kierunku zapory, i od brzegu do otwartej wody, a zwłaszcza głębi, jest uniwersalna. Daje się to objaśnić dodatnim wpływem ekotonu rzeka–zbiornik istniejącego w sąsiedztwie ujścia dopływu (dogodne dla siebie warunki znajdują tam zarówno gatunki siedlisk lotycznych, jak i lenitycznych) i ujemnym wpływem jednolitego (a przy tym znacznie różniącego się od środowiska rzeki) siedliska pelagicznego. Jednocześnie, strefa zbiornika przy ujściu dopływu jest bardziej produktywna, co wynika z dostarczanego tam wraz z wodą rzeki ładunku pierwiastków biogenych, i co znajduje odbicie w lokalnie zwiększonej ilości chlorofilu *a* i większym zagęszczeniu zooplanktonu, wskutek czego ryby planktonożerne, w tym narybek większości gatunków, mogą tam być liczniejsze. Ważne znaczenie dla bogactwa gatunkowego poszczególnych stanowisk w zbiorniku ma również stan strefy litoralnej, która oferuje bardziej zróżnicowane siedliska (zwłaszcza, jeśli obecne są w niej makrofity) niż strefa pelagiczna.

Druga ważna różnica pomiędzy zbiornikami i jeziorami wynika z różnej wielkości zakresów możliwych wahań poziomu wody. W jeziorach środkowej Europy poziom lustra wody wykazuje niewielkie zmiany (zwykle <0,5 m), które zachodzą stopniowo i mają ścisły związek z cyklem pór roku. W zbiornikach zaporowych poziom wody zmienia się nieustannie – przy czym może zmieniać się w krótkim czasie, i w bardzo szerokich granicach (nierzadko kilku metrów). W następstwie tego strefa przybrzeżna zbiornika jest często poddawana wysuszeniu, a w zimie dodatkowo wymrażaniu. To wpływa szczególnie mocno na bogactwo gatunkowe litoralnej fauny dennej i na skład zbiorowisk roślin wodnych. W zbiornikach zespoły bezkręgowców dennych są uboższe, a roślinność znacznie mniej bujna niż w jeziorach. Jest charakterystyczne, że w zbiornikach roślinność wodną formują głównie gatunki lądowe związane z siedliskami podmokłymi, oraz rośliny szuwarowe (zakorzenione na dnie, ale wyrastające ponad powierzchnię wody), natomiast udział roślin znanych z jeziorowych łąk podwodnych jest tam niewielki. Bezpośrednią przyczyną ubóstwa roślin wodnych są nie tylko wahania poziomu wody, ale również towarzysząca im degradacja substratu dennego polegająca na wyflukiwaniu drobnych frakcji na skutek falowania przesuwanego się nad obszarami ciągle odsłanianego i zalewanego dna.

Trzeba też podkreślić, że wpływ na biocenozę zbiorników mają nie tylko same fluktuacje poziomu wody, ale również towarzyszące im znaczne zmiany powierzchni, pojemności i średniej głębokości zbiornika – parametrów ważnych dla właściwości środowiska wodnego.

Przykładowo, obniżenie lub podniesienie poziomu wody w Zbiorniku Dobczyckim o 2,5 m skutkuje zmianą jego powierzchni o około 1/8, objętości o ponad 1/5, a średniej głębokości o 1/10 (Amirowicz 1998). Oznacza to, że w ciągu kilku dni ten zbiornik ulega transformacji środowiskowej w skali porównywalnej z trwałymi różnicami istniejącymi pomiędzy jeziorami. Warto przy tym pamiętać, że możliwy zakres zmian poziomu piętrzenia w Zbiorniku Dobczyckim wynosi aż 15,9 m (Matek 2000).

Związek wahań poziomu w zbiornikach z sezonowymi zjawiskami hydrologicznymi jest tylko pośredni, bo zarządzanie zbiornikiem jest podporządkowane funkcji pełnionej przez zbiornik – głównie jest to zaopatrzenie w wodę, produkcja energii elektrycznej, czy regulacja przepływu w rzece – co nierzadko wymaga bądź przezornego gromadzenia wody, bądź zwiększonego jej czerpania. Stosownie do tych potrzeb gospodarczych zbiornik opuszcza ściśle kontrolowana ilość wody. Może się to odbywać nie tylko przelewem górnym zapory (co przypomina odpływ wody z jeziora), ale również upustem dennym, bądź poprzez specjalne ujęcia, które mogą być zaprojektowane na dowolnej głębokości. Czerpanie wody z każdej warstwy zbiornika ma inny, i zwykle istotny, wpływ na termikę całej masy wody, oraz na bilans substancji rozpuszczonych znajdujących się w zbiorniku. Na przykład, jeśli przeważa odpływ z głębszych warstw wody (a tak jest w Zbiorniku Dobczyckim), to zbiornik zaporowy działa jak 'magazyn ciepła' dostarczanego wraz z wodą dopływów oraz pochłanianego na miejscu przez warstwę powierzchniową. Z jezior odpływa wyłącznie cieplejsza woda powierzchniowa, na skutek czego jezioro przechowuje wodę chłodną przy dnie. Generalnie, na skutek instrumentalnego traktowania zbiorników ich ekosystemy są poddawane permanentnym manipulacjom w stopniu nieporównywalnym ze zjawiskami zachodzącymi w jeziorach. Z tego powodu stan całego środowiska jest mniej stabilny, biocenozy są uboższe jakościowo i wykazują większe fluktuacje ilościowe. To sprawia, że zarówno warunki życia ryb, jak i stan ich bazy pokarmowej w zbiornikach są inne i mniej przewidywalne, niż ma to miejsce w przypadku jezior.

Trzecia (po stopniu oddziaływania rzek, i wahań poziomu wody) ważna różnica pomiędzy zbiornikami i jeziorami dotyczy składu biocenoz, a wynika z odmienności przebiegu ich genezy. Powstanie jeziora jest skutkiem stopniowych procesów geologicznych i klimatycznych, dzięki którym zostaje utworzona wklęsła forma powierzchni łądu wypełniona wodą. Z tego powodu jeziora formują się zwykle wystarczająco powoli, by organizmy wodne mogły zdobywać specyficzne adaptacje do lokalnych warunków, a nawet by możliwa była specjacja. Zbiorniki zaporowe są środowiskami wodnymi bez własnej historii, która byłaby porównywalna z przeszłością jezior, bo powstają w krótkim czasie po rozpoczę-

ciu piętrzenia wody (zwykle mierzonym w miesiącach), i podobnie jest z ze składem ich biocenoz, w tym ichtiofauny: zbiornikowe zespoły ryb są „natychmiastowo” komponowane z puli gatunków zasiedlających odcinek rzeki objęty piętrzeniem, i ewentualnie uzupełniane gatunkami introdukowanymi.

W procesie genezy ichtiofauny zbiornika zaporowego są uprzywilejowane te gatunki, które zwykle w nie spiętrzonej rzece znajdowały odpowiednie dla siebie warunki w raczej marginalnych partiach koryta (siedliska lenityczne), lub ograniczały swoje występowanie do siedlisk nie połączonych z korytem poza okresem wezbrań (starorzeczca). Napełnienie zbiornika odwraca w krótkim czasie dotychczasowe proporcje w zespole ryb. Przed gatunkami stosunkowo nielicznymi, bądź wręcz rzadkimi otwiera się wówczas możliwość kolonizacji obszernego środowiska, które pod względem średniej szerokości i średniej powierzchni przekroju poprzecznego jest wielokrotnie większe od rzeki, w której one dotychczas żyły. Jeżeli jedynym źródłem kolonistów jest miejscowa pula gatunków (czyli, jeżeli nie podejmuje się sztucznego wprowadzania do zbiornika ryb wcześniej nie występujących na jego obszarze), to przebudowie zespołu musi towarzyszyć jego zubożenie, ponieważ część gatunków rzecznych nie jest zdolna do utrzymania się w zbiorniku, w którym nie ma właściwych rzekom siedlisk lotycznych. Z tego powodu niektóre gatunki rzeczne mogą ograniczać swoje występowanie w zbiorniku tylko do sąsiedztwa ujść dopływów. Należy podkreślić, że ichtiofaunę środkowej Europy tworzą wyłącznie gatunki mniej lub bardziej związane ze środowiskiem rzeczonym, ponieważ na tym obszarze nie ma jezior wystarczająco starych, by mogły być miejscem specjacji dającej gatunki wyspecjalizowane w życiu w wodach stojących.

Naturalnym źródłem ichtiofauny Zbiornika Dobczyckiego była pula rodzimych gatunków, uzupełniona o gatunki obce (obecne na miejscu lub celowo introdukowane). W dorzeczu Raby, będącym źródłem gatunków dla ichtiofauny Zbiornika Dobczyckiego, występowało zaledwie 28 rodzimych gatunków, w tym 2 anadromiczne i 1 katadromiczny (Kołder i in. 1974). Bezpośrednio przed napełnieniem Zbiornika Dobczyckiego na jego obszarze odnotowano 22 rodzime gatunki (Jelonek & Starmach 1989), z których tylko 12 weszło później w skład ichtiofauny zbiornika. Przy tym względne liczebności tych, które preferują warunki siedliskowe istniejące w zbiorniku zaporowym, były w Rabie niewielkie, ale to wśród nich były przysze gatunki dominujące w zespole ryb zbiornika – w tym płoć i okoń, których liczebność została dokładniej zbadana. Oba te gatunki ograniczały swój zasięg tylko do części siedlisk istniejących w dolinie Raby na obszarze później objętym zalewem, i oba były stosunkowo nieliczne. Płoć była obecna na trzech z ośmiu zbadanych wtedy stanowisk, a jej udział w biomacie zespołów wynosił 1,1, 2,0 i 8,0 %. Okoń wy-

Gatunki	Pochodzenie ichtiofauny					Stan populacji	Walory przyrodnicze		
	Gatunki rodzime		Gatunki obce				IUCN <sup>a</sup>	PCKZ <sup>b</sup>	DS II <sup>c</sup>
	Autochtoniczne	Introdukowane	Inwazyjne	Zarybienia	Akwakultura				
1. Węgorz <i>Anguilla anguilla</i> K	+					?	CR		
2. Karp <i>Cyprinus carpio</i>					+	●			
3. Karaś pospolity <i>Carassius carassius</i>	+					?			
4. Karaś srebrzysty <i>Carassius auratus gibelio</i>			+			●●			
5. Lin <i>Tinca tinca</i>	+					?			
6. Leszcz <i>Abramis brama</i>	+					●●●			
7. Krąp <i>Abramis bjoerkna</i>	+					●●●			
8. Cęć <i>Vimba vimba</i> A	+					?	CR	CR	
9. Płoc <i>Rutilus rutilus</i>	+					●●●			
10. Wzdreę <i>Scardinius erythrophthalmus</i>	+					●●			
11. Świnka <i>Chondrostoma nasus</i>	+					●●	EN	EN	
12. Tolpyga biała <i>Hypophthalmichthys molitrix</i>				+		●			
13. Tolpyga pstra <i>Aristichthys nobilis</i>				+		●			
14. Boleń <i>Aspius aspius</i>	+					●●			+
15. Kleń <i>Leuciscus cephalus</i>	+					●●			
16. Ukleja <i>Alburnus alburnus</i>	+					●●●			
17. Sum <i>Silurus glanis</i>		+				●●			
18. Szczupak <i>Esox lucius</i>	+					●●			
19. Troć jeziorowa <i>Salmo trutta m. lacustris</i>				+		●	EN	CR	EN
20. Pstrąg tęczowy <i>Oncorhynchus mykiss</i>					+	●			
21. Miętus <i>Lota lota</i>		+				●	VU	VU	
22. Okoń <i>Perca fluviatilis</i>	+					●●●			
23. Jazgarz <i>Gymnocephalus cernuus</i>	+					●●●			
24. Sandacz <i>Stizostedion lucioperca</i>	+					●●			

Tabela VI. Skład gatunkowy ichtiofauny Zbiornika Dobczyckiego (nazewnictwo i porządek systematyczny według Brylińskiej, 2000): A – gatunek anadromiczny, K – gatunek katadromiczny, ●●● – populacja o dużej liczebności, ●● – liczebność umiarkowana, ● – liczebność mała, ? – brak potwierdzenia obecności gatunku w co najmniej 5-ciu ostatnich latach

<sup>a</sup> Kategorie zagrożeń według Czerwonej Listy IUCN (IUCN 2001): CR – gatunek krytycznie zagrożony, EN – gatunek zagrożony, VU – gatunek narażony; kategorie niższego ryzyka (LC i NT) zostały pominięte.

<sup>b</sup> Polska Czerwona Księga Zwierząt (Głowaciński 2001).

<sup>c</sup> Załącznik II Dyrektywy Siedliskowej UE: Gatunki roślin i zwierząt ważne dla Wspólnoty, których ochrona wymaga wyznaczenia specjalnych obszarów ochrony (Dyrektywa 1992).

<sup>d</sup> <http://www.iucnredlist.org>

<sup>e</sup> Czerwona Lista minogów i ryb Polski (Witkowski i in. 2009).

stępował na sześciu stanowiskach, z udziałem zaledwie 0,2, 0,6, 0,7, 0,8, 3,0 i 5,1 % biomasy. Udział płoci i okonia w zespole ryb zbiornika stał się znacznie większy, niż w rzece przed jego powstaniem: w strefie litoralnej w siódmym roku istnienia zbiornika (1993) płoc stanowiła 30,3 %, a okoń 11,7 % biomasy całkowitej biomasy ryb (Amirowicz 2000). Natomiast w strefie limnetycznej (czyli w pelagialu) rok później (1994) biomasa płoci wynosiła 39,4 %, a okonia 1,8 % biomasy ryb (Pociecha & Amirowicz 2003). Pod względem udziału w całkowitej liczbie osobników w płytkim litoralu (do 1 m głębokości), gdzie gromadzą się głównie osobniki młodociane, w 16-tym roku istnienia zbiornika (2002) płoc i okoń łącznie stanowiły aż 86–94 %, zależnie od rejonu zbiornika (Gwiazda & Amirowicz 2006). Zmiany udziału tych dwóch gatunków w zespole ryb rzeki i powstałego na jej miejscu zbiornika ilustrują skalę dokonanej przebudowy struktury ichtiofauny.

Po napełnieniu Zbiornika Dobczyckiego skład jego ichtiofauny w toku naturalnej sukcesji biocenozy ustabilizował się na poziomie 16 rodzimych gatunków (Tabela VI). Dodatkowo do zbiornika introdukowano 2 kolejne gatunki rodzime (sum w 1992 roku, i miętus; Jelonek & Godlewska 2000), które żyły w Rabie na przełomie lat 1960-tych i 1970-tych (Kołder *i in.* 1974), ale później już ich tam nie stwierdzano. Trafiło też do zbiornika 6 gatunków obcych, ale żaden z nich nie osiągnął statusu gatunku występującego licznie (Tabela VI). Zatem, w przypadku Zbiornika Dobczyckiego, w pierwszych latach po jego napełnieniu nastąpił w miejscowej ichtiofaunie prawie 2-krotny spadek liczby gatunków, a liczba tych, które można było uznać za znaczące w strukturze biocenozy powstałego zbiornika i ważne w powiązaniach tworzących sieć troficzną ekosystemu nie przekraczała dziesięciu (Amirowicz 2000). Podobne, stosunkowo niewielkie liczby gatunków ryb tworzą ichtiofauny w in-



Ryc. 29. Wartościowe przyrodniczo gatunki ichtiofauny Zbiornika Dobczyckiego: A – boleń, *Aspius aspius* (2007-09-28; Fot. A. Amirowicz), B – certa, *Vimba vimba* (2007-06-05; Fot. A. Amirowicz)

nych zbiornikach zaporowych w Polsce.

Po 30-tu latach istnienia Zbiornika Dobczyckiego jego ichtiofauna liczy 20 gatunków, w tym 14 rodzimych, z których tylko 6 występuje licznie (Tabela VI). Są to pospolite w wodach śródlądowych Polski gatunki z rodziny karpiowatych (leszcz, płoć, krąp i ukleja) i okoniowatych (okoń i jazgarz). Liczniej występującym gatunkiem drapieżnym jest sandacz, a populacja szczupaka, gorzej dostosowanego do warunków środowiskowych zbiorników zaporowych, jest wspierana corocznym wypuszczaniem narybku uzyskiwanego w wylęgarni z tarlaków odławianych w zbiorniku. Ogólny obraz zespołu ryb dopełniają 2 gatunki rzeczne (kleń i świnka), liczne w Rabie przed jej spiętrzeniem, które dostosowały się do życia w zmienionych warunkach. Zespół ten, mimo że niezbyt bogaty w gatunki jest ekologicznie zróżnicowany i składa się z ryb eksploatujących wszystkie kategorie pokarmu dostępne w zbiorniku (skorupiaki planktonowe, owady z powierzchni wody, bezkręgowce denne, ryby, rośliny; Amirowicz 2000), dzięki czemu ryby uczestniczą we wszystkich łańcuchach pokarmowych składających się na sieć troficzną Zbiornika Dobczyckiego.

Na uwagę zasługuje boleń (Ryc. 29), który choć tylko

umiarkowanie liczny, dobrze przystosował się do życia w Zbiorniku Dobczyckim. Jest to bardzo wartościowa przyrodniczo populacja, ponieważ jest autochtoniczna i uformowana samoistnie po napełnieniu zbiornika. W ten sposób Zbiornik Dobczycki stał się ostoją gatunku wpisanego do Załącznika II Dyrektywy Siedliskowej UE – czyli gatunku będącego *przedmiotem zainteresowania Wspólnoty* i wymagającego ochrony obejmującej wyznaczenie *specjalnych obszarów ochrony siedlisk* (Dyrektywa 1992). Boleń jest przykładem gatunku wrażliwego, stojącego obecnie wobec postępującego kurczenia się jego naturalnego obszaru występowania, redukcji liczby i wielkości populacji, i w konsekwencji realnej możliwości wymarcia. Na razie stan żyjących w Polsce populacji bolenia nie każe spodziewać się realizacji tego scenariusza w najbliższej przyszłości (Witkowski i in. 2009), jednak takim zagrożeniem, wymiernym w kategoriach CR, EN i VU (gatunki *krytycznie zagrożone*, *zagrożone*, i *narażone* na wymarcie; IUCN 2001) określanych według standardów Międzynarodowej Unii Ochrony Przyrody (IUCN) podlega obecnie 1/3 gatunków europejskich ryb słodkowodnych (Freyhof & Brooks 2011). Wynikające z tych zagrożeń rzeczywiste tempo wymierania ryb

śłodkowodnych w Ameryce Północnej, porównywalnej z Europą pod względem charakteru środowisk wodnych i poziomu cywilizacyjnego, wynosi obecnie około 7 gatunków na dekadę, i wykazuje tendencję ciągłego wzrostu (Burkhead 2012).

Utrzymanie bolenia w Zbiorniku Dobczyckim nie wymaga żadnych nakładów ani specjalnych działań, pod warunkiem że będzie zapewniony swobodny dostęp do odcinka Raby powyżej zbiornika dla osobników wędrujących na tarło do rzeki, oraz warunki siedliskowe w korycie będą tam odpowiednie dla odbicia tarła, inkubacji ikry, i rozwoju narybku przez pierwszy rok życia. W praktyce wystarczy do tego ograniczenie ingerencji hydrotechnicznych w granicach obwodu rybackiego nr 3 rzeki Raby, którego użytkownikiem jest RZGW w Krakowie. Na przykładzie bolenia widać, że Zbiornik Dobczycki posiada potencjał wypełniania dodatkowej funkcji, polegającej na zapewnianiu wrażliwym gatunkom ryb możliwości przetrwania pomimo znacznej i różnorodnej presji wywieranej obecnie przez ludzi na środowisko rzek.

Wydawało się, że będzie to korzystne także dla certy (Ryc. 29), która znalazła się w zbiorniku tak samo jak bolień – jako gatunek autochtoniczny, a przy tym choć wędrowny, to wystarczająco plastyczny by skolonizować zbiornik zaporowy jako substytut żerowisk w przybrzeżnej strefie Bałtyku. Przykładu pomyślnego utworzenia lokalnego stada certy żyjącej w zbiorniku i odbywającej wędrówki tarłowe do dopływającej rzeki dostarcza Zbiornik Rożnowski. Niestety, w Zbiorniku Dobczyckim to nie powiodło się – w ostatnich latach nie notuje się tam obecności certy, co uzasadnia przypuszczenie że ta populacja wyginęła. Jest to zaskakujące, wobec stosunkowo dobrej jakości wody, i przy ogólnym podobieństwie siedlisk w obu zbiornikach. Możliwe, że wpływ na to miało wykonanie progu powyżej zbiornika w Osieczanach, który utrudniał rybom ze zbiornika wejście do Raby zanim nie usunęło go wezbranie na przełomie 2007 i 2008 roku. Brak dostępu do tarłisk mógł przesądzić o załamaniu się populacji certy w Zbiorniku Dobczyckim. Szkoda tym większa, że dotknęło to gatunek uznawany za krytycznie zagrożony w skali kraju – bieżące tendencje w jego liczebności wskazują na to, że możemy stracić certę w Polsce (Witkowski i in. 2009).

Zbiornik Dobczycki nie przyczyni się również do zachowania innego gatunku krytycznie zagrożonego, którym jest węgorz. Jest to gatunek ginący na całym obszarze swojego zasięgu (Jacoby & Gollock 2014). Przyczynami są w skali poszczególnych dorzeczy: sztuczne bariery migracyjne, hydrotechniczne przekształcenia środowisk wód śródlądowych, zanieczyszczenie wody, oraz eksploatacja rybacka, a w skali całego zasięgu gatunku: globalne ocieplenie i powiązana zmiana dynamiki wód północnego Atlantyku, oraz zawleczenie z Dalekiego Wschodu groźnego pasożytniczego nicienia *Anguillicola crassus*. W efekcie od początku lat 1980-tych drama-

tyczny spadek liczby 'węgorzy szklitych' docierających do wybrzeży europejskich przekroczył już 90 %. W ramach poszukiwania środków zaradczych przyjmuje się, że wsiedlanie narybku szklitego do środowisk odpowiednich dla doprowadzenia przemieszczonych osobników do stadium dojrzałego płciowo 'węgorza srebrnego', a tym samym sprzyjanie zwiększeniu wielkości stada tarłowego gromadzącego się na przełomie zimy i wiosny w Morzu Sargassowym, może zwiększać szanse przetrwania gatunku. Zbiornik Dobczycki mógłby pełnić rolę takiej wychowalni, ale naturalne dotarcie do niego narybku węgorza jest niemożliwe. Jednak wobec uprawianego tam kłusownictwa oraz braku pewności co do bezpiecznego przejścia dojrzałych osobników przez zaporę, efekt mógłby okazać się niewspółmierny do ponoszonych nakładów finansowych. Stąd zarybianie tym gatunkiem Zbiornika Dobczyckiego jest niecelowe.

Ze Zbiornika Dobczyckiego przypuszczalnie zniknęły również 2 kolejne gatunki, karaś pospolity i lin, które były obecne w ichtiofaunie w początkowym okresie jego istnienia (Amirowicz 2000). Można to wytłumaczyć dojrzewaniem ekosystemu, czemu towarzyszyła zmiana interakcji biotycznych w strefie litoralnej, którą można sprowadzić do trzech głównych czynników: ustabilizowania się ubogich zespołów roślin wodnych, nasilenia konkurencji o relatywnie małe zasoby fauny dennej ze strony zwiększających się populacji innych gatunków ryb, oraz, co mogło szczególnie dotknąć karasia, istnienia dużej presji drapieżniczej. Lin i karaś pospolity są bowiem wyspecjalizowane w korzystaniu z bujnych łąk podwodnych, bogatych w bezkręgowce, i zapewniających dobrą ochronę przed drapieżnikami. W takiej sytuacji podejmowanie ewentualnych introdukcji (na przykład lina, wartościowego gospodarczo) może okazać się mało skuteczne.

Wobec omówionego ubożenia ichtiofauny należy podkreślić znaczenie Zbiornika Dobczyckiego dla trzech zagrożonych gatunków, które wciąż w nim żyją. Dwa z nich są rodzime: świnka – zagrożona w skali Polski (EN; Witkowski i in. 2009) – która jest tu autochtoniczna, i ma szansę utrzymać się, jeśli nie zostanie zniszczony hydrotechnicznie odcinek Raby uchodzącej do zbiornika, konieczny jej dla odbywania tarła i rozwoju przez pierwsze lata życia, oraz miętus – narażony w skali Polski (VU; Witkowski i in. 2009) – którego narybek wpuszczony do zbiornika pochodził spoza dorzecza Raby. Trzeci z zagrożonych gatunków to troć jeziorowa – zagrożona w skali kraju (EN), a w dorzeczu Wisły nawet krytycznie zagrożona (CR; Głowaciński 2001, Witkowski i in. 2009) – która jest tu elementem ichtiofauny obcym regionalnie, a pojawiła się w efekcie zarybień Raby wykonanych przez Polski Związek Wędkarski przed napełnieniem Zbiornika Dobczyckiego. Ten zbiornik nie oferuje dobrych warunków życia dla troci, ponieważ różni się od takich jezior, gdzie przez cały rok dostępne są siedliska chłod-

ne, a przy tym dobrze natlenione, konieczne dla tej ryby przystosowanej do klimatu północnej Europy. W Zbiorniku Dobczyckim powierzchniowa warstwa wody nagrzewa się latem do temperatury zbyt wysokiej dla troci jeziorowej, a chłodniejsza warstwa przydenna zawiera wówczas zbyt mało tlenu, zużywanego tam do rozkładu stosunkowo dużego ładunku materii organicznej obciążającego zbiornik. W takim środowisku przyszłość populacji troci jest niepewna. Obserwacje zebrane w innych zbiornikach na południu Polski, gdzie próbowano wprowadzić troć jeziorową (Brylińska 2000) wspierają te niepomyślnie rokowania. Należy uwzględnić, że po troci jeziorowej mogą pozostać jej geny determinujące zdolność do życia w środowisku jeziorowym, włączone do puli genowej lokalnego pstrąga potokowego – w przypadku krzyżowania się tych dwu form jednego gatunku, odbywających tarło w takich samych miejscach, i w tym samym czasie. Taka domieszka może powodować „psucie” adaptacji do życia w beskidzkich potokach, osiągnięte w toku ewolucji przez miejscowe pstrągi.

Specyfika środowiska zbiornika zaporowego może wywierać jeszcze inny wpływ na genetykę ryb. Charakterystyczne dla zbiorników ubóstwo roślin wodnych, które są koniecznym substratem dla ikry niektórych ryb, powoduje koncentrację stad tarłowych różnych gatunków, w następstwie czego dochodzi do krzyżowania pomiędzy nimi. W Zbiorniku Dobczyckim nierzadko spotyka się mieszańce płoci i leszcza (Amirowicz & Konopiński 2014). Wykonane badania wykazały, że te mieszańce należą do pierwszego pokolenia ( $F_1$ ) i pochodzą w >90 % przypadków z krzyżowania się samic leszcza z samcami płoci (Konopiński & Amirowicz 2015). Udział tych ryb w ichtiofaunie jest niewielki, ale ich obecność może mieć pewien wpływ na stan zasobów pokarmu dostępnych dla populacji gatunków rodzicielskich, do których mieszańce są podobne pod względem właściwości biologicznych, i dlatego mogą konkurować z nimi o pokarm. Natomiast przepływ genów pomiędzy populacjami płoci i leszcza (introgresja), który mógłby mieć miejsce, ponieważ mieszańce są płodne, w tym przypadku nie zachodzi, bo nie krzyżują się one ze swymi gatunkami rodzicielskimi.

Jeszcze jedną ciekawostką genetyczną jest karaś srebrzysty – jedyny gatunek obcy, który zadomowił się w Zbiorniku Dobczyckim. Wykazuje on potencjał inwazyjny w wodach środkowoeuropejskich, ale być może jego sukces można tłumaczyć także zdolnością do rozrodu ginogenetycznego, polegającego na indukowaniu rozwoju jaja karasia przez plemnik innego gatunku ryby karpiovej, który jednak nie łączy się z jajem. W efekcie tego mechanizmu całe potomstwo samicy karasia stanowią jej klony, powielające cechy matki, które okazały się w praktyce wystarczająco dobre dla jej przeżycia i osiągnięcia dojrzałości w kondycji pozwalającej na wydanie na świat potomstwa.

Inne gatunki obce, które dostają się do zbiornika z hodowli stawowych prowadzonych w dorzeczu górnej Raby (karp i pstrąg tęczy) nie są zdolne do stworzenia w nim trwałych populacji. Podobnie wciąż jeszcze spotykane w zbiorniku tołpygi, pochodzące z zarybienia wykonanego w 1986 roku w trakcie jego napełniania (Starmach & Jelonek 2000), nie mają możliwości odbycia tam tarła z powodu nieodpowiednich warunków klimatycznych.

Zbiornik Dobczycki po 30 latach istnienia jest miejscem życia fauny ryb wprawdzie niezbyt bogatej, i zdominowanej przez gatunki pospolite w wodach śródlądowych Polski, ale jednocześnie uformowany przez nie zespół wydaje się być nie tylko ekologicznie zróżnicowany, ale i dość odporny na wtargnięcie gatunków obcych. Z przyrodniczego punktu widzenia, szczególnie godne podkreślenia jest to, że choć Zbiornik Dobczycki poważnie i trwale zaburzył funkcjonowanie ekosystemu rzeki (jak każdy zbiornik zaporowy), to sprzyja utrzymaniu w górnej Rabei populacji autochtonicznego bolenia i świnki, oraz miętusa który występował tam wcześniej, a później zaniknął. Ta nieplanowana funkcja ostoju gatunków, których przetrwanie jest zagrożone, zasługuje na uwagę także w przypadku innych zbiorników zaporowych, szczególnie wodociągowych, gdzie priorytetem jest utrzymanie dobrej jakości wody.

## 9.8. Awifauna

### 9.8.1. Struktura gatunkowa i liczebność ptaków wodno-błotnych na Zbiorniku Dobczyckim

Podgórskie zbiorniki zaporowe nie stwarzają tak dobrych warunków środowiskowych dla ptaków wodno-błotnych jak zbiorniki nizinne. Duża głębokość i mały udział obszarów wypłyconych powoduje, że powierzchnia szwarów jest niewielka, a wyspy stanowiące bezpieczne miejsca do lęgów ptaków występują sporadycznie na zbiornikach podgórskich. Niemniej jednak zbiorniki te mają duże znaczenie w zwiększeniu lokalnej czy regionalnej bioróżnorodności ornitofauny. W okresie migracji na zbiornikach podgórskich pojawiają się różne gatunki ptaków. W związku z tym ogólna liczebność stwierdzonych gatunków wodno-błotnych jest duża, ale osiąga ją one znacznie mniejsze liczebności w porównaniu ze zbiornikami nizinnymi (Gwiazda 2000a, Baran 2006). Największa liczba gatunków ptaków wodno-błotnych na Zbiorniku Dobczyckim była notowana w okresie migracji (Gwiazda 1996b, Gwiazda 2000a). Dynamika przelotu wiosną jest duża, gdyż ptaki muszą jak najszybciej dotrzeć do miejsc lęgowych. Jesienią przelot na zimowiska jest bardziej rozciągnięty w czasie. Liczba gatunków była najwyższa w kwietniu, maju oraz we wrześniu

## Bibliografia

- Amiowicz A. 1998. Consequences of the basin morphology for fish community in a deep-storage submontane reservoir. *Acta Hydrobiologica*, 39 (Suppl. 1), 35–56.
- Amiowicz A. 2000. Pozycja ryb w sieci troficznej litoralu. W: Starmach J., Mazurkiewicz-Boroń G. (red.): *Zbiornik Dobczycki. Ekologia – eutrofizacja – ochrona*. Kraków, ZBW PAN, 215–221.
- Amiowicz A. 2013. Standaryzacja wzrostu ryb i ocena zasobności ich środowiska w oparciu o temperaturę wody na przykładzie trzech populacji okonia w zbiornikach zaporowych południowej Polski. *Supplementa ad Acta Hydrobiologica*, 9, 3–224.
- Amiowicz A., Konopiński M. 2014. Morphological variability of natural hybrids of cyprinid fishes in the Dobczyce Reservoir (S Poland). *Proc. International Conference "Ecology of Fish in Lakes and Reservoirs 2014"*, České Budějovice, Czech Republic, 8–11 September 2014, s. 63.
- Brylińska M. (red.) 2000. *Ryby słodkowodne Polski*. Warszawa, PWN, 521 ss.
- Burkhead N.M. 2012. Extinction rates in North American freshwater fishes, 1900–2010. *BioScience*, 62, 9, 798–808.
- Dyrektywa 1992. Dyrektywa Rady 92/43/EWG z dnia 21 maja 1992 r. w sprawie ochrony siedlisk przyrodniczych oraz dzikiej fauny i flory. *Official Journal, Legislation*, 206, 22/07/1992: 7–50.
- Freyhof J., Brooks E. 2011. *European Red List of Freshwater Fishes*. Luxembourg, Publications Office of the European Union, viii+62 ss.
- Głowaciński Z. (red.) 2001. *Polska Czerwona Księga Zwierząt. Kręgowce*. Warszawa, PWRiL, 452 ss.
- Gwiazda R., Amiowicz A. 2006. Selective foraging of Grey Heron *Ardea cinerea* L., 1758 in relation to density and composition of littoral fish community in a submontane dam reservoir. *Waterbirds*, 29, 2, 226–232.
- IUCN 2001. *IUCN Red List Categories and Criteria: Version 3.1*. International Union for Conservation of Nature and Natural Resources, Gland (Switzerland) and Cambridge (UK): ii+30 ss.
- Jacoby D., Gollock M. 2014. *Anguilla anguilla*. The IUCN Red List of Threatened Species 2014: e.T60344A45833138 [downloaded on 20 July 2016].
- Jelonek M., Starmach J. 1989. Environmental characteristics of affluents of the Dobczyce Reservoir (Southern Poland) in the preimpoundment period (1983–1985). 3. Ichthyofauna. *Acta Hydrobiologica*, 30 (1988), 3/4, 305–316.
- Jelonek M., Godlewska M. 2000. Ichthyofauna. W: Starmach J., Mazurkiewicz-Boroń G. (red.): *Zbiornik Dobczycki. Ekologia – eutrofizacja – ochrona*. Kraków, ZBW PAN, 137–147.
- Kołder W., Skóra S., Włodek J.M. 1974. Ichthyofauna of the River Raba and of its tributaries. *Acta Hydrobiologica*, 16, 1, 65–99.
- Konopiński M.K. & Amiowicz A. 2015. Molecular and biometric characterization of a population of natural bream × roach hybrids in the Dobczyce Reservoir (S Poland). *Proc. XV European Congress of Ichthyology*, Porto, Portugal, 7–11 September 2015: 102 [Front. Mar. Sci. Conference Abstract: XV European Congress of Ichthyology. doi: 10.3389/conf.fmars.2015.03.00112].
- Łajczak A. 1995. A study on silting of dam reservoirs in the Vistula River catchment basin. *Monografie Komitetu Gospodarki Wodnej PAN*, 8, 1–108.
- Materek E. 2000. Hydrologia dopływów i zbiornika. W: Starmach J., Mazurkiewicz-Boroń G. (red.): *Zbiornik Dobczycki. Ekologia – eutrofizacja – ochrona*. Kraków, ZBW PAN, 15–31.
- Pasternak K. 1980. Charakterystyka zaporowego zbiornika w Dobczycach. *Zeszyty Problemowe Postępów Nauk Rolniczych*, 235: 201–203.
- Pociecha A., Amiowicz A. 2003. An attempt to determine the share of zooplankton in food consumed by fish in the limnetic zone of a eutrophic dam reservoir. *Oceanological and Hydrobiological Studies*, 32, 2, 15–31.
- Stáchy J. (red.) 1986. *Atlas hydrologiczny Polski. Tom II*. Warszawa, Wydawnictwa Geologiczne, 724 ss.
- Starmach J., Jelonek M. 2000. Specjalistyczna gospodarka rybacka – jeden z czynników ochrony jakości wody. W: Starmach J., Mazurkiewicz-Boroń G. (red.): *Zbiornik Dobczycki. Ekologia – eutrofizacja – ochrona*. Kraków, ZBW PAN, 233–240.
- Vašek M., Kubečka J., Peterka J., Čech M., Drašík V., Hladík M., Prchalová M., Frouzová J. 2004. Longitudinal and vertical spatial gradients in the distribution of fish within a canyon-shaped reservoir. *International Review of Hydrobiology*, 89, 4, 352–362.
- Witkowski A., Kotusz J., Przybylski M. 2009. Stopień zagrożenia słodkowodnej ichtiofauny Polski: Czerwona lista minogów i ryb – stan 2009. *Chrońmy Przyrodę Ojczystą*, 65, 1, 33–52.