



UMCS

WYDZIAŁ BIOLOGII I BIOTECHNOLOGII

**UNIwersytet MARIi CURIE-
SKŁODOWSKIEJ W LUBLINIE**

Wydział Biologii i Biotechnologii

Kierunek: **Biologia**

Olha Budnyk

nr albumu: 9837772

**Bank diaspor i jego rola
w regeneracji łąk ramienicowych**

(Bank of diaspores and its role in the
regeneration of charophyte meadows)

Rozprawa doktorska

wykonana w Zakładzie Ekologii

pod kierunkiem

dra hab. Piotra Sugiera, prof. UMCS

LUBLIN 2019

Składam serdeczne podziękowanie Panu promotorowi dr hab. Piotrowi Sugierowi za powierzenie mi tematu, pomoc w realizacji zadań badawczych oraz cenne wskazówki podczas pisania niniejszej pracy.

Pragnę podziękować Pracownikom Zakładu Ekologii za twórczą atmosferę, wsparcie i przyjaźń.

Dziękuję również Panu dr Zbigniewowi Cierechowi oraz Pani dr Magdalenie Suchorze za pomoc w pracach terenowych.

Szczególne podziękowania składam mojej Rodzinie. Rodzicom za nieustanne wsparcie w czasie studiów oraz nigdy niegasnącą wiarę we mnie. Bez Was nie byłabym w tym miejscu, w którym jestem teraz. Bratu za jego obecność w ciężkich chwilach. Przyjaciołom i znajomym za cenne rozmowy i słowa otuchy.

Pragnę również podziękować wszystkim, którzy swoją pomocą i życzliwością przyczynili się do powstania niniejszej pracy.

SPIS TREŚCI

1. WSTĘP	1
1.1. Ogólna charakterystyka <i>Characeae</i>	1
1.2. Rola roślinności ramienicowej w funkcjonowaniu jezior a czynniki ekologiczne wpływające na wzrost i rozwój roślin	2
1.3. Charakterystyka banku diaspor ramienic	8
1.4. Oospory jako źródło propagul w regeneracji roślinności ramienicowej... ..	11
1.5. Cele badań	13
2. TEREN BADAŃ	14
2.1. Ogólna charakterystyka Pojezierza Łęczyńsko-Włodawskiego.....	14
2.2. Wybór stanowisk badawczych.....	16
2.3. Charakterystyka stanowisk badawczych	17
3. MATERIAŁY I METODY	21
3.1. Etap terenowy	21
3.1.1. Pobranie plech oraz osadów dennych.....	21
3.1.2. Pobranie plech do identyfikacji taksonomicznej oraz pomiarów biometrycznych oospor	22
3.2. Etap laboratoryjny	23
3.2.1. Kiełkowanie diaspor w warunkach zewnętrznych (Eksperyment I)	23
3.2.2. Kiełkowanie diaspor w komorach wegetacyjnych	24
3.2.2.1. Badanie wpływu przesuszenia plech ramienicy kolczastej <i>Chara intermedia</i> na cechy morfologiczne, stopień dojrzałości i zdolność kiełkowania oospor (Eksperyment II)	24
3.2.2.2. Badanie wpływu mrożenia oospor na dynamikę oraz zdolność kiełkowania ramienicy kolczastej <i>Chara intermedia</i> w warunkach świetlnych (Eksperyment III)	24
3.2.2.3. Badanie wpływu mrożenia oospor na zdolność kiełkowania ramienicy kolczastej <i>Chara intermedia</i> w warunkach ograniczonego dostępu światła (Eksperyment IV)	25
3.2.2.4. Badanie wpływu mrożenia oospor na zdolność kiełkowania ramienicy kolczastej <i>Chara intermedia</i> w ciemności (Eksperyment V)	25
3.3. Przygotowanie materiału do eksperymentów III-V przeprowadzonych w komorach fitotronowych	26
3.4. Analiza materiału badawczego	27

3.4.1. Ocena i klasyfikacja diaspor	27
3.5. Metody mikroskopowe	28
3.5.1. Identyfikacja diaspor z wykorzystaniem mikroskopii świetlnej	28
3.5.2. Przygotowanie materiału do obserwacji i wykonania fotografii z wykorzystaniem skaningowej mikroskopii elektronowej.....	28
3.6. Nazewnictwo roślin oraz identyfikacja diaspor	29
3.7. Analizy statystyczne.....	29
4. WYNIKI	30
4.1. Charakterystyka badanych gatunków ramienic oraz ich oospor	30
4.2. Roślinność oraz właściwości fizykochemiczne wód i osadów badanych zbiorników wodnych w miejscu pobierania rdzeni osadów.....	34
4.3. Pionowe zróżnicowanie banku diaspor w osadach dennych.....	36
4.4. Historia roślinności a kształtowanie się podwodnego banku diaspor oraz zdolność kiełkowania oospor <i>Lychnothamnus barbatus</i>	46
4.5. Wpływ głębokości występowania roślinności w jeziorze Rogóźno na kształtowanie się podwodnego banku oospor <i>Lychnothamnus barbatus</i> ...	52
4.6. Wpływ przesuszenia plech ramienicy kolczastej <i>Chara intermedia</i> na cechy morfologiczne, stopień dojrzałości oraz dynamikę i zdolność kiełkowania oospor (Eksperyment II)	55
4.7. Wpływ mrożenia oospor ramienicy kolczastej <i>Chara intermedia</i> pobranych z plech i osadów dennych na dynamikę kiełkowania (Eksperyment III).....	58
4.8. Wpływ mrożenia oospor ramienicy kolczastej <i>Chara. intermedia</i> pobranych z plech i osadów dennych na zdolność kiełkowania w warunkach świetlnych (Eksperyment III)	64
4.8.1. Zdolność kiełkowania oospor przechowywanych w określonych warunkach temperatury i czasu.....	64
4.8.2. Wpływ temperatury mrożenia na zdolność kiełkowania oospor	65
4.8.3. Wpływ czasu przechowywania oospor w określonych warunkach temperatury na ich zdolność kiełkowania.....	66
4.9. Wpływ mrożenia oospor ramienicy kolczastej <i>Chara. intermedia</i> pobranych z plech i z osadów dennych na zdolność kiełkowania w warunkach ograniczonego dostępu światła (Po 17 miesiącach trwania eksperymentu IV)	66

4.9.1. Zdolność kiełkowania oospor przechowywanych w określonych warunkach temperatury i czasu.....	66
4.9.2. Wpływ temperatury mrożenia na zdolność kiełkowania oospor	68
4.9.3. Wpływ czasu przechowywania oospor w określonych warunkach temperatury na ich zdolność kiełkowania.....	68
4.10. Wpływ mrożenia oospor ramienicy kolczastej <i>Chara intermedia</i> pobranych z plech i z osadów dennych na zdolność kiełkowania w warunkach ciemności (Po 17 miesiącach trwania eksperymentu V)	69
4.10.1. Zdolność kiełkowania oospor przechowywanych w określonych warunkach temperatury i czasu.....	69
4.10.2. Wpływ temperatury mrożenia na zdolność kiełkowania oospor	70
4.10.3. Wpływ czasu przechowywania oospor w określonych warunkach temperatury na ich zdolność kiełkowania.....	71
4.11. Wpływ zróżnicowanych warunków świetlnych na zdolność kiełkowania oospor pobranych z roślin i osadów dennych ramienicy kolczastej <i>Chara intermedia</i> (Po 17 miesiącach trwania eksperymentów IV i V)	72
4.11.1. Wpływ warunków świetlnych na zdolność kiełkowania oospor pobranych z roślin ramienicy kolczastej <i>Chara intermedia</i>	72
4.11.2. Wpływ warunków świetlnych na zdolność kiełkowania oospor pobranych z osadów dennych ramienicy kolczastej <i>Chara intermedia</i>	73
5. DYSKUSJA	75
5.1. Zmienność morfologiczna oospor badanych gatunków ramienic w świetle danych literaturowych	75
5.2. Pionowe zróżnicowanie banku diaspor.....	78
5.3. Wpływ roślinności wodnej oraz głębokości jej występowania na kształtowanie podwodnego banku diaspor i zdolność kiełkowania oospor <i>Lychnothamnus barbatus</i> oraz perspektywa regeneracji roślinności.....	81
5.4. Przesuszenie plech <i>Chara intermedia</i> a cechy morfologiczne, stopień dojrzałości i zdolność kiełkowania oospor.....	86
5.5. Wpływ temperatury oraz światła na dynamikę oraz zdolność kiełkowania oospor <i>Chara intermedia</i>	88
6. PODSUMOWANIE I WNIOSKI.....	91
7. ABSTRACT	93
8. LITERATURA	95

1. WSTĘP

1.1. Ogólna charakterystyka *Characeae*

Ramienice (*Characeae*, rząd *Charales*) to wodne autotroficzne makroglony (Dąmbska 1964, Pełechaty i Pukacz 2008, Urbaniak i Gąbka 2014), które wykazują określony schemat budowy – posiadają nibyłodygę, zróżnicowaną na międzywęzła i węzły, z których wyrastają okółki nibyliści z nibylistkami. Do podłoża przytwierdzone są chwytnikami (Dąmbska 1964, Haas 1994). Na terenie Polski zanotowano dotąd 34 gatunki. Dwa z nich zostały, niestety, uznane za wymarłe (Pełechaty i Pukacz 2008). Należą one do 5 rodzajów: *Chara*, *Nitella*, *Nitellopsis*, *Lychnothamnus* i *Tolypella* (Dąmbska 1964, Pełechaty i Pukacz 2008). Uważa się, że te hydromakrofity są wczesnymi kolonizatorami zbiorników wodnych (Dąmbska 1964, Van den Berg 1999, Kufel i Kufel 2002). Występują w różnych typach wód na wszystkich kontynentach z wyjątkiem Antarktydy, najczęściej jednak w zbiornikach wody słodkiej – jeziorach, stawach, torfiankach. Organizmy te znacznie rzadziej pojawiają się w wodach płynących, a specyficzne gatunki zasiedlają także wody słonawe i słone (Dąmbska 1964, Coops 2002, Pełechaty i Pukacz 2008). W jeziorach o wyższej trofii makroglony te, o ile występują, tworzą najczęściej niewielkie płyty lub kępy ulokowane w strefie pływicznej, bądź wchodzi w skład innych zbiorowisk roślinnych zasiedlających litoral. Te makroskopowe glony mogą porastać dno nawet całego zbiornika tworząc tzw. łąki ramienicowe (Owsianny i Gąbka 2007). Pomimo szerokiego rozprzestrzenienia i zdolności do zasiedlania różnorodnych środowisk, w wielu ekosystemach obserwowane jest zjawisko zanikania łąk ramienicowych, co znalazło swoje odzwierciedlenie w objęciu wielu gatunków ochroną czy przyznaniu im statusu gatunków rzadkich. Większość krajowych gatunków ramienic umieszczono na „Liście glonów zagrożonych w Polsce” (Siemińska i in. 2006) oraz objęto ochroną gatunkową. Jeziora ramienicowe są siedliskiem podlegającym ochronie w ramach sieci Natura 2000 jako siedlisko 3140 – twarłowodne oligo- i mezotroficzne zbiorniki wodne z podwodnymi łąkami ramienic *Characeae* (Pełechaty 2006). Warto zaznaczyć, że obecność makrofitów jest powszechnie uznanym kryterium klasyfikowania i oceny jezior, czego dowodem są stosowne zapisy w Europejskiej Ramowej Dyrektywie Wodnej (dyrektywa 2000/60/WE Parlamentu Europejskiego z dn. 23 października 2000 roku) oraz w innych dokumentach i postanowieniach, dotyczących ochrony i

racjonalnego użytkowania zasobów przyrody, przyjętych m.in. przez Międzynarodową Unię Ochrony Przyrody, a także Konwencję Ramsarską, które Polska ratyfikowała i realizuje.

1.2. Rola roślinności ramienicowej w funkcjonowaniu jezior a czynniki ekologiczne wpływające na wzrost i rozwój roślin

Poświęcenie uwagi ramienicom jest niezmiernie ważne, ze względu na istotną rolę jaką odgrywają w funkcjonowaniu ekosystemów wodnych (Krause 1981). Wiążą biogeny, stabilizują osady, przyczyniają się do występowania tzw. stanu czystowodnego (Krause 1981, Van den Berg i in. 1998b, Kufel i Kufel 2002, Van Donk i Van de Bund 2002, Casanova i in. 2003a,b). Podczas fotosyntezy rośliny te zużywają dwutlenek węgla z jonów dwuwęglanowych w wyniku czego wytrąca się węglan wapnia w formie tzw. inkrustacji kalcytowej na powierzchni plech oraz osadu dennego powodując odwapnienie wód oraz zwiększenie zawartości wapnia i węglanów w osadzie. Ważnym elementem towarzyszącym temu zjawisku jest współstrącenie fosforu mineralnego, przez co staje się on niedostępny biologicznie dla organizmów takich jak sinice i glony planktonowe, które są odpowiedzialne za zakwity wód (Murphy i in. 1983, Pełechaty i Pukacz 2008, Messyasz i in. 2014). Obecność węglanu wapnia na powierzchni plech ramienic bywa wyczuwalna w dotyku; im więcej krzysztalów tym bardziej szorstka roślina (Królikowska 1997, Messyasz i in. 2010). Inkrustacje węglanu wapnia na powierzchni plech mogą stanowić od ok. 43% u *Chara virgata* do ponad 76% u *Chara filiformis* suchej masy charofitów (Kufel i in. 2013), a jego udział wzrasta wraz z wiekiem glonów (Siong i Asaeda 2009). Oprócz powyższych możliwych mechanizmów środowiskotwórczej roli ramienic w ekosystemie wodnym, ograniczają one nadmierny rozwój fitoplanktonu, spełniają rolę pułapki dla biogenów, są kryjówką dla zooplanktonu przed rybami planktonożernymi (Pełechaty i Pukacz 2008, Pełechaty i Pronin 2015). Ponadto makrofity te biorą udział w tworzeniu nisz ekologicznych dla organizmów osiadłych, są siedliskiem dla peryfitonu, miejscem tarła dla ryb i pokarmem dla wielu hydrobiontów, takich jak ryby (Lake i in. 2002), raki (Cirujano i in. 2004), ślimaki (Baker i in. 2010), ptactwo wodne (Noordhuis i in. 2002, Schmieder i in. 2006).

Zanikanie ramienic ma związek z ich wrażliwością na proces użyźniania wód oraz inne typy przekształcania ekosystemów wodnych (Blindow 1992, Van den Berg i in. 1998b, Van den Berg i in. 1999, Egertson 2004, Hilt i in. 2006, Penning i in. 2008, Sayer i in. 2010, Han i Cui 2016). Nadmierna eutrofizacja prowadzi do ograniczenia rozwoju roślinności makrofitowej, licznie występują zakwity glonów na skutek wzrostu poziomu pierwiastków biogennych. W efekcie makrofity są wypierane przez nitkowate formy fitoplanktonu (Ozimek i Kowalczewski 1984, Kowalczewski i Ozimek 1993, Blindow i in. 2002, Hautier i in. 2009). Bardzo duże znaczenie ma także sposób zagospodarowania zlewni jezior (Bajkiewicz-Grabowska 1987, 1990). Nadmiar materii organicznej pochodzenia allo- lub autochtonicznego intensyfikuje eutrofizację, bowiem na skutek jej mineralizacji następuje uwalnianie mineralnych form substancji biogennych (Kajak 1979, Lossow i Więclawski 1991). Wycofywanie się ramienic z powodu pogorszenia się warunków świetlnych jest dobrym wskaźnikiem niepożądanych zmian. Dlatego organizmy te powszechnie uznawane są za bioindykatory warunków oligo- do słaboeutroficznych, a ich zanik towarzyszy spadkowi przezroczystości wody (Pełechaty i Pukacz 2008).

Kolejnym, oprócz eutrofizacji, problemem dotyczącym ekosystemów wodnych jest wzrost zabarwienia wód, za które w przeważającym stopniu odpowiadają docierające ze zlewni rozpuszczone substancje humusowe (Roulet i Moore 2006, Solomon i in. 2015). Poprzez pogorszenie warunków świetlnych, ograniczają one wzrost zanurzonej roślinności wodnej, w tym ramienic (Kufel i Kufel 2002, Gałka i Bociąg 2006, Szejma 2006). W wielu jeziorach obserwowana jest zmienność dopływu substancji humusowych ze zlewni w kolejnych latach, a zależy ona od czynników klimatycznych, takich jak opady i temperatura oraz wymiany wody czy przesuszenia ściółki leśnej lub torfowisk (Curtis 1997). Jak zaznaczają Ejankowski i Lenard (2015), zmiana warunków klimatycznych, a szczególnie wzrost sumy opadów intensyfikuje transport wody zawierającej kwasy humusowe ze zlewni do jeziora, co może wpływać na fizykochemiczne parametry wody, a następnie na rozwój roślinności makrofitowej oraz fitoplanktonu. Spadek przewodnictwa elektrolitycznego wody i zwiększenie jej barwy skorelowane z rozpuszczoną materią organiczną, doprowadzają do wypierania charofitów (np. *Lychnothamnus barbatus*) i zastąpienia ich przez

rośliny naczyniowe (np. *Myriophyllum spicatum*) oraz mszaki (np. *Fontinalis antipyretica*) (Ejankowski i Lenard 2015). Zmiany klimatu w strefie umiarkowanej przejawiają się m.in. dużą zmiennością warunków pogodowych z roku na rok, co sprawia, że w niektórych latach barwa wody może być wysoka uniemożliwiająca tym samym rozwój ramienic, zaś w kolejnych mniejszy dopływ substancji humusowych może nie wpływać na pogorszenie warunków świetlnych (Pęczuła 2015).

Światło jest bardzo ważnym czynnikiem limitującym wzrost i reprodukcję charofitów (Corillion 1975, Sokol i Stross 1992, De Winton i in. 2004) oraz niezbędnym do inicjacji kiełkowania uśpionych oospor (Stross 1989, De Winton i in. 2004). Jego natężenie wpływa na wzrost i morfologię plech ramienic oraz ich inkrustację (Dąmbska 1964, Schwarz i in. 1996, Wang i in. 2008). W związku z tym ramienice w różny sposób przystosowały się do intensywności światła (Wang i in. 2008), która ściśle związana jest z głębokością wody (García i Chivas 2006). W czystowodnych jeziorach w których penetracja światła jest duża, mogą one występować na głębokości 40 m, np. *Nitella opaca*, a nawet i głębiej (Beauchamp i in. 1992). Wskazuje to na naturalne przystosowanie ramienic do zacienienia, dzięki gamie barwników związanych z aparatem fotosyntetycznym (Schagerl i Pichler 2000). Ponadto, zauważono stosunkowo obfite zagęszczenie oospor *Tolypella* i *Lamprothamnium* w miejscach o dużym nasłonecznieniu (Corillion 1975), podczas gdy *Chara fragilis* wymagała rozproszonego oświetlenia i „stosunkowo długiego dziennego okresu światła” (12 godzin), aby produkować płodne oospory (Karling 1924). Występowanie roślinności ramienicowej w bardzo płytkich zbiornikach wodnych z wysoką intensywnością światła prowadzi do powstania plech z krótkimi międzywęzłami, podczas gdy w głębokich czystowodnych jeziorach, gdzie natężenie światła jest stosunkowo niższe plechy są bardziej rozgałęzione (Wang i in. 2008). Należy jednak podkreślić, że na architekturę ramienic w zróżnicowanych warunkach świetlnych zwrócili uwagę jeszcze w 1965 roku Forsberg (1965) oraz Wood i Imahori (1965). Dotychczasowe piśmiennictwo wskazuje, że na przełamanie stanu spoczynku oospor oraz ich kiełkowanie wpływa pozytywnie nie tylko światło białe (Stross 1989, Kalin i Smith 2007, Wang i in. 2008), ale także czerwone (Sokol i Stross 1992, Sederias i Colman 2007), natomiast światło o długości fali odpowiadającej dalekiej podczerwieni ma oddziaływanie hamujące

(Sokol i Stross 1992). Stwierdzono również, że bardzo krótkie działanie impulsów świetlnych jest wystarczające do inicjacji procesu kiełkowania, a światło o zbyt dużym natężeniu może je hamować (Takatori i Imahori 1971, Sokol i Stross 1986). Zatem nie tylko intensywność promieniowania, ale również długość fali światła oraz czas decydują o kiełkowaniu i tempie rozwoju ramienic (Van den Berg i in. 1998a, De Winton i in. 2004). W literaturze można znaleźć różne, często sprzeczne informacje dotyczące wpływu warunków świetlnych na zdolność kiełkowania oospor. De Winton i in. (2004) odnotowali, że światło w przedziale od 0,001 do 74 $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ nie wpływa w sposób istotny na kiełkowanie oospor *Chara globularis* i *Chara australis*, natomiast jest ono niezbędne do zwiększenia biomasy roślin. W przypadku *Chara aspera* ekspozycja oospor na światło miała również negatywny wpływ na ich zdolność kiełkowania (Van den Berg 1999, Van den Berg i in. 2001). Jak zaznaczyli autorzy, negatywna reakcja na działanie światła mogła wynikać z wysokiej wartości potencjału redoks w górnej warstwie osadu. Z kolei kiełkowanie oospor w warunkach ciemności jest możliwe (Carr i Ross 1963, Forsberg 1965, Proctor 1967, Takatori i Imahori 1971, Sokol i Stross 1986, Stross 1989), ale warunki świetlne są niezbędne do wzrostu młodych osobników (De Winton i in. 2004). Światło z pewnością jest głównym czynnikiem wzrostu i rozwoju charofitów (Spence 1982, Andrews i in. 1984, Stross i in. 1988, 1995), a jego brak może stanowić istotną przeszkodę w regeneracji roślinności po zaburzeniu (Schwarz i in. 1999).

Temperatura wody czy osadu ma istotny wpływ na rośliny wodne, wpływając na ich fizjologię, w tym na stan spoczynku i kiełkowanie diaspor oraz tempo wzrostu (Hutchinson 1975, Spencer i in. 2000). W strefie klimatu umiarkowanego *Characeae* występują w wodach o temp. od ok. 12°C do 26°C, podczas gdy w obszarach tropikalnych mogą one przetrwać w temp. powyżej 30°C (Corillion 1975). Jak wynika z badań García (1994), *Chara contraria*, *Chara vulgaris* i *Ch. globularis* żyją w szerokim zakresie geograficznym oraz głębokości wody (0,2-30 m), dzięki czemu znoszą wahania temperatury, a *Ch. globularis* i *Ch. contraria* mogą tolerować temperatury ujemne. Ogólnie wiadomo, że przesuszenie oraz przechowywanie oospor w niskiej bądź wysokiej temperaturze są podstawowymi bodźcami przełamania spoczynku oraz indukcji kiełkowania diaspor charofitów i zależą one od regionu geograficznego w którym występują

(Casanova i Brock 1996, De Winton i in. 2004). W wyniku serii eksperymentów stwierdzono, że spoczynek oospor gatunków strefy umiarkowanej może być przełamany przez stratyfikację chłodną w temperaturze 4°C (Casanova i Brock 1996, Van den Berg i in. 2001, Riddin i Adams 2009), podczas gdy gatunki tropikalne, takie jak *Chara zeylanica*, potrzebują wyższej temperatury (Stross 1989). Z kolei temperatura przekraczająca 22°C wydaje się szkodliwą dla kiełkowania oospor *Chara gymnopitys* (Carr i Ross 1963). Aby przetrwać zimę rośliny muszą się zaaklimatyzować poprzez regulację reakcji biochemicznych i procesów molekularnych (Lind i in. 2014). Pomimo, że niektóre gatunki ramienic są zimotrwałe (Dąbska 1964), nadal jest brak danych literaturowych dotyczących mechanizmów pozwalających im na przetrwanie zimy lub zachowanie zdolności kiełkowania oospor przetrzymywanych w ujemnych temperaturach. Jak podali Casanova i Brock (1996) przechowywanie oospor w temperaturze -15°C całkowicie hamuje proces kiełkowania. Susza jest głównym naturalnym czynnikiem ograniczającym wzrost i rozwój roślin. Nieprzewidywalna częstotliwość i czas jej trwania powoduje, że w zbiornikach okresowych Australii charofity produkują dużą liczbę uśpionych i odpornych na suszę oospor (Casanova i Brock 1990).

Generalnie przyjmuje się, że ramienice zasiedlają wodę o zasadowym odczynie. Niektóre gatunki z rodzaju *Nitella* (*Nitella gracillis*) zdecydowanie preferują wodę kwaśną (pH=5-6), chociaż inne kryniczniki, jak *Nitella mucronata*, tolerują wodę o znacząco wyższym odczynie (Moore 1986, García 1999, Pełechaty i Pukacz 2008). Zasolenie wód również ma wpływ na występowanie ramienic. Niektóre gatunki charofitów są odporne na szeroki zakres zasolenia, tzw. euryhalobionty (Dąbska i Karpiński 1954), które są zdolne do zmiany składu jonowego przez zwiększenie stężeń sacharozy (Winter i Kirst 1992). Daje im to możliwość kontrolowania wewnętrznego ciśnienia osmotycznego. Jest to ich wyjątkowa fizjologiczna adaptacja, której brakuje innym makrofitom wodnym (Winter i in. 1987). *Ch. aspera* należy do ramienic, które w zróżnicowanych warunkach zasolenia tworzy odmienne ekotypy. Występując w wodach słodkich, bogatych w wapń, a także w wodach zasolonych do 15 PSU (ang. denoting practical salinity unit), charakteryzuje się największą tolerancją na zasolenie wśród charofitów (Blindow 2000). W eksperymentach opisanych przez Blindow i in. (2003) różnice ekofizjologiczne między osobnikami *Ch. aspera* pochodzącymi z

wody słodkiej i słonawej spowodowane były prawdopodobnie zróżnicowaniem genetycznym między populacjami. Odmienne ekotypy zanotowano także w przypadku *Chara tomentosa*, która również może występować w wodach o szerokim zakresie zawartości chlorku sodu (Ritzl 2000). Rojo i in. (2017) badając wpływ zasolenia i temperatury wody na rozwój kilku gatunków *Chara*, wskazywali na specyficzną reakcję gatunkową, w przypadku kiedy to dwa czynniki stresowe oddziałują razem. Podwyższenie temperatury wody (od 23°C do 27°C), czy zwiększenie stężenia zasolenia (od 0,4 PSU do 4,0 PSU) decydowało o tempie wzrostu plech *Ch. aspera*. Autorzy nie stwierdzili jednak istotnych różnic między interakcją wyżej wspomnianych czynników. Często wzrost zasolenia jest czynnikiem limitującym występowanie ramienic (Puche i Rodrigo 2015) poprzez ograniczenie produkcji oospor (Bonis i in. 1993, Winter i in. 1996, Soulié-Märsche 2008) bądź też wpływa na ich morfologię (Soulié-Märsche 1991).

Oprócz wyżej wspomnianych czynników mających wpływ na wzrost i rozwój ramienic, ta grupa organizmów zasiedlających strefę litoralu jest szczególnie wrażliwa na zmiany poziomu wód (Rørslett 1989, Hellsten 1997, 2000, 2001, Hellsten i Mjelde 2009, Keto i in. 2006). Mogą one zmieniać zachowanie reprodukcyjne, które jest wyrazem dostosowania się do fluktuacji poziomu wody, a pojawienie się organów rozmnażania płciowego i dojrzewanie diaspor są stymulowane bardzo często w wyniku jego obniżenia (Casanova 1994, Casanova i Brock 1999a). O występowaniu fenotypowej plastyczności ramienic w swych pracach pisze wielu badaczy (Asaeda i in. 2007, Blindow i Schütte 2007, Schneider i in. 2015, Wang i in. 2015), jednak nie wiadomo dlaczego jedno siedlisko jest bardziej przez nie preferowane niż inne. Cykl życiowy może być ważniejszym czynnikiem determinującym sposób rozmnażania tych makroglonów, aniżeli ich powinowactwo filogenetyczne (Casanova 1994). Gatunki wieloletnich (np. *Ch. australis*) i jednorocznych ramienic (np. *Nitella sonderi*) cechują się różną strategią rozwoju w warunkach zmiany poziomu wody (Casanova 1994). Pierwszy takson rozmnaża się wiosną poprzez bulwki i fragmenty plech z węzłami, kiedy to występuje wyższy poziom wód, natomiast rozmnażanie płciowe jest stymulowane, gdy poziom wody opada, podczas gdy drugi – bez wyraźnych preferencji toleruje wahanie poziomu wód (Casanova 1994). Z kolei jednoroczny gatunek *Chara muelleri* przeznaczająca większą część swojej energii na propagację generatywną,

aniżeli wegetatywną (Casanova i Brock 1999b). Obniżenie poziomu wód okazuje się kluczowym sygnałem środowiskowym do tworzenia diaspor przed nadejściem suszy, przy tym skracając okres wegetacyjny (Casanova 1994). Jak wynika z prac holenderskich badaczy, obniżenie poziomu wód lub całkowite wysychanie jezior może być czynnikiem stymulującym rozwój roślinności makrofitowej (Van Geest i in. 2005, 2007).

Na zmianę architektury i wzrost makrofitów oraz alokację biomasy wpływa falowanie i prędkość przepływu wody (Dawson 1988, Vermaat i in. 2000, Vestergaard i Sand-Jensen 2000). Wykazali to Szmeja i Gałka (2008) na przykładzie dwóch gatunków ramienic *Ch. fragilis* i *Ch. delicatula*. W wodzie płynącej *Ch. fragilis* rosła horyzontalnie, mocno przytwierdzona do podłoża, natomiast pionowo w wodzie stojącej. Z kolei falowanie wody skutkowało zwiększeniem alokacji biomasy do zakotwiczenia u *Ch. delicatula*, co przejawiało się tym, że cała masa rośliny pełniła rolę kotwicy uniemożliwiając wyrwanie jej z podłoża w odróżnieniu do plech tego gatunku znajdujących się w spokojnej zatoce.

Jednak nie u wszystkich roślin wodnych falowanie powoduje zmiany tego typu. U gatunków z rodzaju *Ranunculus* przepływ wody może sprzyjać zarówno ekspansji jak i recesji populacji (Chambers i in. 1991). Ponadto, w przypadku jednego gatunku (*Berula erecta*) wielkość ramet może być zmniejszona w gradiencie przepływu, podczas gdy u innego (*Mentha aquatica*) wartość tej cechy wzrasta (Puijalon i in. 2005). Rośliny o liściach pływających (*Potamogeton pectinatus*, *P. perfoliatus*) pod względem odporności na siły hydrodynamiczne są bardziej wytrzymałe niż charofity (Szmeja i Gałka 2008), co wynika z obecności tkanki wzmacniającej, nadającej rdestnicom odporność na prądy wody i uszkodzenia mechaniczne w wodzie (Bociąg i in. 2009).

1.3. Charakterystyka banku diaspor ramienic

Zasobność banku diaspor zależy z jednej strony od dopływu nasion do gleby, czyli od deszczu nasion, z drugiej od ich ubytków z gleby. Deszcz nasion jest sumą nasion wyprodukowanych w obrębie danej populacji oraz diaspor przeniesionych spoza jej granic (Falińska i in. 1994). W ekosystemach wodnych rozprzestrzenianie oospor ramienic często odbywa się z udziałem zwierząt

wodnych (Noordhuis i in. 2002, Kotta i in. 2004, Schmieder i in. 2006). Ich żerowanie powoduje straty w puli diaspor docierającej do osadów i ma wpływ zarówno na zasilanie jak i na ubytki z banku oospor. Wpływ bezpośredni to zjadanie oospor, natomiast pośredni polega na zmniejszeniu roślinnej produkcji netto – zjadaniu plech, czego efektem jest zmniejszona produkcja diaspor (De Winton i in. 2002, Cirujano i in. 2004, Dugdale i in. 2006, Baker i in. 2010).

Możliwość przeniesienia diaspor w głąb gleby jest skorelowana z ich rozmiarami (Peart 1984). Nasiona o małych rozmiarach i kulistym kształcie łatwiej do niej wnikają, zmniejsza to ryzyko, że zostaną zjedzone przez zwierzęta, co z kolei zwiększa szanse na kształtowanie długotrwałego banku nasion (Hulme 1998). Zdaniem wielu badaczy, drobne oospory ramienic (Corillion 1957), zachowują się podobnie w osadach, a ich liczba zazwyczaj maleje wraz z głębokością (Bonis i Lepert 1994, Dugdale i in. 2001, Gleason i in. 2002), podczas gdy wiek diaspor generalnie rośnie. Ponadto warto zaznaczyć, że zagęszczenie oospor zdeponowanych w osadach limnicznych zależy z jednej strony od tempa sedymentacji materii organicznej, a z innej – od aktywności zwierząt wodnych (Bonis i Lepart 1994, Bonis i Grillas 2002). Zagęszczenie diaspor w osadach dennych jest efektem deszczu oospor, opóźnionej zdolności kiełkowania oraz ich śmierci (Bonis i Grillas 2002, Espinar i Clemente 2007). Oospory występują najczęściej w powierzchniowej 0-4 cm warstwie osadu (Grillas i in. 1993, Bonis i Lepart 1994), a ich liczebność w banku może się wahać od kilku do kilkudziesięciu tysięcy na metr kwadratowy (Bonis i Lepart 1994, Bonis i in. 1995). Bonis i in. (1995) stwierdzili przeciętnie od ok. 29 tys. do 417 tys. oospor/m² w górnej 0-5cm warstwie osadu. Wyniki te są podobne do badań (ok. 31 tys. oospor/m², warstwa 0-5 cm) przeprowadzonych przez Riddin i Adams (2009). Komuro i in. (2016) zanotowali od 0,05 do 1,09 oospor/g s. m. osadu. Taka liczba oospor okazała się o wiele niższa aniżeli w badaniach Davidson i in. (2005) oraz Rodrigo i in. (2010), gdzie przekraczała 30 oospor/g s. m. osadu (głębokość 16-18 cm). Acosta i in. (1999) wykazali istotną liniową korelację pomiędzy liczbą zdeponowanych w osadach oospor *Ch. contraria* a liczbą rosnących młodych osobników, podczas gdy Crillas i in. (1993) nie stwierdzili tej zależności, w przeciwieństwie do roślin wyższych w przypadku których taka korelacja okazała się istotna. Niektórzy badacze sugerują, że zagęszczenie oospor musi przekroczyć pewien poziom

(powyżej 10^4 m^{-2}), aby rozwinęły się zwarte łąki ramienicowe (Van den Berg i in. 2001).

Dojrzałe oospory opadają na dno zbiornika i teoretycznie mogą już kiełkować, jednak nie wszystkie z nich natychmiast kiełkują. Wynika to ze zdolności do wchodzenia w stan uśpienia, a w przypadku niekorzystnych warunków środowiskowych jest to mechanizm pozwalający im przetrwać wiele dekad (De Winton i in. 2000, Rodrigo i in. 2010, Stobe i in. 2014). Dotychczas fizjologiczny mechanizm przebiegu spoczynku oospor pobranych zarówno z roślin jak i z osadów dennych jest słabo poznany i oparty jedynie na porównaniach ich zdolności kiełkowania (Stross 1989, Sokol i Stross 1992, Sederias i Colman 2007). Forsberg (1965) stwierdził, że „świeże” oospory (ang. fresh oospores – wyprodukowane w danym okresie wegetacyjnym) najprawdopodobniej pozostają w pierwotnym spoczynku. Potwierdzają to inne badania (Proctor 1967, Takatori i Imahori 1971) z których wynika, że głębszy stan spoczynku wykazują oospory pobrane z roślin, aniżeli z osadów. Oospory pobrane z plech wymagają 60 dni stratyfikacji, co pozwala na zwiększenie udziału skiełkowanych (Sederias i Colman 2007), natomiast dla oospor pobranych z osadów wystarczy od dwóch tygodni do jednego miesiąca (Van den Berg i in. 2001, Kalin i Smith 2007). Poza warunkami środowiskowymi, takimi jak np. światło i temperatura o których wspomniano wyżej, na proces ustępowania spoczynku i kiełkowania oospor mają również czynniki wewnętrzne takie jak hormony roślinne – kwas giberelinowy i kwas abscysynowy (Stross 1989, Sokol i Stross 1992, Kalin i Smith 2007, Sederias i Colman 2007). Wyniki licznych prac wskazują na zróżnicowane kiełkowanie oospor mieszczące się w szerokim zakresie od 0% do 100% (Carr i Ross 1963, Forsberg 1965, Sabbatini i in. 1987, Stross 1989, Casanova i Brock 1990, Sokol i Stross 1992, Bonis i Lepart 1994, Acosta i in. 1999, Bonis i Grillas 2002, De Winton i in. 2004, Kalin i Smith 2007, Sederias i Colman 2007), co może wskazywać na specyficzne dla każdego gatunku wymagania dotyczące ustępowania spoczynku. Sederias i Colman (2007) wykazali, że średni procentowy udział skiełkowanych oospor *Ch. vulgaris* pobranych z osadów wynosił 40%, podczas gdy dla oospor pobranych z plech – 10%, co sugerowało różny poziom spoczynku (ang. secondary and primary dormancy). Jak podali autorzy, stan uśpienia oospor pierwszego typu został przerwany poprzez stratyfikację, a następnie ekspozycję ich

na światło czerwone bez lub z dodaniem kwasu giberelinowego GA₃, co umożliwiło skielkowanie ponad 73% oospor, podczas gdy oospory pobrane z roślin były mniej podatne (ponad 22% skielkowanych) na działanie takich bodźców. Z kolei kwas abscysynowy znacznie obniżał zdolność kielkowania oospor.

Jak wynika z przedstawionego przeglądu danych literaturowych oraz obserwacji własnych, roślinność ramienicowa pełni bardzo ważne funkcje w ekosystemach wodnych, ma duże znaczenie jako grupa bioindykatorów i może dostarczyć informacje o stanie środowiska wodnego. Z kolei bank oospor jest potencjalnym oraz jedynym źródłem regeneracji roślinności w środowisku zdegradowanym, gdzie ramienice wyginęły i nie ma możliwości reprodukcji wegetatywnej. Zatem odbudowa populacji tych makroglonów zależy od potencjału banku diaspor tj. liczby zgromadzonych oospor oraz żywotności i zdolności kielkowania.

1.4. Oospory jako źródło propagul w regeneracji roślinności ramienicowej

Zmiana warunków klimatycznych w ciągu ostatnich kilkudziesięciu lat oraz aktywna ingerencja człowieka, w tym negatywne efekty zabiegów melioracyjnych, intensywna gospodarka rybacka, nawożenie mineralne przyległych do jezior pól, niewątpliwie przyczyniły się do eutrofizacji zbiorników wodnych (Blindow 1992, Ciecierska 2004, Chmielewski i in. 2005), co w wielu przypadkach wpłynęło na ich wypływanie i zarastanie, zanik roślinności ramienicowej, a także doprowadziło do zmian na poziomie krajobrazu. Kolonizacja ramienic i ich rozprzestrzenianie się zależy głównie od produkcji oospor oraz długotrwałego banku nasion (Bonis i Grillas, 2002), chociaż istotną rolę odgrywają także fragmenty pędów i bulwki. W sytuacji zaburzeń, zasoby diaspor, które są deponowane w osadach stanowią podstawę rekrutacji nowych osobników i odgrywają istotną rolę w regeneracji roślinności ramienicowej (Rodrigo i in. 2010, Xiao i in. 2010, Lu i in. 2012), która przyczynia się do poprawy warunków wodnych (Van den Berg i in. 2001). Ponadto, rekolonizacja makroglonów zależy od żywotności oospor, która się utrzymuje się przez długi okres czasu (De Winton i in. 2000, Bonis i Grillas 2002, Holzhausen i in. 2017). Wytwarzanie przez ramienice oospor w otocze wapiennej (np. *Chara intermedia*) lub bez jest cechą gatunkową (Haas 1994). Produkcja

generatywnych propagul zdolnych do kiełkowania: oospor bez otoczki wapiennej lub gyrogonitów – oospor w otoczce wapiennej, prawdopodobnie jest regulowana przez warunki ekologiczne, nie wiadomo jednak jakie i w jakim stopniu, co nadal pozostaje kwestią dyskusji (Soulié-Märsche i García 2015). Gyrogonity są ważnymi biomarkerami wykorzystywanymi do rekonstrukcji zmian klimatycznych, a także pomocne do zrozumienia bioróżnorodności i sukcesji ekologicznej, dlatego też wykorzystywane są w badaniach paleolimnologicznych (Soulié-Märsche 1991, Soulié-Märsche i in. 2010). Zwrócenie uwagi na problem zanikania ramienic jest niezmiernie ważny chociażby dlatego, że podwodny bank stanowi bardzo cenny rezerwuar diaspor makrofitów, często rzadkich w skali świata (np. *L. barbatus*). Zatem wyniki moich badań mogą dać odpowiedź dotyczącą nie tylko zdolności kiełkowania oospor badanych gatunków, w tym taksonu rzadkiego, ale także mogą pozwolić ocenić możliwości praktycznego wykorzystania osadów zawierających diasporę w działaniach z zakresu ochrony czynnej, które coraz częściej podejmowane są w Europie (Simons i in. 1992, 1994, Beltman i Allegrini 1997, Nishihiro i Washitani 2007, Simons i Allsopp 2007, Rodrigo i in. 2010).

W sytuacji zaniku ramienic w jeziorach z powodu złych warunków świetlnych lub innego typu niekorzystnych czynników, największą szansę na odbudowę populacji pokłada się w rozmnażaniu płciowym, a bardzo istotną rolę odgrywają zgromadzone w osadach oospory. W płytkich zbiornikach wodnych w okresie letnim, może dochodzić do przesuszenia fragmentów zbiorników wodnych, co czasowo pokrywa się z owocowaniem ramienic. W takich stresowych warunkach dojrzewanie oospor jest ograniczone i istnieje niebezpieczeństwo zahamowania wzrostu oraz rozwoju młodego pokolenia osobników, a nawet ich śmierci. Z kolei w okresie zimy w płytkich fragmentach litoralu, może dochodzić do przemrożenia roślinności wodnej i przybrzeżnej wraz z osadami. Przetrwanie ramienic w niesprzyjających warunkach środowiskowych w formie uśpionych oospor jest jedynym z mechanizmów gwarantujących trwałość populacji. Są one dobrze odizolowane od otoczenia i mogą przetrwać wiele lat, zachowując zdolność do kiełkowania (Simons i in. 1994, De Winton i in. 2000, Tanaka i in. 2003, Rodrigo i in. 2010). Skąpe są dane literaturowe dotyczące wpływu ograniczonego dostępu światła, przesuszenia czy też niskich temperatur na zdolność regeneracji charofitów. W związku z tym postanowiłam uzupełnić tę lukę badając reakcję

podwodnego banku oospor na przesuszenie, przemrożenie oraz zdolność regeneracji roślinności ramienicowej. Uzyskane wyniki badań poszerzą wiedzę na temat biologii i ekologii niektórych gatunków ramienic, odgrywających bardzo istotną rolę w funkcjonowaniu ekosystemów wodnych.

1.5. Cele badań

W niniejszej pracy podjęto próbę udokumentowania aktualnego stanu podwodnego banku diaspor jezior Moszne, Rogózno oraz Słone kształtowanego pod wpływem nasilającej się antropopresji, a także określenie roli banku oospor w regeneracji łąk ramienicowych.

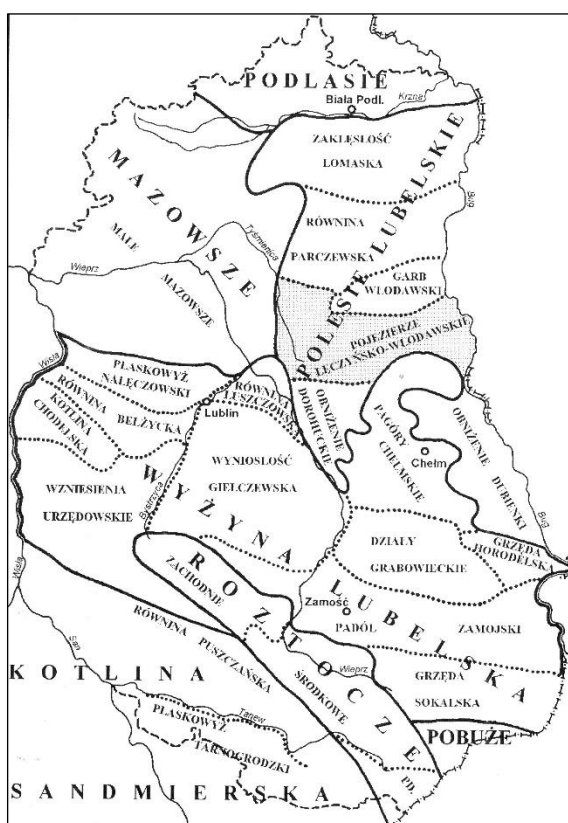
Celem badań było:

1. Scharakteryzowanie podwodnego banku nasion poszczególnych zbiorników wodnych różniących się pod względem trofizmu, historii roślinności oraz czynników będących przyczyną wyginięcia roślinności wodnej.
2. Określenie wpływu głębokości depozycji diaspor w osadach dennych na skład gatunkowy i strukturę podwodnego banku nasion.
3. Określenie wpływu głębokości depozycji oospor ramienic *Chara intermedia*, *Lychnothamnus barbatus* oraz *Chara vulgaris* w osadach dennych na zagęszczenie diaspor, ich żywotność oraz zdolność kiełkowania.
4. Wskazanie roli przemian roślinności w kształtowaniu się podwodnego banku diaspor *L. barbatus* oraz zdolności kiełkowania oospor.
5. Określenie wpływu głębokości występowania łąk ramienicowych z dominacją *L. barbatus* na zagęszczenie oospor, ich żywotność oraz zdolność kiełkowania.
6. Wskazanie perspektywy wykorzystania podwodnego banku diaspor zdeponowanego w osadach dennych do działań z zakresu ochrony czynnej, mających na celu przywrócenie roślinności wodnej, która stosunkowo niedawno wyginęła.
7. Określenie wpływu obniżenia poziomu wody w płytkim zbiorniku i w efekcie przesuszenia plech ramienic na cechy morfologiczne oospor *Ch. intermedia*, ich stopień dojrzałości i zdolność kiełkowania.
8. Określenie wpływu niskich temperatur, zróżnicowanych warunków świetlnych oraz czasu na dynamikę oraz zdolność kiełkowania diaspor *Ch. intermedia*.

2. TEREN BADAŃ

2.1. Ogólna charakterystyka Pojezierza Łęczyńsko-Włodawskiego

Według podziału Lubelszczyzny na krainy fizyczno-geograficzne, Pojezierze Łęczyńsko-Włodawskie jest subregionem Polesia Lubelskiego (Chałubińska i Wilgat 1954) i zajmuje fragment rozległej niziny Polesia (Ryc. 1). Na wschodzie granicę tego obszaru stanowi Bug, na południu Pagóry Chełmskie, na północy Garb Włodawski, a na zachodzie dolina Tyśmienicy. Tak więc teren o rozciągłości równoleżnikowej około 55 km i południkowej od 10 km w części środkowej do 29 km w części zachodniej, obejmuje 1168,5 km² (Harasimiuk i in. 1998).



Rycina 1. Położenie Pojezierza Łęczyńsko-Włodawskiego w granicach Polesia Lubelskiego (Chałubińska i Wilgat 1954)

Obszar Pojezierza Łęczyńsko-Włodawskiego charakteryzuje się niewielkim zróżnicowaniem wysokości bezwzględnych. Najniżej położona jest północno-zachodnia jego część – około 150 m n.p.m. Na pozostałym obszarze wysokości osiągają 175 m n.p.m. (Wilgat i in. 1991, Harasimiuk i in. 1998).

Na Pojezierzu Łęczyńsko-Włodawskim występuje 67 jezior o powierzchni powyżej 1 ha (Wilgat i in. 1991), powstałych na przełomie plejstocenu i holocenu wskutek degradacji wieloletniej zmarzliny ostatniego zlodowacenia (Wilgat 1963). Szczególne znaczenie w rozwoju mis jeziornych miały specyficzne warunki hydrogeologiczne obszaru, uwarunkowane zarówno tektoniką podłoża skalnego jak i złożoną ewolucją geologiczno-geomorfologiczną Pojezierza (Harasimiuk i Wojtanowicz 1998). Największą jeziornością odznacza się zachodnia i południowo-zachodnia część tego subregionu. Na tym obszarze można wyróżnić jeziora głębokie powyżej 25 m głębokości, powstałe wskutek termokrasu głębokiego (Piaseczno, Krasne, Rogóźno, Zagłębcze), bądź płytkie podlegające procesom krasowienia (Słone, Pniówno, Syczyńskie, Wereszczyńskie) lub takie, które związane z termokrasem płytkim – maksymalnie do kilkunastu metrów głębokości (Harasimiuk i in. 1998).

Płytko występujące wody podziemne i mała przepuszczalność podłoża przyczyniły się do powstania licznych torfowisk i bagień, stwarzając pozory bogactwa wodnego. W rzeczywistości jest to obszar dużych deficytów wody (Harasimiuk i in. 1998). Powolny odpływ wód, w tym w okresie roztopów, skłaniał ludność do kopania rowów. Gęsta ich sieć doprowadziła do osuszenia terenu. Ponadto budowa Kanału Wieprz-Krzna, który miał spełniać rolę nawadniającą, silnie skomplikował stosunki wodne tego regionu. Wpływ systemu Kanału generalnie przyczynił się do obniżenia zwierciadła wody, zaniku obszarów mokradeł stałych i okresowych, gwałtownego spadku udziału gatunków rzadkich.

Wprowadzenie węglanowych, bogatych w biogeny wód Wieprza wywołało znaczną eutrofizację oraz degradację niektórych jezior (Bialskie, Czarne Sosnowickie) i doprowadziło do zmniejszenia bioróżnorodności obszaru (Michalczyk i in. 1996). Wskutek obniżenia się poziomu lustra wody i eutrofizacji jeziora Brzeziczno, spadła liczebność populacji aldrowandy pęcherzykowatej. Całkowicie wyginęły takie gatunki roślin jak poryblin jeziorny w jeziorach Bialskim, Czarnym Sosnowickim, Łukcze i Piaseczno (Fijałkowski 1973, Wojciechowski i in. 1995), a także cenne gatunki torfowiskowe jak lipiennik Loesela, chamedafne północna (Chmielewski i Sielewicz 1994). Oddziaływanie rowów melioracyjnych w części północnej i południowo-wschodniej jeziora Rogóźno doprowadziło do wahania poziomu lustra wody i wzbogacenia w

substancji humusowe pochodzące z przyległych do zbiornika torfowisk. Procesowi temu towarzyszyły zmiany w przezroczystości wody, prowadzące do zaniku dość rzadkich gatunków ramienic takich jak *L. barbatus* i *Nitellopsis obtusa* (Ejankowski i Lenard 2015). Z kolei jezioro Słone znajduje się w granicach subregionu Pagóry Chełmskie, chociaż formalnie zaliczane jest do grupy jezior łączynsko-włodawskich (Wilgat 1954).

2.2. Wybór stanowisk badawczych

Przeprowadzona analiza danych literaturowych, map roślinności, zdjęć lotniczych i satelitarnych, danych klimatycznych, informacji uzyskanych od pracowników Poleskiego Parku Narodowego (PPN) oraz od naukowców prowadzących badania na stanowiskach wytypowanych w niniejszych badaniach, a także obserwacje własne w terenie, pozwoliły na określenie czasu i przyczyny wyginięcia roślinności ramienicowej w badanych jeziorach.

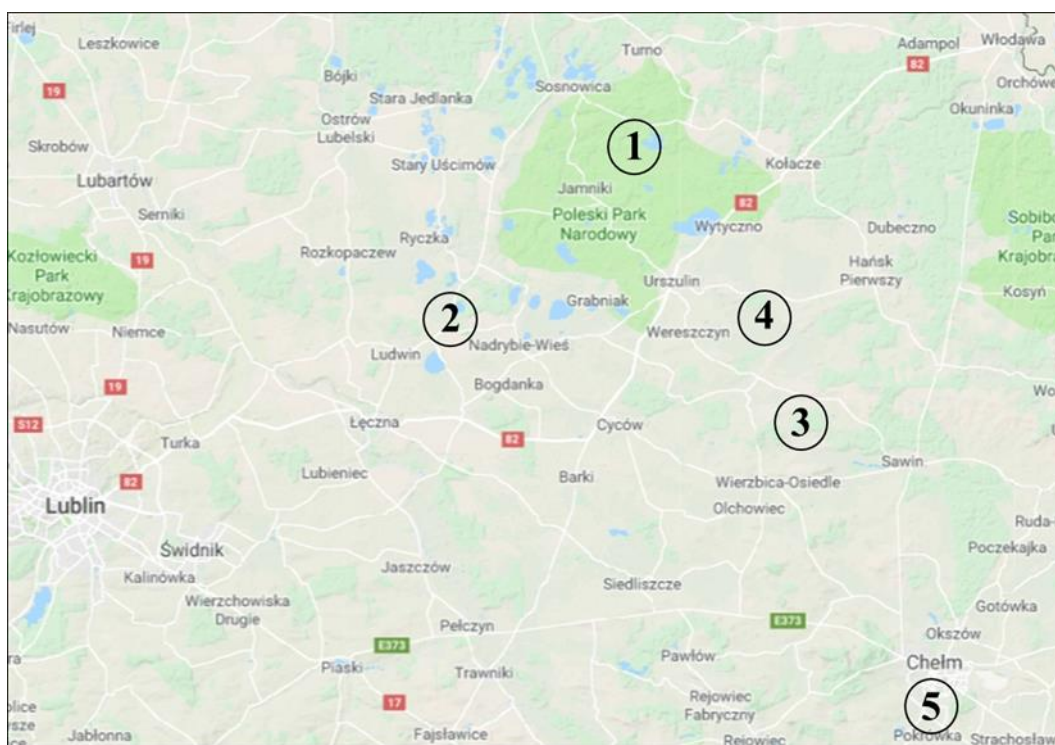
Do badań podwodnego banku diaspor roślinności wodnej oraz możliwości jej regeneracji, wytypowano trzy jeziora w których w ostatnich latach z różnych przyczyn uległa wyginięciu roślinność ramienicowa. W jeziorze Moszne zwarte płyty ramienicowe prawdopodobnie wiginęły wskutek przemarznięcia roślinności wodnej wraz z osadami limnicznymi w okresie zimy 1995/1996 (P. Sugier obserw. teren. 1996, Sugier 2001). W przypadku jeziora Rogózno był to czynnik związany z antropopresją, a mianowicie wzmożonym dopływem ze zlewni do jeziora substancji humusowych, które negatywnie wpłynęły na przezroczystość wody, a tym samym na dostęp światła dla makrofitów (Ejankowski i Lenard 2015). Z kolei niewielka powierzchnia jeziora Słone przy jednocześnie bardzo rozległej powierzchni zlewni, kwalifikuje je do obiektów o potencjalnie dużej wrażliwości na przemiany środowiska (Harasimiuk i in. 1998). W ostatniej dekadzie w tym zbiorniku stwierdzono wyginięcie zwartych podwodnych łąk ramienicowych, prawdopodobnie w wyniku dopływu do jeziora substancji humusowych (inf. ustna M. Suchora).

Ponadto na torfowisku w pobliżu miejscowości Strupin Łanowy wybrano reprezentatywne wyrobiska potorfowe. Od wielu lat obserwuje się tam działanie czynników stresowych powodujących przesuszanie wynurzonych plech ramienic w

wyniku obniżenia poziomu wód stosunkowo płytkich zbiorników w okresie lata oraz przemarzanie plech i osadów dennych w okresie zimy. Między innymi podczas badań własnych w lecie 2015 roku, wyjątkowa susza spowodowała obniżenie poziomu wód w torfiakach i w tym właśnie czasie obserwowano przesuszone plechy w stadium owocowania, a także przesuszone osady denne.

2.3. Charakterystyka stanowisk badawczych

Jezioro Moszne (51°45'78"N; 23°12'07"E) jest jednym z 4 jezior Poleskiego Parku Narodowego (PPN). Jest zbiornikiem płytkim o powierzchni 17,5 ha i głębokości maksymalnej około 1 m (Ryc. 2).



Rycina 2. Rozmieszenie stanowisk badawczych (źródło: www.google.ru/maps, zmienione); 1 – jezioro Moszne, 2 – jezioro Rogóźno, 3 – jezioro Słone, 4 – wyrobisko potorfowe (Sęków), 5 – wyrobisko potorfowe (Strupin Łanowy)

Należy do grupy jezior eutroficznych wyścielonych namułami organicznymi o miąższości do 10,5 m (Harasimiuk i in. 1998, Sender i in. 2017). Wokół zbiornika rozciąga się szeroki pierścień torfowiska, tzw. spleja. Jezioro jest zaliczane do ekosystemów stosunkowo najmniej przekształconych z racji tego, że jeszcze przed utworzeniem PPN było objęte ochroną w formie rezerwatu przyrody (Sugier i Różycki 2010). W roku 1995 dno całego zbiornika porastała zwarta łąka podwodna utworzona przede wszystkim przez *Ch. delicatula* w domieszce z *Ch.*

vulgaris oraz *Ceratophyllum demersum* i *Elodea canadensis* (Sugier i Popiołek 1998). Zbiorowisko *Ch. delicatula* pokrywające niemal całą powierzchnię zbiornika zostało zastąpione przez zwarte płyty zespołu *Myriophylletum spicati*. Temperatury panujące w zimie 1995/1996 były najniższe w 20-leciu, a pokrywa lodowa największych i najgłębszych jezior Polski północno-wschodniej wynosiła ponad 65 cm (Skowron 2003). Przyczyną nagłego wyginięcia masowo występującego gatunku ramienicy było prawdopodobnie przemarznięcie roślinności (Sugier 2001). Podobna sytuacja była notowana w płytkim litoralu innych jezior i w wyrobiskach potorfowych (Karczmarz 1980, Sugier 2014). W roku 2000 powierzchnia *Nymphaeetum candidae*, w części północno-zachodniej zmniejszyła się prawie o połowę, zanikły takie gatunki jak *E. canadensis*, *Stratiodes aloides*, *Ch. delicatula*, *Hydrocharis morsus-ranae*, natomiast w południowo-zachodniej części jeziora wykształcił się nie zarejestrowany w roku 1995 zespół *Potametum natantis* (Sugier 2001).

W latach 1952 i 2007 zlewnia jeziora Moszne o powierzchni 749,82 ha uległa znacznym zmianom. W 1952 roku w krajobrazie zlewni dominowały pola uprawne i torfowiska niskie z charakterystycznym układem śródtorfowiskowych rozlewisk. Lasy stanowiły 9,26% powierzchni zlewni. Po 40 latach zanikły śródtorfowiskowe rozlewiska, a roślinność charakterystyczna dla naturalnych torfowisk niskich i przejściowych zmniejszyła swoją powierzchnię o ponad 70%. W tym czasie na osuszczone torfowiska zaczęły wkraczać zbiorowiska leśne. W latach 1952 i 2007 w zlewni jeziora Moszne zanikło 183,91 ha turzycowisk i torfowisk, 123,86 ha śródtorfowiskowych rozlewisk oraz 47,42 ha zbiorowisk torfowiskowo-krzewinkowych. Powstały natomiast płyty lasu o powierzchni 406,78 ha, wzrosła powierzchnia łąk o 35,46 ha i zmniejszył się obszar pól uprawnych o 84,09 ha. W okresie 1952-1992 zmniejszyła się powierzchnia terenów zabudowanych spadła, natomiast w latach 1992-2007, mimo sprzeciwu przyrodników, nastąpiła faza rozwoju budownictwa letniskowego (Chmielewski i Chmielewski 2010).

Jezioro Rogóźno (51°37'67"N; 22°97'17"E) położone jest w zachodniej części Pojezierza Łęczyńsko-Włodawskiego (Ryc. 2). Zaliczane jest do zbiorników mezotroficznych o powierzchni 57 ha, z maksymalną głębokością 25,4 m (Harasimiuk i in. 1998). Roślinność tego jeziora oraz jej przemiany są

udokumentowane przez wielu badaczy (Fijałkowski 1959, Karczmarz 1965, 1967, 1980, Karczmarz i Malicki 1971, Ciecierska 2001, Sugier 2008, Pełechaty i in. 2009, Sugier i in. 2009, Ejankowski i Lenard 2015). W latach 60. zwarte łąki z dominacją *L. barbatus* występowały przede wszystkim w zachodniej części jeziora. Gatunkiem towarzyszącym była *N. obtusa*, w niektórych płatach występując pojedynczo. Sporadycznie rejestrowana była *Ch. globularis*, a z roślin naczyniowych – *M. spicatum* i *Phragmites australis* (Karczmarz i Malicki 1971).

Powierzchnia jak i skład gatunkowy roślinności wodnej i przybrzeżnej jeziora prawie nie uległy zmianie w latach 1999-2006. Roślinność szuwaru właściwego (*Phragmitetum australis*, *Eleocharitetum palustris*, *Typhetum angustifoliae*) i zbiorowisk turzycowych, w tym *Caricetum rostratae*, nie zmniejszyła swego udziału w fitolitoralu (Ciecierska 2001, Sugier 2008). Jednakże w roku 2006 nie zaobserwowano zbiorowiska *Nitelletum flexilis*, notowanego przez Ciecierską (2001), płaty *Ch. intermedia* występowały sporadycznie, natomiast zbiorowisko *Lychnothamnetum barbati* występowało masowo i było notowane od wielu lat (Karczmarz 1965, 1967, 1980, Karczmarz i Malicki 1971, Ciecierska 2001, Sugier 2008). W latach 2016-2017 zauważono sporadyczne występowanie plech *L. barbatus* (obserwacje własne).

W oparciu o dane literaturowe można stwierdzić o zmianach, które zaszły na poziomie krajobrazu w okresie 1936-2014. W roku 1936 zdecydowanie dominowały lasy i pola uprawne o powierzchni odpowiednio 193,56 ha i 334,12 ha. Łąki i bagna zajmowały podobną powierzchnię – ponad 50 ha (Grzywna i Sender 2017). Po 78 latach nastąpił wzrost powierzchni lasów o ok. 38% (73,36 ha), natomiast o ponad 18% (60,77 ha) zmniejszyła się powierzchnia pól uprawnych. Zmianom uległ także areal obszarów podmokłych, ponieważ wiele z nich przekształcono w łąki. Zmniejszyła się powierzchnia otwartego lustra wody (o ok. 2,01 ha), a powierzchnia terenów zabudowanych powiększyła się o 8,08 ha (Grzywna i Sender 2017).

Jezioro Słone (51°30'47"N; 23°36'55"E) jest małym eutroficznym zbiornikiem wodnym o powierzchni 3,35 ha z maksymalną głębokością 8,1 m (Harasimiuk i in. 1998). Położone jest w północnej części subregionu Pagóry Chełmskie (Ryc. 2). W świetle danych literaturowych dno całego zbiornika

porastała zwarta łąka ramienicowa (Fijałkowski 1959). W strefie przybrzeżnej notowano *Nuphar lutea* oraz *Myriophyllum verticillatum*.

Zespół *Caricetum davallianae* oraz *Poa-Festucetum* występował w części zachodniej i południowo-zachodniej przylegającego do jeziora torfowiska. Duży udział mietlicy białawej i zarośli łozowych stwierdzono w jego części południowej (Fijałkowski 1959). Obszar łąk i pastwisk wynosił 177,97 ha. Otwarta powierzchnia lustra wody oraz zlewnia jeziora o powierzchni 526,42 ha znajduje się w terenie intensywnie użytkowanym rolniczo (288,40 ha), powodując przyspieszenie procesu eutrofizacji (Harasimiuk i in. 1998).

Wyrobiska potorfowe na torfowiskach węglanowych na Bagnie Bubnów w okolicy wsi Sęków (51°35'68"N; 23°26'48"E) i w pobliżu miejscowości Strupin Łanowy (51°10'19"N; 23°51'88"E), powstałe w miejscach, gdzie w przeszłości prowadzono eksploatację torfu (Ryc. 2).

3. MATERIAŁY I METODY

3.1. Etap terenowy

3.1.1. Pobranie plech oraz osadów dennych

Badania terenowe przeprowadzono w listopadzie 2015 r. na torfowisku węglanowym w okolicy miejscowości Strupin Łanowy. Materiał do badań stanowiły diaspory ramienic wyizolowane już w laboratorium, pochodzące z przesuszonych w okresie lata plech *Ch. intermedia*, pobranych z 20 stanowisk o powierzchni 0,1 m², wybranych w obrębie 3 wyrobisk potorfowych, a także osady denne wyrobiska potorfowego. Pobrano je w celu określenia wpływu przesuszenia plech i osadów na stopień dojrzewania diaspor, ich morfologiczne zróżnicowanie, a także dynamikę oraz zdolność kiełkowania. Z kolei w celu określenia wpływu mrożenia oospor na ich zdolność kiełkowania, w ostatniej dekadzie listopada 2016 r. pobrano tylko w pełni dojrzałe diaspory *Ch. intermedia* pochodzące z roślin i z osadów dennych wyrobiska potorfowego zlokalizowanego na torfowisku węglanowym Bagno Bubnów w okolicy wsi Sęków. Do momentu rozpoczęcia eksperymentów wszystkie próbki przechowywano w lodówce w temperaturze 4°C bez dostępu światła.

Rdzenie osadów dennych w jeziorze Rogóžno pobrano w 2016 r., natomiast w jeziorach Moszne i Słone w 2017 r. Do tego celu wykorzystano próbnik grawitacyjny typu UWITEC. Wszystkie próby pobrano w kwietniu, tuż po stopnieniu pokrywy lodowej, co gwarantowało naturalną stratyfikację oospor. W każdym stanowisku wyznaczono powierzchnię ok. 25 m², gdzie wykonano podstawowe pomiary właściwości fizycznochemicznych wody (pH-metr mikroprocesorowy SP 300, konduktometr mikroprocesorowy SC 300 firmy Slandi, przezroczystość wody krążkiem Secchiego) oraz zdjęcie fitosocjologiczne (Braun-Blanquet 1951). W przypadku jezior Rogóžno i Słone w miejscach poboru prób głębokość wody wynosiła 2 m, natomiast w j. Moszne 1,2 m, a w wyrobisku potorfowym 0,3 m. W każdym ze stanowisk jeziornych pobrano 18 rdzeni osadów dennych. Były one pobierane z łodzi lub pontonu, a po przetransportowaniu na brzeg przenoszone na wyciskarkę i dzielone na odcinki 5 centymetrowe o obj. 123 cm³, które następnie łączono po 3 w obrębie warstwy w celu uzyskania większej ilości bardziej reprezentatywnego materiału. Każdą próbę wstępnie

homogenizowano i pakowano w foliowe worki umieszczone na czas transportu w przenośnej lodówce. Materiał został wykorzystany do określenia struktury banku nasion oraz zdolności kiełkowania oospor.

Dodatkowo w celu określenia wpływu historii roślinności na kształtowanie się podwodnego banku diaspor w jeziorze Rogóźno, po wnikliwej analizie publikacji dotyczących tego zbiornika (Karczmarz 1965, 1980, Karczmarz i Malicki 1971), wyznaczono cztery stanowiska badawcze. Pierwsze dwa (RA: 51°22'45"N, 22°58'16"E; RB: 51°22'43"N, 22°58'11"E) wyznaczono w miejscu, gdzie już w latach 60. XX w. stwierdzono płyty zespołu *Lychnothamnetum barbati* (Karczmarz 1965, 1980, Karczmarz i Malicki 1971), których występowanie potwierdzono w późniejszych badaniach (Ciecierska i Radwan 2000, Sugier 2008), natomiast dwa pozostałe (RC: 51°22'35"N, 22°58'4"E; RD: 51°22'27"N, 22°58'6") w strefie litoralu, gdzie podwodne łąki wspomnianego zbiorowiska zarejestrowano po raz pierwszy w latach 90. XX w. (Ciecierska i Radwan 2000, Sugier 2008). W każdym z punktów pobrano 18 rdzeni osadów dennych, które po przetransportowaniu na brzeg przenoszono na wyciskarkę i dzielono na odcinki 5 centymetrowe. Każdą próbę wstępnie homogenizowano i pakowano w foliowe worki umieszczone na czas transportu w przenośnej lodówce. Materiał został przeznaczony do określenia struktury banku nasion oraz zdolności kiełkowania oospor *L. barbatus*.

W jeziorze Rogóźno w nieznacznym oddaleniu od stanowiska RC (ok. 20 m i 30 m) wyznaczono 2 powierzchnie badawcze (20 m²), gdzie głębokość wody wynosiła 2 m (P2) i 3 m (P3). W obrębie każdej z nich pobrano 18 rdzeni, które następnie podzielono na odcinki 2 cm. Próby o obj. 2 cm³ zostały przeznaczone wyłącznie do badań banku diaspor metodą wybierania w celu określenia wpływu głębokości występowania roślinności na kształtowanie podwodnego banku diaspor oraz zdolność kiełkowania oospor *L. barbatus* (podrozdz. 4.4 i 4.5).

3.1.2. Pobranie plech do identyfikacji taksonomicznej oraz pomiarów biometrycznych oospor

Ramienice są grupą makrofitów znaną z olbrzymiej zmienności morfologicznej. Dlatego też w okresie jesiennym 2016 r. w każdym ze stanowisk

badawczych pobrano plechy ramienic *Ch. intermedia*, *L. barbatus* i *Ch. vulgaris* wraz z dojrzałymi oosporami. Posłużyły one do analiz mikroskopowych oraz dokładnych pomiarów ich organów wegetatywnych, generatywnych oraz oospor. Wyniki pomiarów zestawiono w tabeli 2.

3.2. Etap laboratoryjny

3.2.1. Kielkowanie diaspor w warunkach zewnętrznych (Eksperyment I)

Wszystkie próby pozyskane z rdzeni (podrozd. 3.1.1) bezpośrednio po przewiezieniu do laboratorium ponownie homogenizowano. Z każdej z nich wydzielono 3 próby: pierwszą o obj. 10 cm³ przeznaczono do badań właściwości fizycznych umieszczono w naczyniach szklanych w celu wysuszenia, drugą o obj. 50 cm³ – do badania struktury banku nasion metodą wybierania (podrozd. 4.3) oraz trzecią o obj. 40 cm³ przeznaczono do eksperymentu mającego na celu określenie zdolności kiełkowania oospor ramienic w warunkach zewnętrznych (podrozd. 4.3). Próby te umieszczono w naczyniach o poj. 1 L wypełnionych wodą (słup wody ok. 20 cm), gdzie osady tworzyły warstwę o grubości ok. 1 cm. Następnie pojemniki umieszczono w basenie wypełnionym wodą o głębokości ok. 20 cm. W trakcie trwania eksperymentu basen oraz umieszczone w nim pojemniki były uzupełniane wodą pochodzącą z wodociągu. Doświadczenie prowadzono w warunkach zbliżonych do tych panujących w bardzo płytkich zbiornikach wodnych. Czas trwania eksperymentu wynosił 6 miesięcy. Po tym okresie materiał poddano analizie mikroskopowej poprzednio przepłukawszy go na sicie o średnicy oczek 0,25 mm. W sumie przeanalizowano 288 próbek osadów dennych zawierających diasporę, pobranych z trzech jezior.

W celu obliczenia gęstości osadów materiał początkowo homogenizowano i suszono w temperaturze pokojowej, a następnie w temperaturze 105°C do uzyskania stałej masy.

3.2.2. Kielkowanie diaspor w komorach wegetacyjnych

3.2.2.1. Badanie wpływu przesuszenia plech ramienicy kolczastej *Chara intermedia* na cechy morfologiczne, stopień dojrzałości i zdolność kielkowania oospor (Eksperyment II)

W pełni dojrzałe oosporę pochodzące z plech *Ch. intermedia* i z osadów dennych występujących w wyrobisku potorfowym wybierano (podrozdz. 4.6) ręcznie za pomocą pęsety przy użyciu mikroskopu stereoskopowego Nikon SMZ 800. Podczas wybierania diaspor z roślin i obserwacji mikroskopowej w warunkach laboratoryjnych wyróżniono 3 typy morfologiczne: oosporę z otoczką wapienną (RG), oosporę z otoczką wapienną w resztkach oosporangium (ROO) oraz oosporę bez otoczki wapiennej (RO). Czwarty typ stanowiły oosporę pobrane z osadów, przemywanych na sicie o średnicy oczek 0,25 mm. Zebrany materiał (kilka tysięcy oospor) zhomogenizowano w obrębie wyróżnionych typów, poddano stratyfikacji w temperaturze 4°C przez 30 dni. Następnie wybrano 7 serii po 100 oospor z każdego typu w trzech powtórzeniach i umieszczono je w naczyniach wypełnionych wodą. Eksperyment przeprowadzono w komorze wegetacyjnej, w ciemności i w temperaturze 10°C. Pierwsze partie materiału analizowano po 25 dniach, a kolejnych 6 serii, regularnie w odstępach dziesięciodniowych, przeprowadzając obserwacje mikroskopowe i określając procentowy udział skielkowanych oospor. Na podstawie uzyskanych danych określono dynamikę oraz zdolność kielkowania wszystkich wyróżnionych typów oospor.

3.2.2.2. Badanie wpływu mrożenia oospor na dynamikę oraz zdolność kielkowania ramienicy kolczastej *Chara intermedia* w warunkach świetlnych (Eksperyment III)

Dojrzałe i nieuszkodzone diasporę pobrano z plech *Ch. intermedia* i z osadów dennych (podrozdz. 4.7 i 4.8) za pomocą pęsety przy użyciu mikroskopu stereoskopowego Nikon SMZ 800. Wszystkie oosporę stratyfikowano w wodzie w temperaturze 4°C przez 70 dni. Następnie materiał został podzielony na 3 części. Pierwsza była przechowywana w wodzie w temp. 4°C, natomiast dwie kolejne były zamrożone i przechowywane odpowiednio w temp. -4°C oraz -15°C. Po dwóch tygodniach pierwsza partia (seria) oospor przechowywanych w temp. 4°C, -4°C

oraz -15°C , została przeniesiona na podłoże agarowe (płytki Petriego) i umieszczona w komorze fitotronowej. Warunki w niej panujące przedstawiono w tabeli 1. W trakcie trwania eksperymentu zmieniano fotoperiod oraz temperaturę dostosowując je do zmieniającej się długości dnia oraz zmieniającej się temperatury w okresie wiosny. Mrożony materiał był wykładany porcjami w komorach w odstępach dwutygodniowych, aż do ósmego tygodnia i przechowywany na świetle. W celu określenia dynamiki i zdolności kiełkowania oospor rejestrowano skielkowane diaspory przez okres 6 miesięcy w odstępach 8 dniowych w warunkach świetlnych z wykorzystaniem mikroskopu (podrozdz. 4.7). Po tym czasie określono zdolność kiełkowania oospor (podrozdz. 4.8). W sumie analizowany materiał stanowiło 4800 diaspor: 2 rodzaje oospor (pobrane z roślin i z osadów dennych) x 3 reżimy temperaturowe (4°C , -4°C - 15°C) x 4 serie (mrożone przez 2, 4, 6 i 8 tygodni) x 4 powtórzenia po 50 oospor.

3.2.2.3. Badanie wpływu mrożenia oospor na zdolność kiełkowania ramienicy kolczastej *Chara intermedia* w warunkach ograniczonego dostępu światła (Eksperyment IV)

Równolegle do eksperymentu III przygotowano identyczny materiał (identyczne serie oospor). Był on przechowywany w identycznych warunkach komory fitotronowej przez 6 miesięcy jak w eksperymencie III, jednak po jego zakończeniu zestawy płytek umieszczono w warunkach ograniczonego dostępu światła (krótkie impulsy świetlne: 3 razy dziennie po 1 min.) (Tab. 1), w temperaturze 4°C i przechowywano je przez okres 11 miesięcy. Po tym czasie określono zdolność kiełkowania diaspor, a wyniki przedstawiono w podrozdziale 4.9. Podobnie jak w eksperymencie III analizowany materiał stanowiło w sumie 4800 diaspor.

3.2.2.4. Badanie wpływu mrożenia oospor na zdolność kiełkowania ramienicy kolczastej *Chara intermedia* w ciemności (Eksperyment V)

Równolegle do eksperymentów III i IV przygotowano identyczny materiał (identyczne serie oospor). Był on przechowywany w komorze fitotronowej przez 6 miesięcy w identycznych warunkach temperatury i wilgotności powietrza jak w

eksperymentach III, jednak płytki z oosporami zabezpieczono folią aluminiową przed dostępem światła. Po tym okresie zestawy płytek umieszczono w ciemności, w temperaturze 4°C i przechowywano je przez okres 11 miesięcy. Po tym czasie określono zdolność kiełkowania diaspor, a wyniki przedstawiono w podrozdziale 4.10. Podobnie jak w eksperymentach III i IV analizowany materiał stanowiło w sumie 4800 diaspor.

3.3. Przygotowanie materiału do eksperymentów III-V przeprowadzonych w komorach fitotronowych

Sterylizacja diaspor

Steryлизację diaspor przeprowadzono w komorze laminarnej z poziomym przepływem powietrza (ESCO, typ II Infinity; Zakład Immunobiologii UMCS) w następujących etapach:

- a) płukanie diaspor w 30 ml 10% podchlorynu sodu przez 10 minut w sterylnej zlewce,
- b) czterokrotne płukanie diaspor sterylną wodą destylowaną przez: 1 min., 5 min., 10 min. i 15 min.

Przygotowanie podłoża do kiełkowania

Przy przygotowaniu podłoża do eksperymentów wykorzystano wodę destylowaną (1000 ml), której pH w zakresie 5,6-5,8 uzyskano po zastosowaniu 0,1 N HCl i 0,1 NaOH. Następnie dodawano 7,8 g agaru, mieszając na mieszadle magnetycznym. Podłoże sterylizowano w autoklawie (Tuttnaue 3870 EL-D) przez 30 min. w temperaturze 121°C pod ciśnieniem 101,3 kPa.

Warunki kiełkowania diaspor

Wysterylizowane oospory wykładano równomiernie po 50 na płytkę, na sterylne podłoże agarowe przy użyciu sterylnej pęsety. Szalki Petriego zabezpieczono parafilmem i ustawiono do kiełkowania w komorze wegetacyjnej w warunkach przedstawionych w tabeli 1. W celu zapewnienia warunków bez dostępu światła płytki owinięto folią aluminiową.

Tabela 1. Warunki kiełkowania diaspor ramienicy kolczastej *Chara intermedia* w warunkach świetlnych przez okres 6 miesięcy (Eksperyment III-V)

Fotoperiod	Temperatura (°C)	Wilgotność powietrza (%)	Natężenie promieniowania PAR ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)
12:12	15:10	60	50
14:10	20: 15	60	50
16:8	25: 18	60	50

3.4. Analiza materiału badawczego

3.4.1. Ocena i klasyfikacja diaspor

Wyboru potencjalnie żywych diaspor do eksperymentu, dokonano na podstawie oceny wizualnej, uwzględniając nieuszkodzony stan oospor. Za skielkowane diasporę podczas trwania eksperymentu w wodzie jak i na podłożu agarowym uznano te, u których korzonek zarodkowy przebił ścianę wraz z otoczką wapienną (w przypadku gyrogonitów) i uzyskał długość co najmniej 1 mm.

Żywotność nasion sprawdzano pensetą oraz igłą preparacyjną, a w strukturze banku nasion uwzględniono jedynie nasiona żywe. Żywotność oospor sprawdzono po zakończeniu każdego doświadczenia metodą gniecienia, uwzględniając stan turgoru oraz obecność lub brak ziaren skrobi (Casanova i Brock 1996). Wyróżniono 3 kategorie:

1. oospory martwe – miękkie, zawierające niewielkie ilości materiału zapasowego lub w środku puste,
2. oospory potencjalnie żywe – twarde, wypełnione skrobią, stawiające opór podczas gniecienia pensetą. W przypadku przeprowadzonych eksperymentów dotyczących kiełkowania do kategorii tej zaliczono także diasporę skielkowaną,
3. oospory skielkowane – z widocznym korzeniem zarodkowym.

Zdolność kiełkowania określono jako procentowy udział oospor skielkowanych w stosunku do liczby oospor potencjalnie żywych.

3.5. Metody mikroskopowe

3.5.1. Identyfikacja diaspor z wykorzystaniem mikroskopii świetlnej

Diaspory pozyskane z plech jak i z osadów dennych były oznaczane przy użyciu mikroskopu stereoskopowego Nikon SMZ 800. Przy identyfikacji oospor wzięto pod uwagę takie parametry biometryczne jak: długość maksymalną, szerokość maksymalną, indeks ISI (długość/szerokość*100) oraz liczbę listew i szerokość bruzdy, według zaleceń Horna af Rantziena (1956). Fotografie oraz pomiary plech, struktur generatywnych oraz diaspor, a także nasion okrytozalążkowych wykonano w Pracowni Mikroskopowej Zakładu Botaniki i Mikologii oraz Zakładu Zoologii UMCS przy użyciu mikroskopu stereoskopowego Olympus SZX 16 i programu Stream Motion.

3.5.2. Przygotowanie materiału do obserwacji i wykonania fotografii z wykorzystaniem skaningowej mikroskopii elektronicznej

Obserwacje oraz fotografie diaspor były wykonane przy użyciu skaningowego mikroskopu elektronicznego (TESCAN VEGA3-LMU, SEM). Materiał przygotowano według ściśle określonych procedur. W pełni dojrzałe oospory ramienic zostały pozbawione otoczki wapiennej za pomocą pęsety. Pierwszym etapem przygotowania diaspor był proces ich oczyszczenia z wykorzystaniem detergentu Tween 20 (detergent:woda = 1:10). Roztwór zawierający materiał badawczy ogrzewano w suszarce w temperaturze 45°C przez 12 godzin. Po tym czasie próbki trzykrotnie przepłukano wodą destylowaną i wirowano przez 5 minut przy 3000 obr./min. Przepłukane oospory zostały zalane 100% kwasem octowym, a po 10 minutach były wirowane przez kolejnych 5 minut przy 3000 obr./min. Po usunięciu kwasu octowego oospory przeniesiono do roztworu mieszanin bezwodnika octowego i stężonego 95-97% kwasu siarkowego w stosunku 9:1 i umieszczono w łaźni wodnej w temperaturze 70°C. Po 5 minutach roztwór mieszanin został odpipetowany, a oospory ponownie zostały poddane działaniu 100% kwasu octowego i odwirowane (5 min./3000 obr./min), następnie trzykrotnie przepłukane wodą destylowaną i ponownie odwirowane (5 min./3000 obr./min).

Kolejnym etapem przygotowania próbek było ich odwodnienie. W tym celu oospory zostały stopniowo zanurzone w alkoholu etylowym o wzrastającym stężeniu i przetrzymywane w każdym z nich po 10 minut zaczynając od 30%, 40%, 50%, 60%, 70%, 80%, 90%, 96%, aż do alkoholu bezwodnego 99,8%, w jakim materiał można przechowywać przez dłuższy czas. W dalszym etapie materiał był umieszczony na stolikach aluminiowych pokrytych dwustronną węglanową taśmą przewodzącą i napyłany złotem w warunkach próżniowych. Tak przygotowane oospory mogły być poddane analizie mikroskopowej (Ray i in. 2001, Mandal i Ray 2004).

3.6. Nazewnictwo roślin oraz identyfikacja diaspor

Nazewnictwo roślin naczyniowych podano w oparciu o opracowanie Mirek i in. (2002), mszaków – Ochyra i Szmajda (1978). Przy oznaczaniu nasion roślin naczyniowych wykorzystano atlas Cappers i in. (2006). Do oznaczania gatunków ramienic wykorzystano klucz Pelechatego i Pukacza (2008), natomiast do oznaczania oospor klucz Haasa (1994). Nazewnictwo ramienic przyjęto za AlgaeBase (Guiry i Guiry 2012). Cechy struktury błony zewnętrznej oospor zostały opisane zgodnie z terminologią używaną przez John i Moore (1987) oraz Ray i in. (2001).

3.7. Analizy statystyczne

Uzyskane wyniki badań nie spełniały warunku rozkładów normalnych (test Shapiro-Wilka), a wariancje nie były jednorodne (test Levene'a). Transformacja danych także nie spowodowała uzyskania rozkładów normalnych oraz jednorodnych wariancji, zatem zastosowano testy nieparametryczne. Jako nieparametrycznego odpowiednika analizy wariancji użyto testu Kruskala-Wallisa, natomiast testu U Manna-Whitney'a do porównania dwóch prób niezależnych. Różnice przy $p < 0,05$ uznano za statystycznie istotne. Dane przedstawiono w postaci wartości średnich lub wartości średnich wraz z wartościami odchylenia standardowego. Analizy statystyczne wykonano z wykorzystaniem programu Statistica 12.

4. WYNIKI

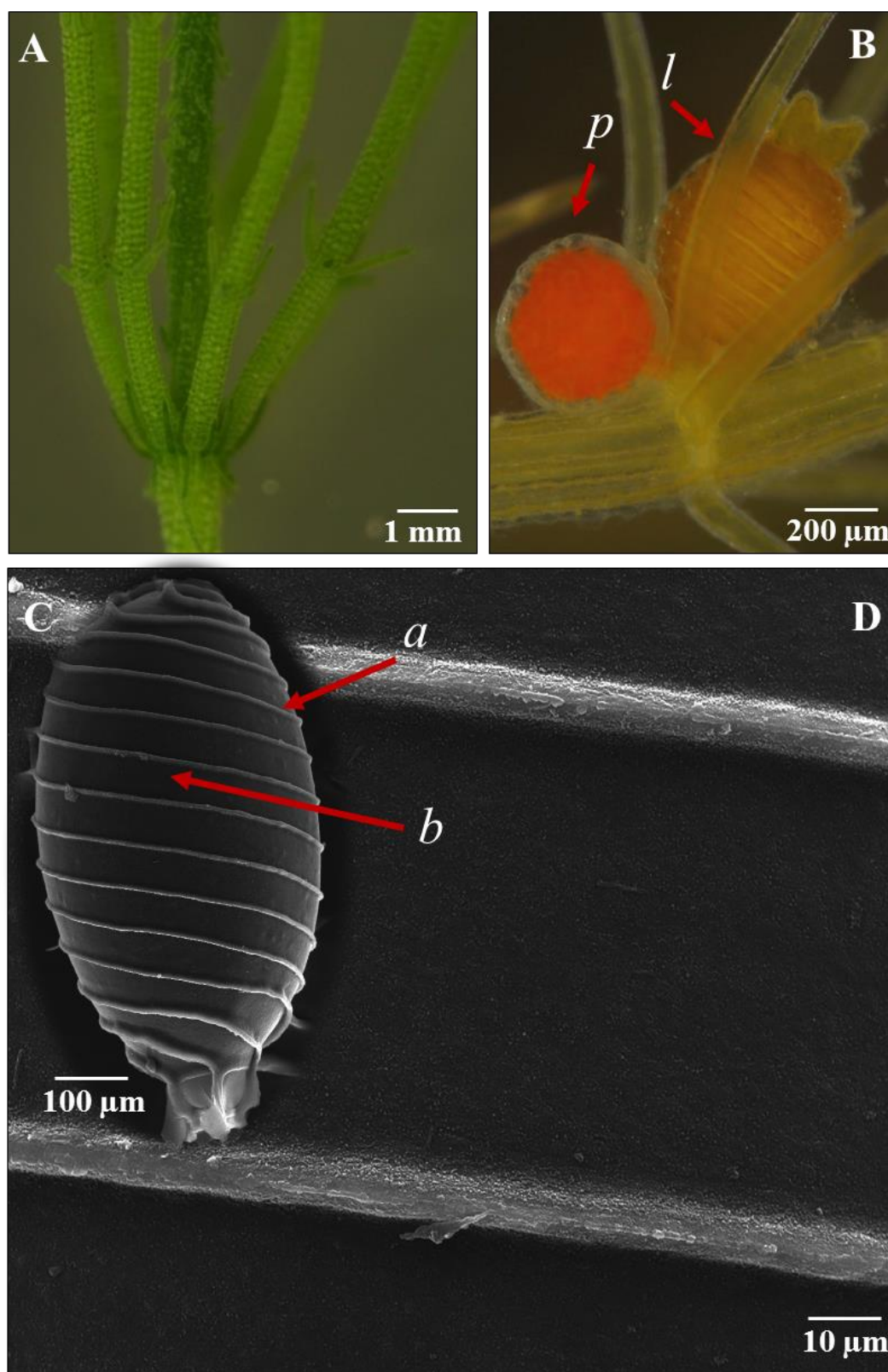
4.1. Charakterystyka badanych gatunków ramienic oraz ich oospor

Ramienica kolczasta (*Chara intermedia* A. Braun 1836) jest to stosunkowo duża roślina osiągająca wysokość ponad 70 cm, o słabo rozgałęzionej zielonej i szarozielonej plesze, zwykle silnie inkrustowanej węglanem wapnia, a także grubej nibylodydze (0,4-1,6 mm średnicy) i nibyliściach oraz międzywęzłach o długości do ponad 8 cm (Ryc. 3A). Występuje w wodach słodkich, najczęściej w jeziorach mezo- lub eutroficznym o alkalicznym odczynie. Spotykana jest również w małych, płytkich zbiornikach (torfiankach, stawach) na mulistym dnie. Może występować także w wodach słonych i słonawych.

Jest to roślina jednopienna. Łęgnie i plemniki wykształcają się pojedynczo w 3-5 węzłach nibyliści. Plemniki są pomarańczowe ok. 0,4 mm średnicy, natomiast łęgnie dwukrotnie większe od plemni, jasnobrązowe (Ryc. 3B). Badane oospory *Ch. intermedia* są eliptyczne z wyraźnie zaznaczonymi listwami (Ryc. 3C). Ich długość waha się w zakresie 630-829 μm , najczęściej przyjmując wartość 747 μm (Tab. 2), natomiast szerokość mieści się w przedziale 382-512 μm i przeciętnie wynosi 446 μm . Na powierzchni oospor występuje średnio 11 listew. Wartość indeksu ISI waha się w granicach 135-194, średnio wynosi 168. Szerokość bruzdy mieści się w przedziale 41-72 μm , a najczęściej wynosi ok. 60 μm . Ściana zewnętrzna oospor może być znikomo lub mocno granulowana (Ryc. 3D). Gatunek podlega ochronie częściowej (Rozporządzenie 2014), o kategorii zagrożenia E – gatunek wymierający (Siemińska i in. 2006).

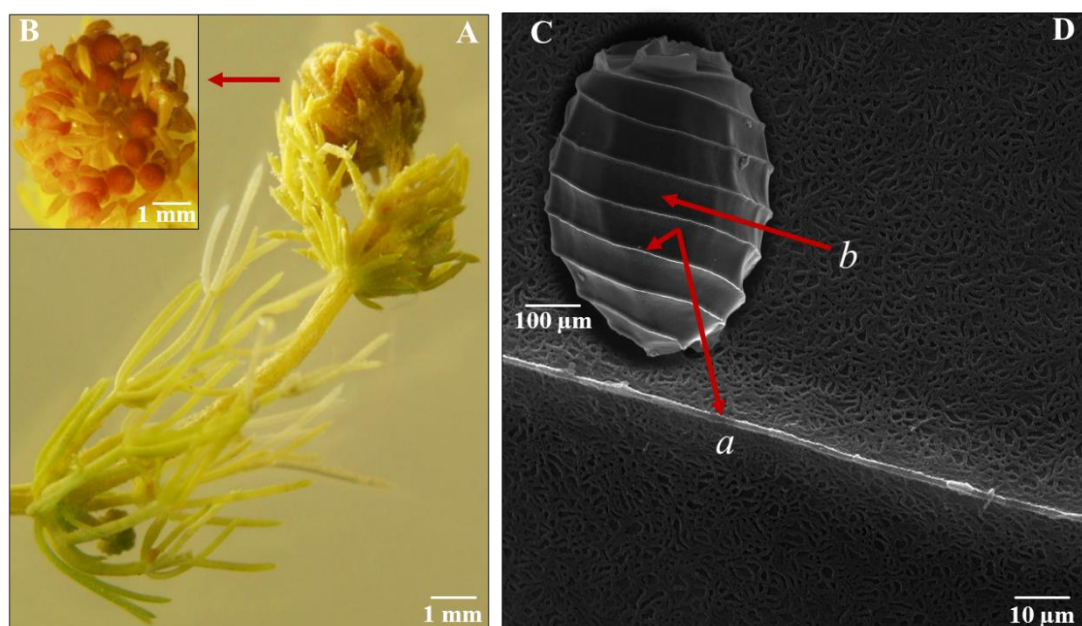
Tabela 2. Cechy biometryczne oospor badanych gatunków ramienic

Nazwa gatunku	N	Długość (μm)	Szerokość (μm)	ISI indeks	Szerokość bruzdy (μm)	Liczba listew
		Min.-Max				
		Średnie \pm SD				
<i>Chara intermedia</i>	100	630-829 747 \pm 32	382-512 446 \pm 27	135-194 168 \pm 12	41-72 60 \pm 6	10-12 11 \pm 0,5
<i>Lychnothamnus barbatus</i>	30	608-756 671 \pm 31	443-577 512 \pm 29	66-89 77 \pm 5	113-152 131 \pm 7	8-10 9 \pm 0,7
<i>Chara vulgaris</i>	30	613-769 701 \pm 36	440-567 505 \pm 26	125-156 139 \pm 8	50-89 74 \pm 10	7-11 9 \pm 1



Rycina 3. *Chara intermedia* A. Braun 1836. A – Pokrój plechy; B – Węzeł nibyliścia z lęgnią (l) i plemnią (p) oraz długimi nibylistkami; C – Oospora (SEM): a – listewki, b – bruzdy; D – Profil ściany z centralnej części oospory (SEM)

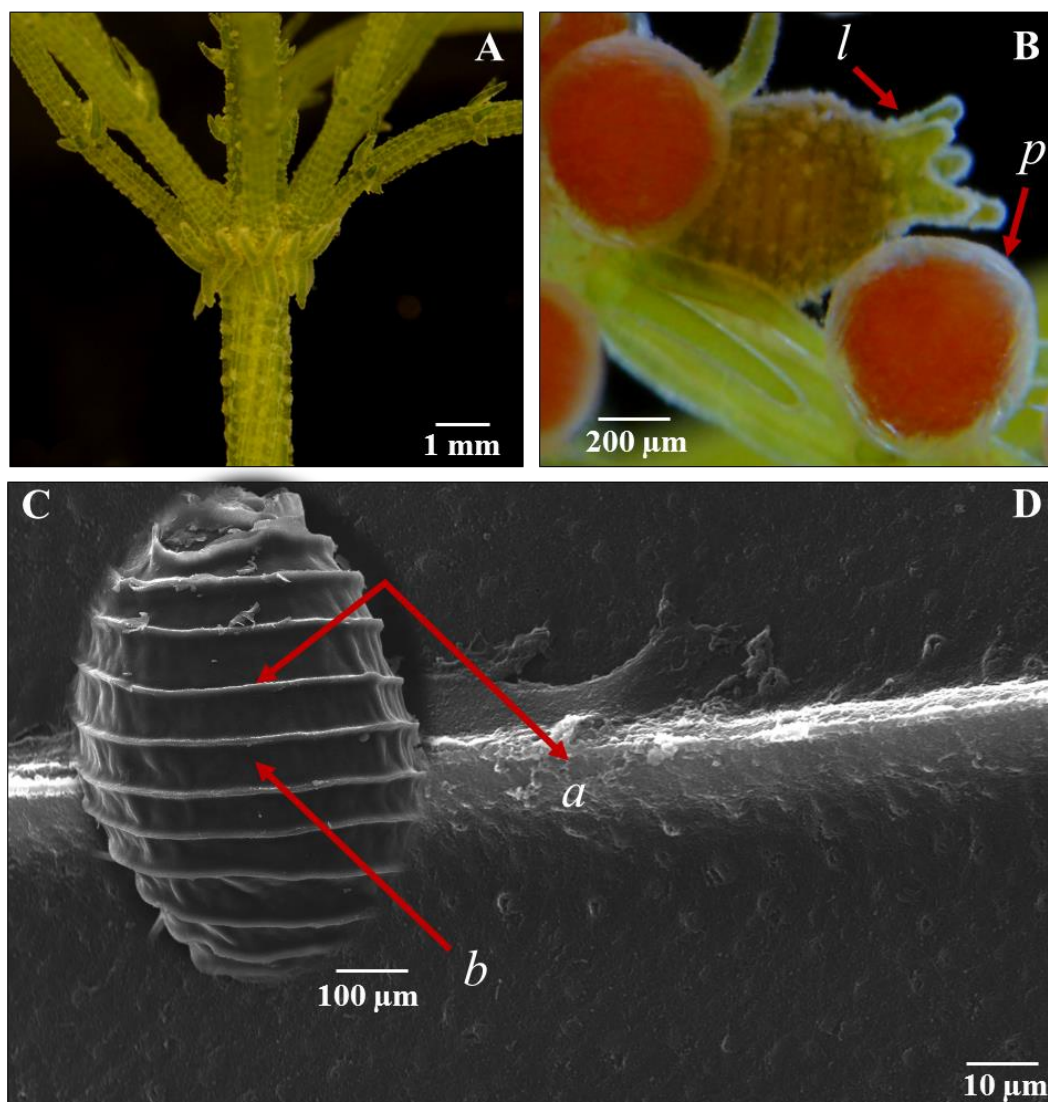
Lychnothamnus brodaty (*Lychnothamnus barbatus* (Meyen) Leonhardi 1873) to słodkowodny makrofit z wyraźną promienistą symetrią i umiarkowaną inkrustacją. Roślina cechuje się dość grubą nibylodygą (0,5-0,9 mm) i długimi międzywęzłami o zabarwieniu żółtozielonym (Ryc. 4A). Jest to gatunek jednopienny o wydłużonej lęgni (Ryc. 4B) znajdującej się pomiędzy 2, rzadziej 3 plemniami. Oospory są eliptyczne (Ryc. 4C). Ich długość mieści się w przedziale od 608 do 756 μm , średnio ma wartość 671 μm (Tab. 2). Szerokość waha się w przedziale 443-577 μm i przeciętnie wynosi 512 μm . Na powierzchni oospor występuje 8-10 listew, przeważnie jest ich 9. Wartość ISI waha się w granicach od 66 do 89, średnio – 77. Przeciętna szerokość bruzdy wynosi 131 μm , a jej wartości mieszczą się w przedziale 113-152 μm . Zewnętrzna ściana oospor jest siatkowata (Ryc. 4D). *Lychnothamnus brodaty* jest gatunkiem objętym ochroną ścisłą, o kategorii zagrożenia E – gatunek wymierający (Siemińska i in. 2006, Rozporządzenie 2014).



Rycina 4. *Lychnothamnus barbatus* (Meyen) Leonhardi 1873. A – Pokrój plechy; B – szczytowa część plechy z licznymi plemniami i lęgnią; C – Oospora (SEM): a – listewki, b – bruzdy; D – Profil ściany z centralnej części oospor (SEM)

Ramienica pospolita (*Chara vulgaris* Linné 1753) jest to mała roślina (zwykle do 50 cm wysokości) o cienkiej nibylodydze (0,4-0,8 mm średnicy) i nibyliściach, dość słabo inkrustowana węglanem wapnia (Ryc. 5A). Preferuje wody słodkie mezotroficzne i słabo eutroficzne oraz podłoże organiczne, choć spotykać ją można w wodach na podłożu mineralnym o odczynie zasadowym. Występuje głównie w małych zbiornikach (stawach, torfiankach, starorzeczach), a także w rowach tolerując okresowe wynurzenie, natomiast rzadziej w dużych jeziorach i rzekach (obserwacje własne).

Jest to roślina jednopienna. Łęgnię o długości 0,9 mm wykształcają się pojedynczo, w 3-4 pierwszych węzłach nibyliści. Plemniki są czerwone, wyraźnie mniejsze od lęgni (Ryc. 5B). Oospory *Ch. vulgaris* są eliptyczne (Ryc. 5C) o długości od 613 do 769 μm , najczęściej przyjmując wartość 701 μm (Tab. 2). Ich szerokość mieści się w przedziale 440-567 μm i przeciętnie wynosi 505 μm . Na powierzchni oospor średnio występuje 9 listew. Wartość indeksu ISI waha się w granicach 125-156 i przeciętnie wynosi 139. Szerokość bruzdy najczęściej wynosi 74 μm , a jej zakres mieści się w przedziale 50-89 μm . Ściana zewnętrzna oospor jest krostkowata (Ryc. 5D). Gatunek o kategorii zagrożenia V – gatunek narażony, który nie podlega ochronie gatunkowej (Siemińska i in. 2006, Rozporządzenie 2014).



Rycina 5. *Chara vulgaris* Linné 1753. A – Pokrój plechy; B – Lęgnia (l) i plemnie (p) na nibyliściu; C – Oospora (SEM): a – listewki, b – bruzdy; D – Profil ściany z centralnej części oospory (SEM)

4.2. Roślinność oraz właściwości fizykochemiczne wód i osadów badanych zbiorników wodnych w miejscu pobierania rdzeni osadów

Wszystkie spośród badanych fragmentów jezior charakteryzowały się niewielkim pokryciem przez roślinność i bardzo ubogim składem gatunkowym (Tab. 3, 4). W j. Moszne dominował *M. spicatum*, natomiast towarzyszyły mu *Potamogeton natans* i *N. lutea*. W j. Słone sporadycznie występowały *M. spicatum*, *P. natans*, *N. lutea*, ale także *Ch. vulgaris*. Zwarcie roślinności w stanowiskach badawczych j. Rogózno nie przekraczało 10%. Spośród występujących makrofitów wymienić można *M. spicatum*, *P. natans*, *Potamogeton lucens* oraz *Stratiotes aloides*.

Tabela 3. Skład florystyczny jeziora Moszne oraz jeziora Słone w miejscu pobierania osadów dennych

Stanowisko	Moszne	Słone
Pokrycie %	20	5
<i>Myriophyllum spicatum</i>	2	+
<i>Potamogeton natans</i>	+	+
<i>Chara vulgaris</i>		+
<i>Nuphar lutea</i>	+	+

Tabela 4. Skład florystyczny jeziora Rogóźno w miejscu pobierania osadów dennych

Stanowisko	RA	RB	RC	RD
Pokrycie %	10	10	10	10
<i>Myriophyllum spicatum</i>	1	1	+	1
<i>Potamogeton natans</i>	+	+	+	
<i>Potamogeton lucens</i>	+	+	1	+
<i>Stratiotes aloides</i>		+		

Wody jeziorne charakteryzują się odczynem zasadowym, a przewodnictwo elektrolityczne waha się w granicach od 153 do 570 $\mu\text{S cm}^{-1}$. Nie zaobserwowano znaczących zmian parametrów fizykochemicznych wód wybranych ekosystemów wodnych (Tab. 5) w porównaniu do badań prowadzonych w latach 1990-2000 (Wojciechowska i in. 2002) oraz 2005-2007 (Sugier i in. 2010).

Tabela 5. Właściwości fizykochemiczne wód badanych zbiorników wodnych

Stanowisko	Przezroczystość (m)	pH	Przewodnictwo ($\mu\text{S cm}^{-1}$)
Jezioro Moszne	1,1	7,8	153
Jezioro Rogóźno	2,3	8,3	239
Jezioro Słone	2,0	7,9	570
Wyrobisko potorfowe (Sęków)	-	7,3	423
Wyrobisko potorfowe (Strupin Łanowy)	-	7,2	358

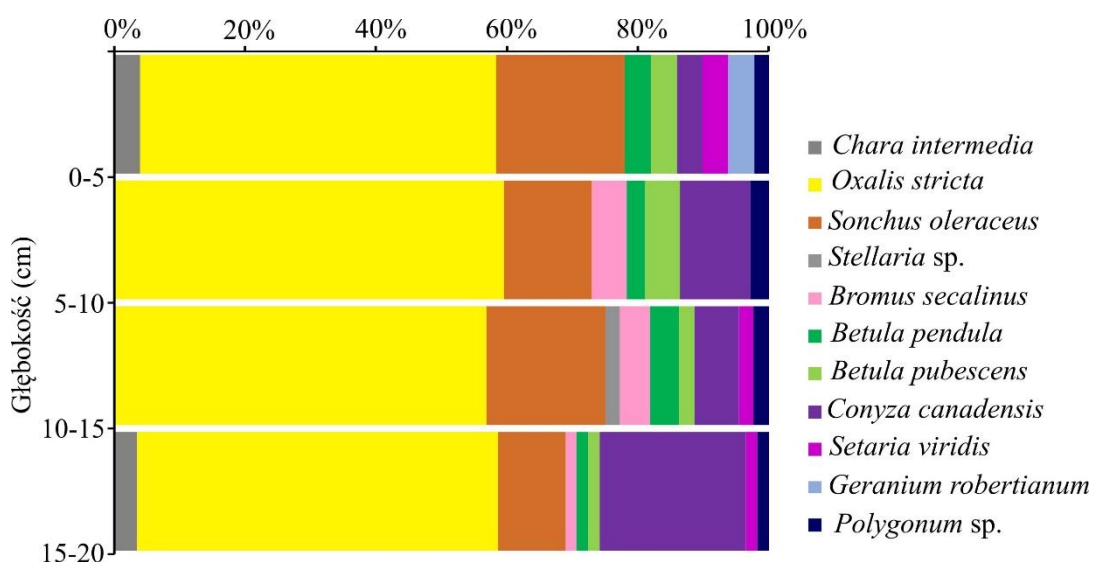
Osady badanych zbiorników wodnych były zróżnicowane pod względem ich gęstości (Tab. 6). Przeciętnie wartość tego parametru w j. Moszne kształtowała się na poziomie 0,028 g/cm^{-3} , osad miał konsystencję półpłynną w obrębie poszczególnych warstw. Z kolei osad dwóch pozostałych jezior oraz wyrobisk

potorfowych był zwarty, a średnia gęstość kształtowała się w granicach 0,114-0,255 g/cm⁻³.

Tabela 6. Gęstość osadów dennych badanych zbiorników wodnych (g/cm⁻³)

Warstwy (cm)	j. Moszne	j. Rogóźno				j. Słone	Wyrobisko potorfowe (Sęków)	Wyrobisko potorfowe (Strupin Łanowy)
		RA	RB	RC	RD			
0-5	0,021	0,083	0,096	0,088	0,076	0,263	0,094	0,126
5-10	0,029	0,116	0,159	0,107	0,129	0,273	0,112	
10-15	0,027	0,126	0,263	0,118	0,180	0,243	0,125	-
15-20	0,033	0,131	0,370	0,154	0,236	0,242	0,128	-
średnie	0,028	0,114	0,222	0,117	0,156	0,255	0,114	0,126

4.3. Pionowe zróżnicowanie banku diaspor w osadach dennych



Rycina 6. Procentowy udział diaspor poszczególnych gatunków roślin w osadach dennych jeziora Moszne

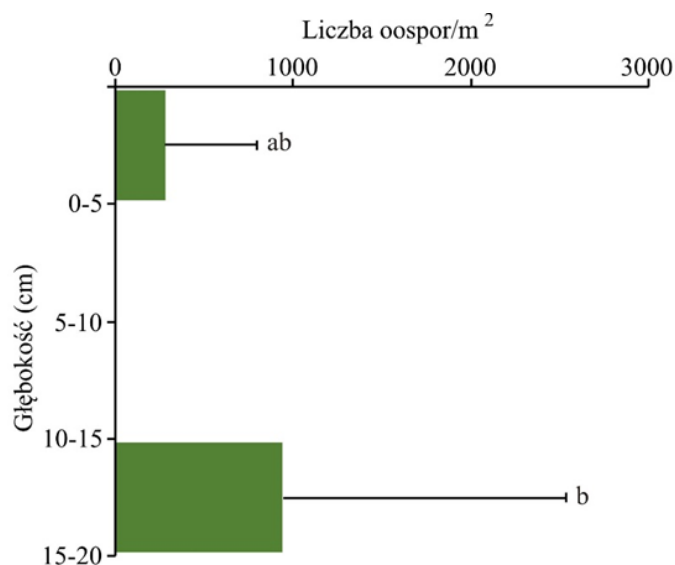
W banku nasion j. Moszne można wyróżnić dwie grupy gatunków. Pierwsza skupia taksony typowo wodne, druga natomiast – lądowe, występujące w zlewni, w przewodzie endozoo- i anemochoryczne. Wśród diaspor roślin wodnych stwierdzono tylko oospory ramienicy kolczastej *Ch. intermedia*, występujące jedynie na głębokościach 0-5 i 15-20 cm w liczbie od 500 do 1000 oospor/m² (Tab. 7). Pozostała część banku nasion (98%) przypada na gatunki roślin typowo lądowych (Ryc. 6). W znacznym zagęszczeniu (więcej niż 10000 nasion na metr kwadratowy) występowały diaspory szczawiku żółtego, które prawdopodobnie

zostały przetransportowane z odchodami ptaków. Poza *Oxalis stricta*, pewną obfitością, chociaż dalece mniejszą wyróżniały się takie gatunki jak: *Sonchus oleraceus*, *Conyza canadensis*, *Polygonum* sp., *Betula pendula*, *Betula pubescens*, *Bromus secalinus*, *Setaria viridis* (Ryc. 6). Nasiona *Geranium robertianum* i *Stellaria* sp. notowano sporadycznie, a ich zagęszczenie nie przekraczało 500 nasion na metr kwadratowy (Tab. 7).

Tabela 7. Zróznicowanie banku diaspor w osadach dennych jeziora Moszne

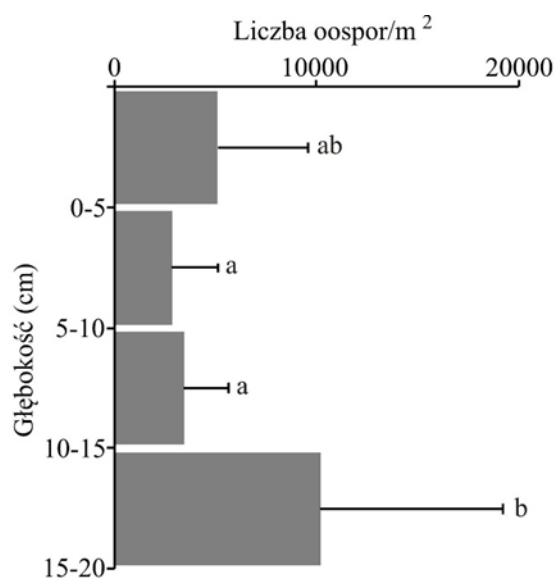
Gatunek	Liczba diaspor/m ²			
	0-5 cm	5-10 cm	10-15 cm	15-20 cm
<i>Chara intermedia</i>	500	0	0	1000
<i>Oxalis stricta</i>	6889	11000	12500	16000
<i>Sonchus oleraceus</i>	2500	2500	4000	3000
<i>Stellaria</i> sp.	0	0	500	0
<i>Bromus secalinus</i>	0	1000	1000	100
<i>Betula pendula</i>	500	500	1000	500
<i>Betula pubescens</i>	500	1000	500	500
<i>Conyza canadensis</i>	500	2000	1500	6500
<i>Setaria viridis</i>	500	0	500	500
<i>Geranium robertianum</i>	500	0	0	0
<i>Polygonum</i> sp.	283	500	500	500
Suma	12673	18500	22000	29000

Pionowe rozmieszczenie poszczególnych kategorii diaspor *Ch. intermedia* przedstawiają ryciny 7 i 8. W przypadku diaspor potencjalnie żywych, przeciętnie 300 oospor na metr kwadratowy występowało w górnej warstwie osadów limnicznych (Ryc. 7), zaś w kolejnych dwóch już ich nie zarejestrowano. Na głębokości 15-20 cm stwierdzono ponad trzykrotnie wyższe zagęszczenie oospor *Ch. intermedia* w porównaniu do liczebności oospor w powierzchniowej warstwie (0-5 cm). Jednak ze względu na dużą zmienność różnica nie była istotna statystycznie.



Rycina 7. Zróżnicowanie zagęszczenia potencjalnie żywych oospor *Chara intermedia* w jeziorze Moszne; te same litery oznaczają brak statystycznie istotnych różnic

Liczba martwych oospor w powierzchniowej 5 cm warstwie średnio wynosiła 5000 na metr kwadratowy, a wraz ze wzrostem głębokości malała ich liczebność (Ryc. 8). Ze względu na dużą zmienność danych różnice między wartościami tego parametru nie były istotne statystycznie. Na głębokości 15-20 cm zanotowano ponad 10000 martwych diaspor, a różnice między środkowymi głębokościami i tą ostatnią były istotne statystycznie.

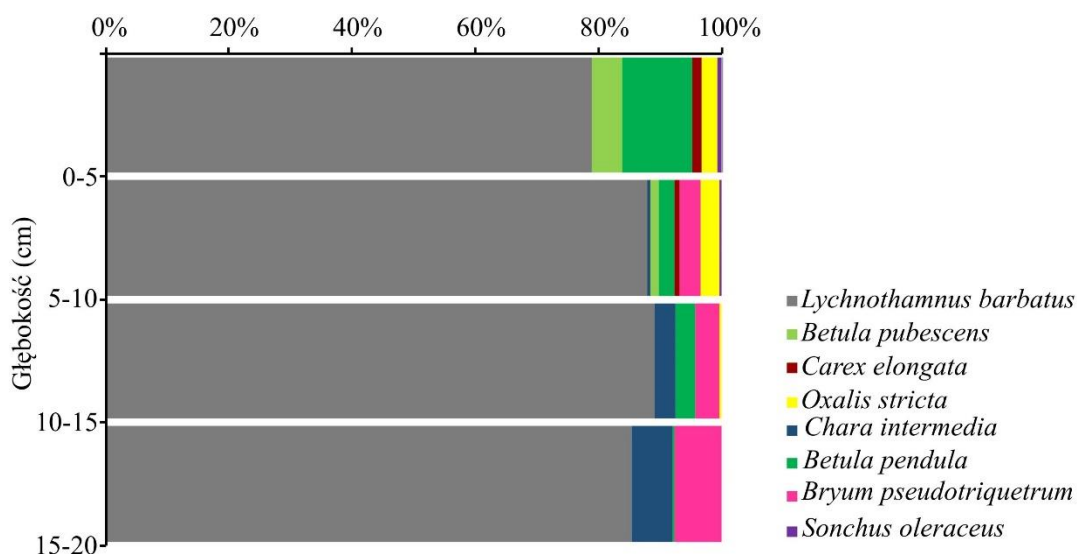


Rycina 8. Zróżnicowanie zagęszczenia martwych oospor *Chara intermedia* w jeziorze Moszne; te same litery oznaczają brak statystycznie istotnych różnic

W eksperymencie I przeprowadzonym w warunkach zewnętrznych nie stwierdzono skielkowanych oospor *Ch. intermedia* zdeponowanych w osadach (0-20 cm) pochodzących z j. Moszne.

Jezioro Rogóžno

Skład gatunkowy banku nasion j. Rogóžno na wybranych stanowiskach badawczych jest dość podobny. Występują tu gatunki wodne jak *L. barbatus* i *Ch. intermedia* oraz liczne gatunki typowo lądowe (Ryc. 9-12). Liczebność diaspor niektórych z nich jest stosunkowo wysoka np. *L. barbatus* (stanowisko RA i RC) czy *O. stricta* (stanowisko RB i RD), w niektórych jest ich niewiele, (np. *Ch. intermedia*, stanowisko RC i RD), (Tab. 8-11). Przeprowadzone przeze mnie badania nie potwierdziły oospor *N. obtusa*, gatunku notowanego w latach 60. XX w. (Karczmarz i Malicki 1971, Karczmarz 1980). Analiza mikroskopowa wykazała, że bank roślin typowo wodnych j. Rogóžno reprezentują tylko diaspor *L. barbatus* i *Ch. intermedia*.



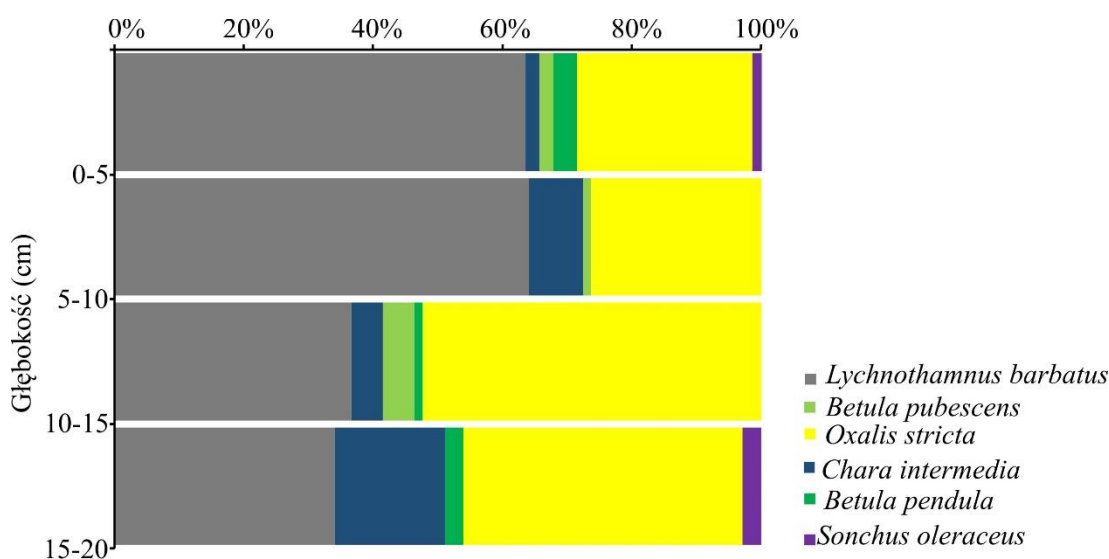
Rycina 9. Procentowy udział diaspor poszczególnych gatunków roślin w osadach dennych jeziora Rogóžno; stanowisko RA poboru rdzeni osadów dennych, gdzie już w latach 60. XX w. stwierdzono płyty zespołu *Lychnothamnetum barbati* (Karczmarz 1965, Karczmarz i Malicki 1971)

W stanowisku RA zagęszczenie oospor *L. barbatus* w warstwie powierzchniowej wynosiło ponad 57 tys. na metr kwadratowy i wzrastało w głąb profilu do ok. 137 tys. oospor/m² w warstwie najgłębszej (Tab. 8). W sprzypadku

stanowisk RB, RC i RD najwyższą liczbę diaspor tego gatunku stwierdzono w próbach wziętych z głębokości 5-10 cm, a wynosiły one odpowiednio ok. 57 tys., 108 tys. i 101 tys. oospor na metr kwadratowy (Tab. 9-11). Zagęszczenie oospor w tym poziomie osadów było kilkakrotnie wyższe niż w poziomach położonych niżej.

Tabela 8. Wertykalne zróżnicowanie banku diaspor jeziora Rogóżno (stanowisko RA)

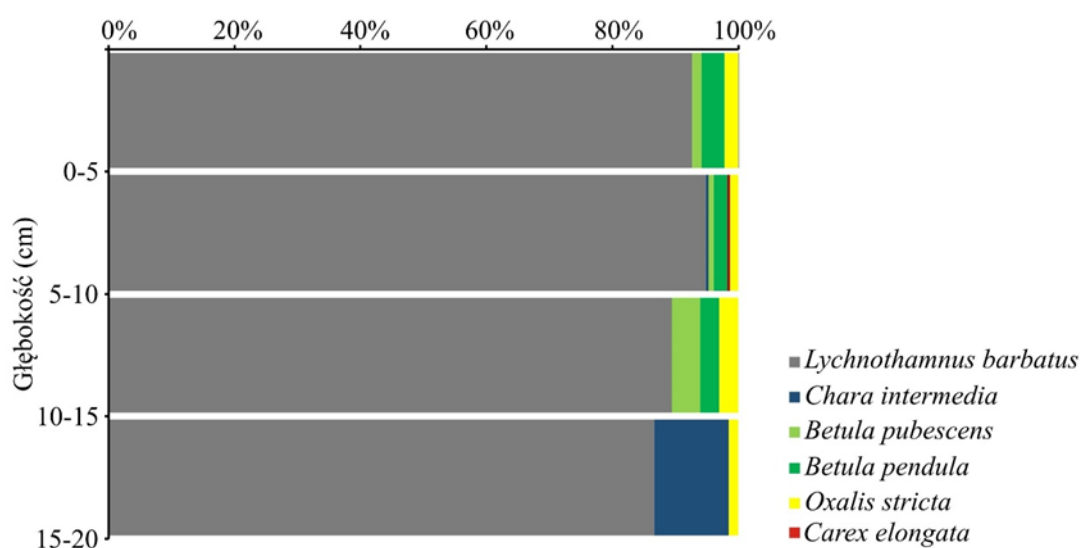
Gatunek	Liczba diaspor/m ²			
	0-5 cm	5-10 cm	10-15 cm	15-20 cm
<i>Lychnothamnus barbatus</i>	57458	110868	134041	137332
<i>Chara intermedia</i>	0	612	4980	10706
<i>Oxalis stricta</i>	1773	3683	717	0
<i>Sonchus oleraceus</i>	599	607	0	0
<i>Betula pendula</i>	8267	3061	4981	559
<i>Betula pubescens</i>	3535	1842	0	0
<i>Bryum pseudotriquetrum</i>	0	4279	5693	12406
<i>Carex elongata</i>	1185	1219	0	0
Suma	72818	126170	150412	161002



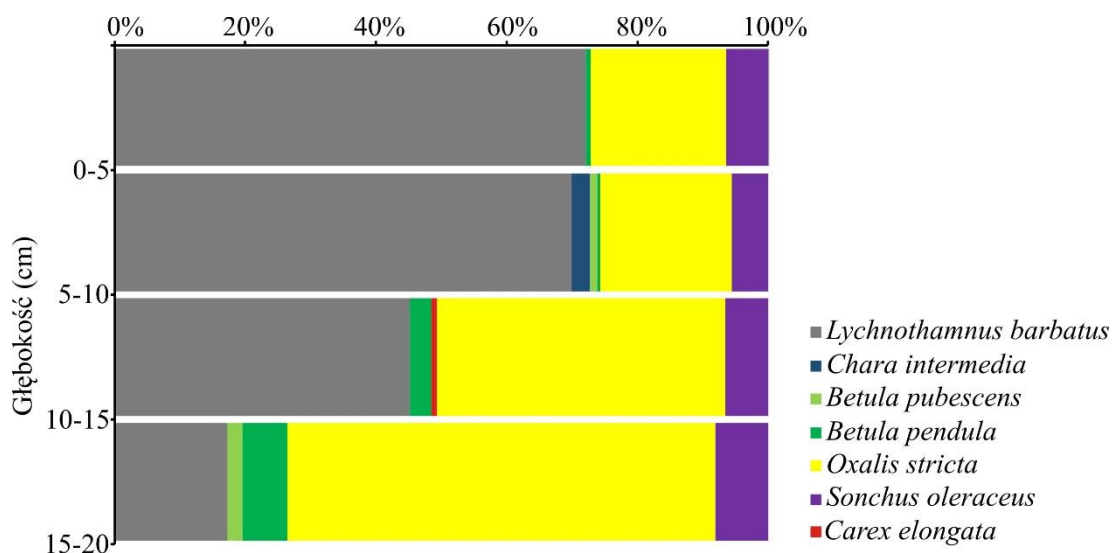
Rycina 10. Procentowy udział diaspor poszczególnych gatunków roślin w osadach dennych jeziora Rogóżno; stanowisko RB poboru rdzeni osadów dennych, gdzie już w latach 60. XX w. stwierdzono płyty zespołu *Lychnothamnetum barbati* (Karczmarz 1965, Karczmarz i Malicki 1971)

Tabela 9. Wertykalne zróżnicowanie banku diaspor jeziora Rogóżno (stanowisko RB)

Gatunek	Liczba diaspor/m ²			
	0-5 cm	5-10 cm	10-15 cm	15-20 cm
<i>Lychnothamnus barbatus</i>	44594	57460	15063	12825
<i>Chara intermedia</i>	1546	7463	2002	6401
<i>Oxalis stricta</i>	19020	23639	21528	16235
<i>Sonchus oleraceus</i>	1008	0	0	1088
<i>Betula pendula</i>	2560	0	497	1067
<i>Betula pubescens</i>	1523	1064	2007	0
Suma	70250	89626	41097	37616

**Rycina 11.** Procentowy udział diaspor poszczególnych gatunków roślin w osadach dennych jeziora Rogóżno; stanowisko RC poboru rdzeni osadów dennych, gdzie podwodne łąki *Lychnothamnetum barbati* zarejestrowano po raz pierwszy w latach 90. XX w. (Ciecierska i Radwan 2000, Sugier 2008)**Tablica 10.** Wertykalne zróżnicowanie banku diaspor jeziora Rogóżno (stanowisko RC)

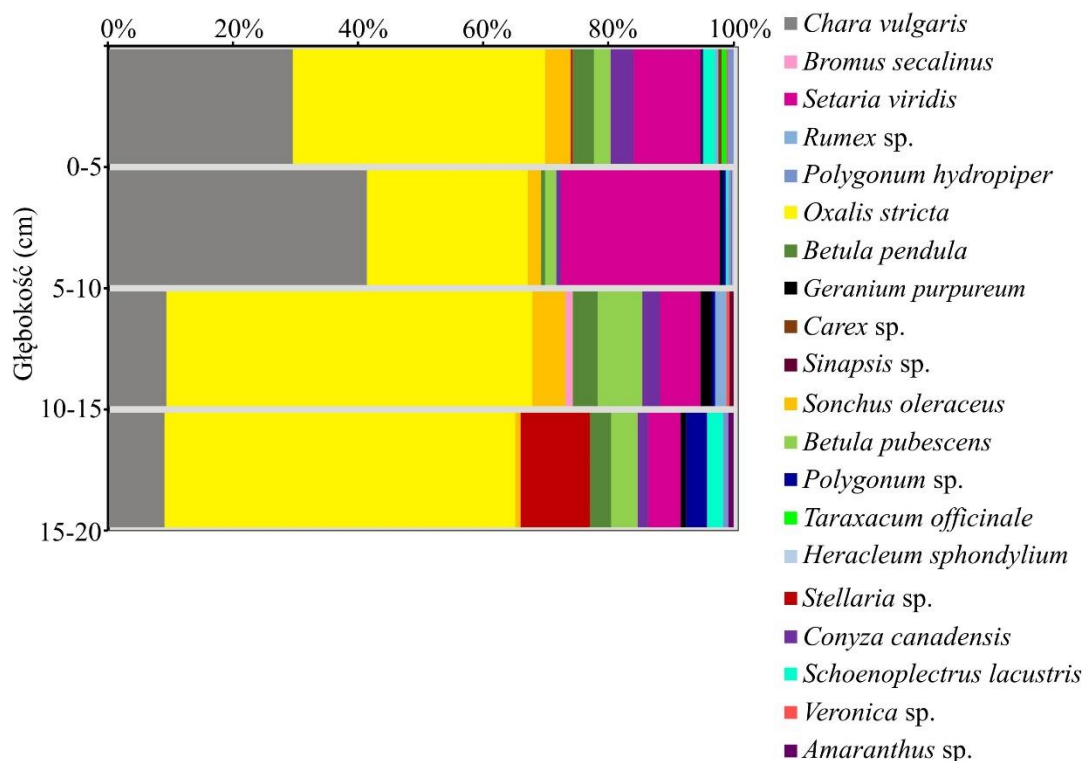
Gatunek	Liczba diaspor/m ²			
	0-5 cm	5-10 cm	10-15 cm	15-20 cm
<i>Lychnothamnus barbatus</i>	79481	108228	29933	27571
<i>Chara intermedia</i>	0	495	0	3748
<i>Oxalis stricta</i>	1878	1480	1014	503
<i>Betula pendula</i>	3125	2460	1014	0
<i>Betula pubescens</i>	1251	993	1524	0
<i>Carex elongata</i>	0	498	0	0
Suma	85735	114155	33485	31822



Rycina 12. Procentowy udział diaspor poszczególnych gatunków roślin w osadach dennych jeziora Rogóžno; stanowisko RD poboru rdzeni osadów dennych, gdzie podwodne łąki *Lychnothamnetum barbati* zarejestrowano po raz pierwszy w latach 90. XX w. (Ciecierska i Radwan 2000, Sugier 2008)

Tablica 11. Wertykalne zróżnicowanie banku diaspor jeziora Rogóžno (stanowisko RD)

Gatunek	Liczba diaspor/m ²			
	0-5 cm	5-10 cm	10-15 cm	15-20 cm
<i>Lychnothamnus barbatus</i>	93191	101645	29745	7726
<i>Chara intermedia</i>	0	4021	0	0
<i>Oxalis stricta</i>	26814	29296	29056	29365
<i>Sonchus oleraceus</i>	8280	8043	4310	3619
<i>Betula pendula</i>	972	574	2165	3097
<i>Betula pubescens</i>	0	1723	0	1043
<i>Carex elongata</i>	0	0	536	0
Suma	129258	145301	65812	44850



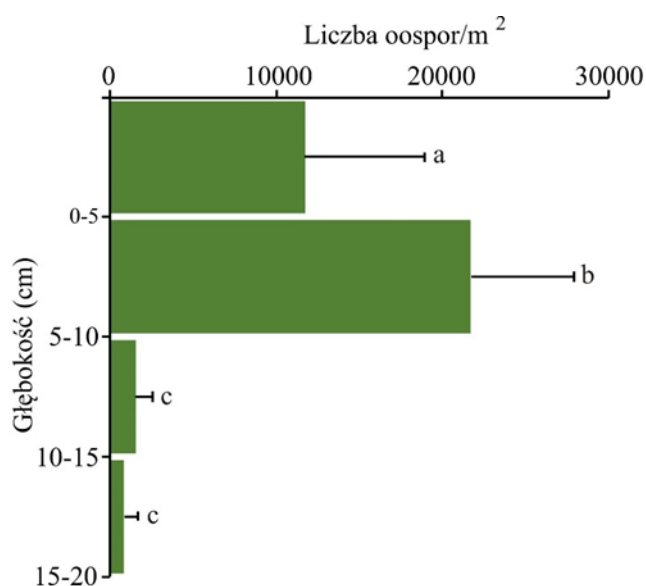
Rycina 13. Procentowy udział diaspor poszczególnych gatunków roślin w osadach dennych jeziora Słone

Podobnie jak w przypadku j. Moszne dominujący udział w banku nasion j. Słone mają gatunki lądowe, od ok. 60% w warstwie 5-10 cm do 91% w warstwach 10-15 i 15-20 cm (Ryc. 13). Grupę makrofitów reprezentuje *Ch. vulgaris* oraz *Schoenoplectus lacustris*. Spośród gatunków lądowych w znacznym zagęszczeniu (więcej niż 10000 nasion na metr kwadratowy) występowały diaspory *O. stricta* (Tab. 12). Oospory ramienicy pospolitej stanowią w banku diaspor od ok. 9% w warstwach 10-15 cm i 15-20 cm do ok. 40% w warstwie 5-10 cm. Diaspory gatunków anemochorycznych, np. *B. pendula*, *B. pubescens* oraz *C. canadensis* reprezentowane są mniej licznie wzdłuż całego profilu (Tab. 12). Diaspory *B. secalinus*, *Taraxacum officinale*, *Veronica sp.* i *Sinapsis sp.* występowały sporadycznie, a ich zagęszczenie nie przekraczało 300 nasion na metr kwadratowy (Tab. 12).

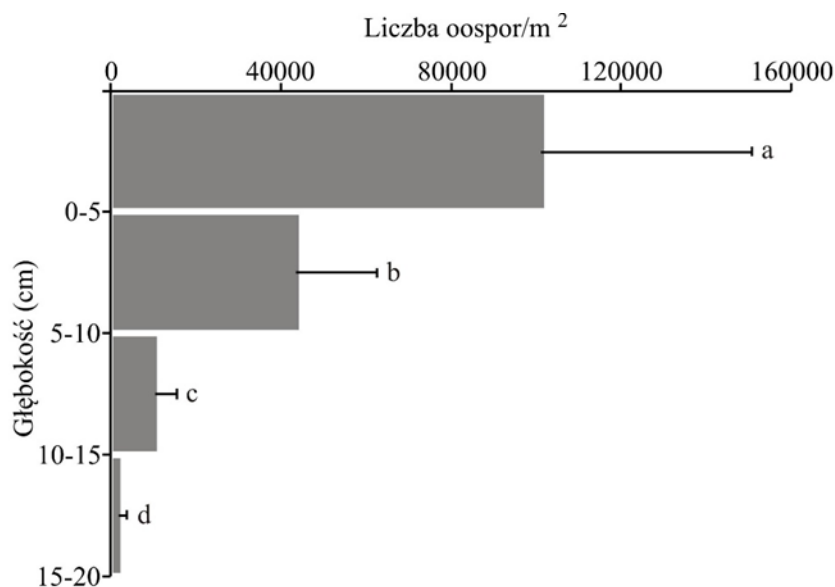
Tablica 12. Zróżnicowanie banku diaspor w osadach dennych jeziora Słone

Gatunek	Liczba diaspor/m ²			
	0-5 cm	5-10 cm	10-15 cm	15-20 cm
<i>Chara vulgaris</i>	11500	21500	1500	1000
<i>Oxalis stricta</i>	15666	13307	9438	6229
<i>Sonchus oleraceus</i>	1604	1133	849	94
<i>Stellaria</i> sp.	94	0	0	1227
<i>Bromus secalinus</i>	0	0	189	0
<i>Betula pendula</i>	1321	283	661	378
<i>Betula pubescens</i>	1038	944	1133	472
<i>Conyza canadensis</i>	1416	378	472	189
<i>Setaria viridis</i>	4153	13213	1038	566
<i>Geranium robertianum</i>	94	189	283	94
<i>Polygonum</i> sp.	94	283	94	378
<i>Schoenoplectus lacustris</i>	755	189	0	283
<i>Rumex</i> sp.	189	94	283	0
<i>Carex</i> sp.	189	0	0	0
<i>Taraxacum officinale</i>	283	0	0	0
<i>Veronica</i> sp.	94	0	94	0
<i>Polygonum hydropiper</i>	378	189	0	94
<i>Sinapsis</i> sp.	0	94	94	0
<i>Heracleum sphondylium</i>	0	94	0	0
<i>Amaranthus</i> sp.	0	0	0	94
Suma	38869	51889	16128	11098

Pionowe rozmieszczenie poszczególnych kategorii diaspor *Ch. vulgaris* w osadach j. Słone przedstawiają ryciny od 14 do 16. W warstwie wierzchniej stwierdzono ich przeciętnie ponad 10 tys./m², w warstwie 5-10 cm prawie 2 razy więcej, natomiast w osadach położonych niżej zaledwie ok. 1 tys./ m².

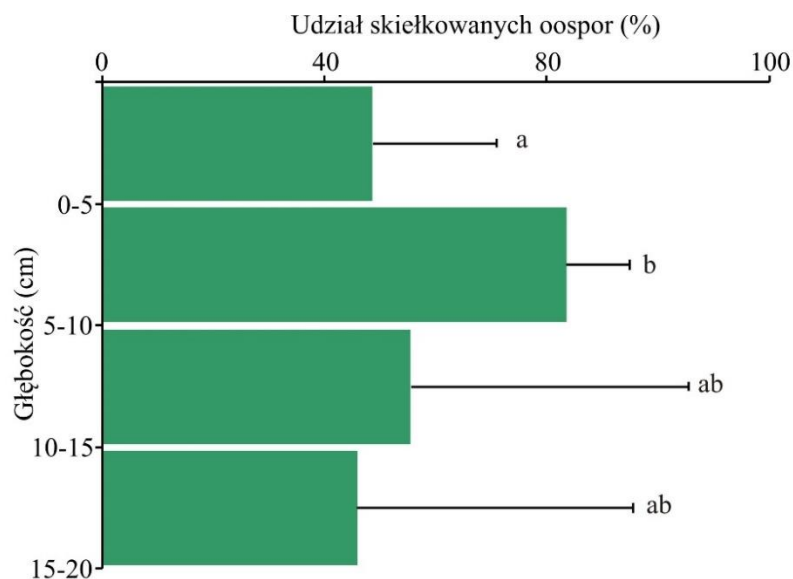
**Rycina 14.** Zróżnicowanie zagęszczenia potencjalnie żywych oospor *Chara vulgaris* w jeziorze Słone; te same litery oznaczają brak statystycznie istotnych różnic

Najwięcej martwych diaspor *Ch. vulgaris* (ponad 100 tys./m²) znaleziono w warstwie powierzchniowej, natomiast w poziomie niżej położonym (5-10 cm) było ich ok. 40 tys./m². Wraz ze wzrostem głębokości istotnie malało zagęszczenie oospor martwych (Ryc. 15).



Rycina 15. Zróżnicowanie zagęszczenia martwych oospor *Chara vulgaris* w jeziorze Słone; te same litery oznaczają brak statystycznie istotnych różnic

Wyniki Eksperymentu I przeprowadzonego w warunkach zewnętrznych wykazały, że zdolność kiełkowania diaspor *Ch. vulgaris* zdeponowanych w warstwie wierzchniej osadów dennych j. Słone wynosiła ponad 40%, istotnie wyższa jednak była w warstwie 5-10 cm i wynosiła powyżej 80%. W kolejnych wyróżnionych poziomach przeciętna wartość tego parametru była podobna (Ryc. 16).

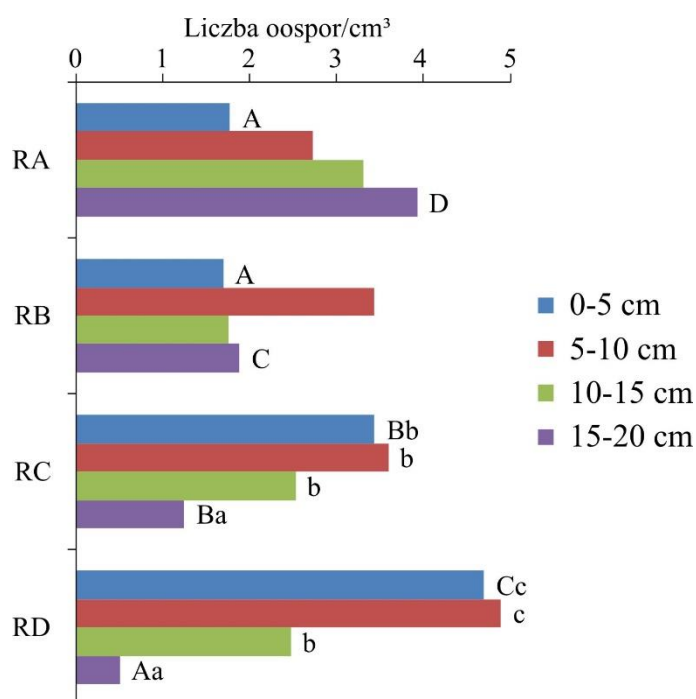


Rycina 16. Udział skielkowanych diaspor *Chara vulgaris* w jeziorze Słone; te same litery oznaczają brak statystycznie istotnych różnic

4.4. Historia roślinności a kształtowanie się podwodnego banku diaspor oraz zdolność kiełkowania oospor *Lychnothamnus barbatus*

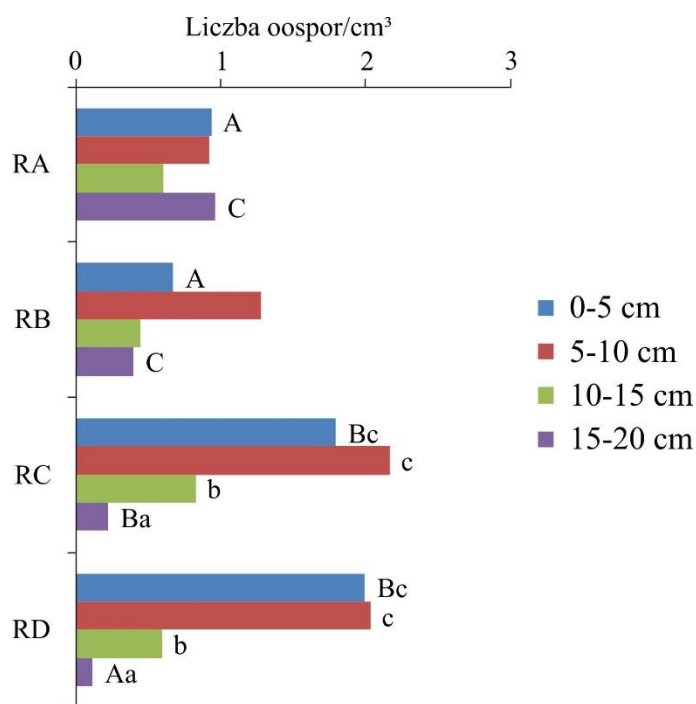
Zagęszczenie całkowitej liczby oospor *L. barbatus* w osadach dennych w stanowisku RA w j. Rogóźno wynosiło od 1,78 oospor/cm³ w warstwie 0-5 cm do 3,93 oospor/cm³ w warstwie 15-20 cm, natomiast w stanowisku RB od 1,70 oospor/cm³ w warstwie 0-5 cm do 3,44 oospor/cm³ w warstwie 5-10 cm (Ryc. 17). Pomimo dużego zróżnicowania średnich wartości całkowitej liczby oospor w gradiencie głębokości nie stwierdzono statystycznie istotnych różnic między wartościami tego parametru w badanych stanowiskach. Z kolei w stanowisku RC całkowita liczba diaspor *L. barbatus* w osadach dennych wynosiła od 1,24 oospor/cm³ w warstwie 15-20 cm do 3,60 oospor/cm³ w warstwie 5-10 cm, natomiast w stanowisku RD od 0,51 oospor/cm³ w warstwie 15-20 cm do 4,89 oospor/cm³ w warstwie 5-10 cm. W tych dwóch stanowiskach stwierdzono statystycznie istotne różnice między wartościami badanego parametru w poszczególnych warstwach osadów. W stanowisku RC całkowita liczba oospor w warstwach 0-5 cm i 5-10 cm była prawie 3-krotnie, a w warstwie 10-15 cm dwukrotnie wyższa niż w warstwie 15-20 cm. Z kolei w stanowisku RD całkowita liczba oospor w warstwach 0-5 cm i 5-10 cm była ponad 9-krotnie, a w warstwie 10-15 cm prawie 5-krotnie wyższa niż w warstwie najniższej.

Porównanie całkowitej liczby oospor *L. barbatus* w obrębie każdego z poszczególnych poziomów osadów dennych wszystkich badanych stanowisk wykazało występowanie statystycznie istotnych różnic w poziomach 0-5 cm oraz 15-20 cm (Ryc. 17). Zagęszczenie diaspor w poziomie 0-5 cm było podobne w stanowiskach RA oraz RB, natomiast istotnie niższe w relacji do stanowisk RC i RD. Z kolei zagęszczenie diaspor w poziomie 15-20 cm było 2-krotnie większe w stanowisku RA niż w stanowisku RB, ponad 3-krotnie większe niż w stanowisku RC ponad 7-krotnie większe niż w stanowisku RD.



Rycina 17. Zagęszczenie całkowitej liczby oospor *Lychnothamnus barbatus* w osadach dennych jeziora Rogóżno; RA, RB – stanowiska poboru rdzeni osadów dennych, gdzie już w latach 60. XX w. stwierdzono płyty zespołu *Lychnothamnetum barbati* (Karczmarz 1965, Karczmarz i Malicki 1971); RC, RD – stanowiska poboru rdzeni osadów dennych, gdzie podwodne łąki wspomnianego zbiorowiska zarejestrowano po raz pierwszy w latach 90. XX w. (Ciecierska i Radwan 2000, Sugier 2008); A, B – porównanie zagęszczenia całkowitej liczby oospor w obrębie każdej warstwy rdzeni osadów dennych pomiędzy stanowiskami; różnice istotne statystycznie, $p < 0,05$; a, b – porównanie zagęszczenia całkowitej liczby oospor w obrębie każdego stanowiska pomiędzy warstwami osadów dennych; różnice istotne statystycznie, $p < 0,05$

Zagęszczenie potencjalnie żywych oospor *L. barbatus* w osadach dennych w stanowisku RA wynosiło od 0,61 oospor/cm³ w warstwie 10-15 cm do 0,97 oospor/cm³ w warstwie 15-20 cm, natomiast w stanowisku RB od 0,40 oospor/cm³ w warstwie 15-20 cm do 1,28 oospor/cm³ w warstwie 5-10 cm (Ryc. 18).



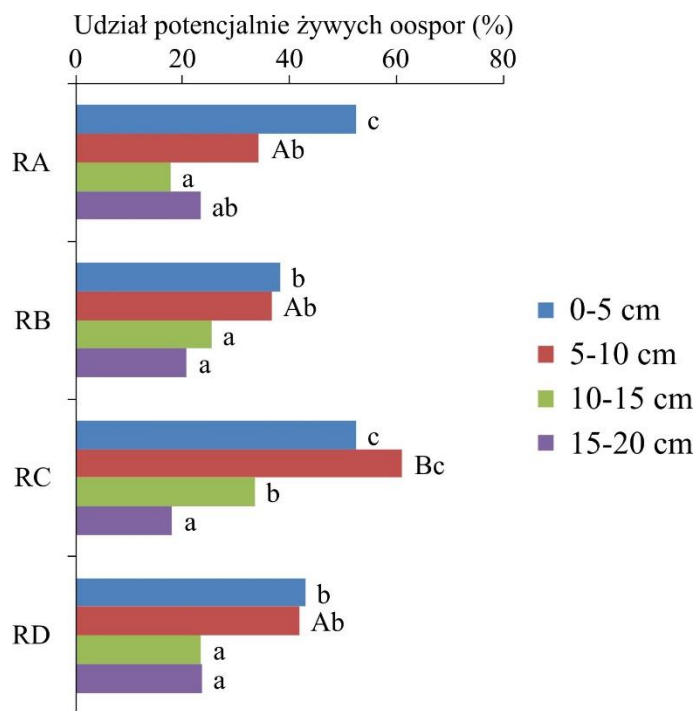
Rycina 18. Zagęszczenie potencjalnie żywych oospor *Lychnothamnus barbatus* w osadach dennych jeziora Rogóżno; RA, RB – stanowiska poboru rdzeni osadów dennych, gdzie już w latach 60. XX w. stwierdzono płyty zespołu *Lychnothamnetum barbati* (Karczmarz 1965, Karczmarz i Malicki 1971); RC, RD – stanowiska poboru rdzeni osadów dennych, gdzie podwodne łąki wspomnianego zbiorowiska zarejestrowano po raz pierwszy w latach 90. XX w. (Ciecierska i Radwan 2000, Sugier 2008); A, B – porównanie zagęszczenia potencjalnie żywych oospor w obrębie każdej warstwy rdzeni osadów dennych pomiędzy stanowiskami; różnice istotne statystycznie, $p < 0,05$; a, b – porównanie zagęszczenia potencjalnie żywych oospor w obrębie każdego stanowiska pomiędzy warstwami osadów dennych; różnice istotne statystycznie, $p < 0,05$

Podobnie jak w przypadku całkowitej liczby oospor, pomimo dużego zróżnicowania liczby potencjalnie żywych oospor, nie stwierdzono statystycznie istotnych różnic między wartościami tego parametru w gradiencie głębokości. Z kolei w stanowisku RC liczba potencjalnie żywych diaspor *L. barbatus* w osadach dennych wynosiła od 0,22 oospor/cm³ w warstwie 15-20 cm do 2,16 oospor/cm³ w warstwie 5-10 cm, natomiast w stanowisku RD od 0,11 oospor/cm³ w warstwie 15-20 cm do 2,03 oospor/cm³ w warstwie 5-10 cm. W tych dwóch stanowiskach, podobnie jak w przypadku całkowitej liczby oospor, stwierdzono statystycznie istotne różnice między zagęszczeniem potencjalnie żywych oospor w poszczególnych warstwach osadów. W stanowisku RC liczba potencjalnie żywych oospor w warstwach 0-5 cm i 5-10 cm była ponad 2-krotnie wyższa niż w warstwie 15-20 cm i ponad 8-krotnie wyższa niż w warstwie najniższej. Z kolei w stanowisku RD całkowita liczba oospor w warstwach 0-5 cm i 5-10 cm była ponad

3-krotnie niż w warstwie 10-15 cm i kilkunastokrotnie wyższa niż w warstwie 15-20 cm.

Porównanie zagęszczenia potencjalnie żywych oospor *L. barbatus* w osadach dennych w obrębie każdego z poszczególnych poziomów osadów dennych czterech badanych stanowisk (RA, RB, RC, RD) wykazało występowanie statystycznie istotnych różnic w poziomach 0-5 cm oraz 15-20 cm. Zagęszczenie diaspor w poziomie 0-5 cm było zbliżone w stanowiskach RA oraz RB, natomiast istotnie niższe w relacji do stanowisk RC i RD (Ryc. 18). Z kolei zagęszczenie diaspor w poziomie 15-20 cm było ponad 2-krotnie większe w stanowisku RA niż w stanowisku RB, ponad 3-krotnie większe niż w stanowisku RC oraz prawie 9-krotnie większe niż w stanowisku RD.

Udział potencjalnie żywych oospor *L. barbatus* w osadach dennych wszystkich stanowisk badawczych malał wraz ze wzrostem głębokości, a różnice były istotne statystycznie. W stanowisku RA wartość tego parametru wynosiła przeciętnie od 52,4% w warstwie 0-5 cm do 17,8% w warstwie 10-15 cm (Ryc. 19). W stanowiskach RB, RC i RD udział potencjalnie żywych oospor w dwóch wierzchnich warstwach osadów był zbliżony i statystycznie istotnie wyższy w stosunku do wartości tego parametru odnotowanych w kolejnych dwóch warstwach – 10-15 cm i 15-20 cm. W stanowisku RB udział potencjalnie żywych oospor *L. barbatus* w osadach dennych wynosił przeciętnie od 38,3% w warstwie 0-5 cm do 17,8% w warstwie 15-20 cm. W stanowisku RC przeciętne wartości omawianego parametru wynosiły od 61,0% w warstwie 5-10 cm do 18,0% w warstwie 15-20 cm. Z kolei w stanowisku RC udział potencjalnie żywych oospor *L. barbatus* w osadach dennych wynosił przeciętnie od 43,1% w warstwie 0-5 cm do 23,5% w warstwie 10-15 cm.

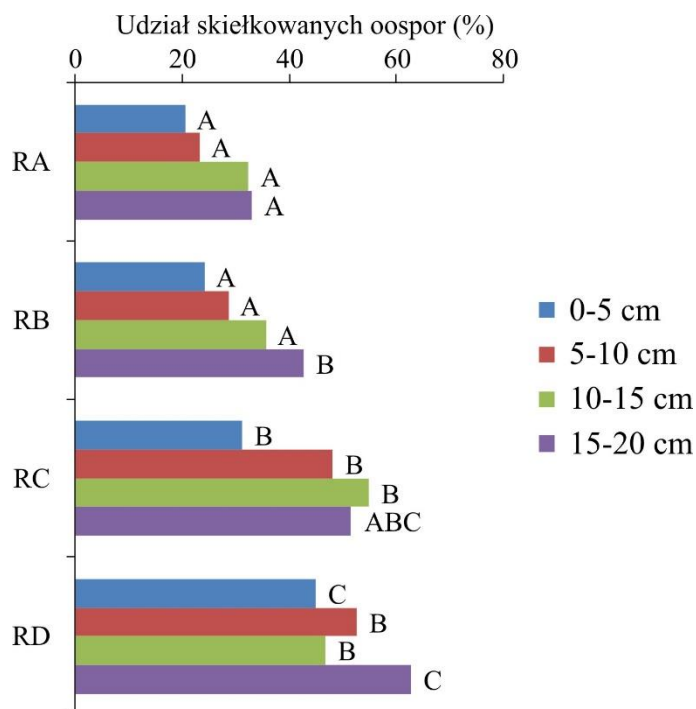


Rycina 19. Procentowy udział potencjalnie żywych oospor *Lychnothamnus barbatus* w osadach dennych jeziora Rogóźno; RA, RB – stanowiska poboru rdzeni osadów dennych, gdzie już w latach 60. XX w. stwierdzono płyty zespołu *Lychnothamnetum barbati* (Karczmarz 1965, Karczmarz i Malicki 1971); RC, RD – stanowiska poboru rdzeni osadów dennych, gdzie podwodne łąki wspomnianego zbiorowiska zarejestrowano po raz pierwszy w latach 90. XX w. (Ciecierska i Radwan 2000, Sugier 2008); A, B – porównanie procentowego udziału potencjalnie żywych oospor w obrębie każdej warstwy rdzeni osadów dennych pomiędzy stanowiskami; różnice istotne statystycznie, $p < 0,05$; a, b – porównanie procentowego udziału potencjalnie żywych oospor w obrębie każdego stanowiska pomiędzy warstwami osadów dennych; różnice istotne statystycznie, $p < 0,05$

Porównanie udziału potencjalnie żywych oospor *L. barbatus* w osadach dennych w obrębie każdego z poszczególnych poziomów czterech badanych stanowisk (RA, RB, RC, RD) wykazało występowanie statystycznie istotnych różnic jedynie na głębokości 5-10 cm (Ryc. 19). Wartość omawianego parametru w tymże poziomie była podobna w stanowiskach RA, RB i RD i wynosiła od 34,3% do 41,8%, natomiast istotnie wyższy udział potencjalnie żywych oospor był znamienny dla stanowiska RC i wynosił 61,0%.

Zdolności kiełkowania oospor *L. barbatus* pozyskanych z osadów w stanowisku RA wynosiła od 20,5% w próbach pobranych z głębokości 0-5 cm do 33% w próbach pobranych z najgłębszego poziomu (15-20 cm). Podobnie w przypadku stanowiska RB, najniższe i najwyższe przeciętne wartości omawianego parametru stwierdzono w próbach wziętych z głębokości najmniejszej i największej, a wynosiły one odpowiednio – 24,1% i 42,6% (Ryc. 20). W stanowisku RC najniższą zdolności kiełkowania oospor (31,1%) stwierdzono w

próbach osadów pobranych z głębokości 0-5 cm, natomiast najwyższą (54,7%) w próbach osadów pobranych z głębokości 10-15 cm. W przypadku stanowiska RD, najniższe i najwyższe przeciętne wartości omawianego parametru stwierdzono w próbach wziętych z głębokości 0-5 cm i 15-20 cm, a wynosiły one odpowiednio – 44,9% i 62,6%. Analiza statystyczna nie wykazała jednak istotnych różnic w zakresie tego parametru między próbami pochodzącymi z różnych głębokości w obrębie każdego z badanych stanowisk (RA, RB, RC, RD).



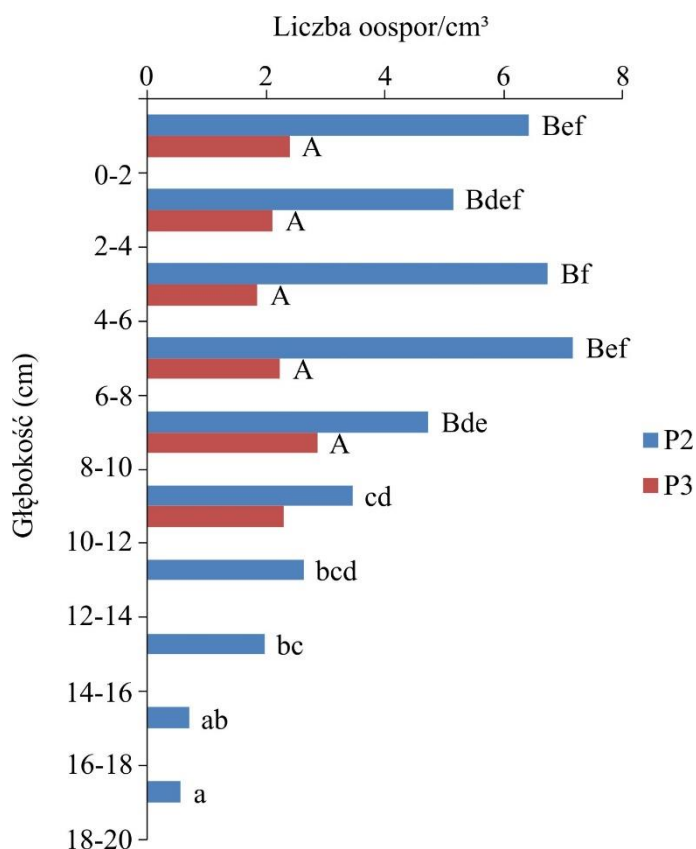
Rycina 20. Zdolność kiełkowania oospor *Lychnothamnus barbatus* pobranych z osadów dennych jeziora Rogóznio; RA, RB – stanowiska poboru rdzeni osadów dennych, gdzie już w latach 60. XX w. stwierdzono płyty zespołu *Lychnothamnetum barbati* (Karczmarz 1965, Karczmarz i Malicki 1971); RC, RD – stanowiska poboru rdzeni osadów dennych, gdzie podwodne łąki wspomnianego zbiorowiska zarejestrowano po raz pierwszy w latach 90. XX w. (Ciecierska i Radwan 2000, Sugier 2008); A, B – porównanie zdolności kiełkowania oospor w obrębie każdej warstwy rdzeni osadów dennych pomiędzy stanowiskami; różnice istotne statystycznie, $p < 0,05$; a, b – porównanie zdolności kiełkowania oospor w obrębie każdego stanowiska pomiędzy warstwami osadów dennych; różnice istotne statystycznie, $p < 0,05$

Porównanie zdolności kiełkowania oospor *L. barbatus* pozyskanych z poszczególnych poziomów osadów dennych czterech badanych stanowisk wykazało występowanie statystycznie istotnych różnic w zakresie tego parametru między stanowiskami w obrębie każdej badanej warstwy osadów (Ryc. 20). Zdolność kiełkowania diaspor pobranych z osadów na gł. 0-5 cm, w stanowiskach RA i RB była podobna. Analogiczną sytuację stwierdzono w przypadku poziomów

5-10 cm oraz 10-15 cm tychże stanowisk. Zdolność kiełkowania diaspor pozyskanych z trzech górnych poziomów osadów w stanowiskach RA i RB była jednak statystycznie istotnie niższa w relacji do wartości tego parametru określonego dla stanowisk RC i RD.

4.5. Wpływ głębokości występowania roślinności w jeziorze Rogóźno na kształtowanie się podwodnego banku oospor *Lychnothamnus barbatus*

Analizując 2 cm odcinki rdzeni pobranych z miejsca, gdzie woda osiągała gł. 2 m (stanowisko P2) stwierdzono, że całkowita liczba oospor *L. barbatus* była zbliżona w wierzchniej 10 cm warstwie i wynosiła od 4,73 oospor/cm³ w warstwie osadów 8-10 cm do 7,16 oospor /cm³ w warstwie osadów 6-8 cm (Ryc. 21).



Rycina 21. Całkowita liczba oospor *Lychnothamnus barbatus* w osadach dennych jeziora Rogóźno w zależności od głębokości wody w litoralu; P2 – stanowisko (gł. wody 2 m); P3 – stanowisko (gł. wody 3 m); A, B – porównanie zagęszczenia całkowitej liczby oospor w obrębie każdej warstwy rdzeni osadów dennych pomiędzy stanowiskami; różnice istotne statystycznie, $p < 0,05$; a, b – porównanie zagęszczenia całkowitej liczby oospor w obrębie każdego stanowiska pomiędzy warstwami osadów dennych; różnice istotne statystycznie, $p < 0,05$

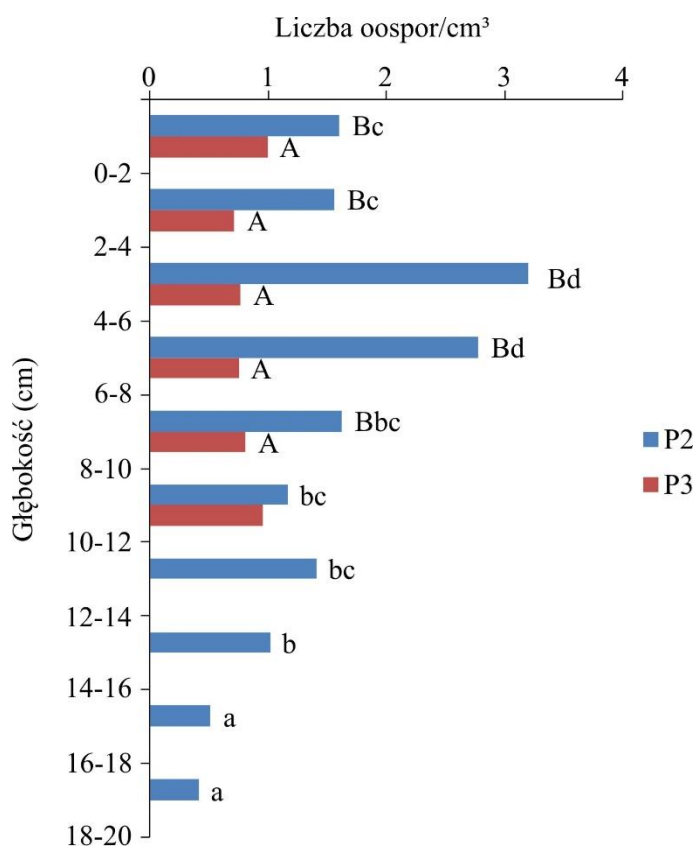
Wraz ze wzrostem głębokości osadów (poniżej 10 cm) stwierdzono stopniowy spadek zagęszczenia do 0,56 oospor/cm³ w warstwie najniższej, a różnice były istotne statystycznie. Całkowita liczba diaspor w warstwach wierzchnich w tym stanowisku była kilkukrotnie wyższa w porównaniu do zagęszczenia na gł. 14-20 cm. Z kolei w przypadku rdzeni pobranych z głębokości 3 m (stanowisko P3) obecność oospor *L. barbatus* stwierdzono jedynie w wierzchniej 12 cm warstwie osadów dennych. Zagęszczenie diaspor wynosiło od 1,85 oospor/cm³ w warstwie 4-6 cm do 2,85 oospor/cm³ w warstwie 8-10 cm, a różnice nie były istotne statystycznie.

Porównanie zagęszczenia oospor *L. barbatus* pomiędzy stanowiskami P2 oraz P3 w obrębie każdej warstwy osadów z osobna wykazało statystycznie istotne różnice z wyjątkiem warstwy 10-12 cm (Ryc. 21). Całkowita liczba oospor w poszczególnych warstwach osadów zdeponowanych w stanowisku P2 była kilkakrotnie wyższa niż w osadach rdzeni pobranych na stanowisku P3.

Analiza próbek osadów o grubości 2 cm pobranych z miejsca w litoralu, gdzie woda osiągała gł. 2 m (stanowisko P2) wykazała, że liczba potencjalnie żywych oospor *L. barbatus* w warstwach 4-6 i 6-8 cm była zbliżona i statystycznie istotnie większa od liczby potencjalnie żywych oospor w pozostałych warstwach, a wynosiła odpowiednio 3,20 i 2,78 oospor/cm³ (Ryc. 22). Tylko około połowę tej ilości zawierały pozostałe warstwy osadów do gł. 10 cm. Wraz ze wzrostem głębokości osadów zarejestrowano stopniowy spadek zagęszczenia do 0,56 oospor/cm³ w warstwie najniższej, a różnice były istotne statystycznie. Całkowita liczba diaspor w warstwach wierzchnich była kilkukrotnie wyższa w porównaniu do zagęszczenia na gł. 14-20 cm. Z kolei w rdzeniach pobranych w stanowisku P3 obecność potencjalnie żywych oospor *L. barbatus* stwierdzono jedynie w wierzchniej 12 cm warstwie osadów dennych. Zagęszczenie diaspor wynosiło od 0,72 oospor/cm³ w warstwie 2-4 cm do 1,00 oospor/cm³ w warstwie 0-2 cm. Analiza statystyczna nie wykazała różnic istotnych statystycznie w zagęszczeniu potencjalnie żywych oospor między warstwami.

Porównanie zagęszczenia potencjalnie żywych oospor *L. barbatus* pomiędzy rdzeniami pobranymi w stanowiskach P2 i P3 m (profil P3) w obrębie każdej wyróżnionej 2 cm warstwy osadów wykazało statystycznie istotne różnice z wyjątkiem poziomu 10-12 cm (Ryc. 22). Liczba oospor zdeponowanych w osadach

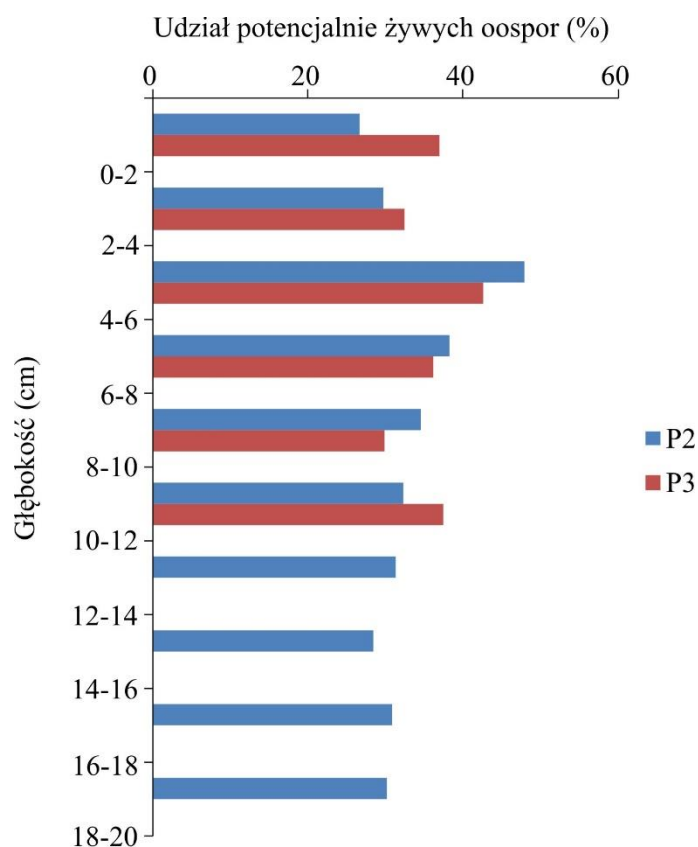
na gł. 4-8 cm była przeciętnie 3-krotnie większa w stanowisku P2 niż w stanowisku P3. Mniejsze różnice, niemniej istotne statystycznie, stwierdzono w pozostałych porównywanych próbach między stanowiskami P2 i P3.



Rycina 22. Liczba potencjalnie żywych oospor *Lychnothamnus barbatus* w osadach dennych jeziora Rogóźno w zależności od głębokości wody w litoralu; P2 – stanowisko (gł. wody 2 m); P3 – stanowisko (gł. wody 3 m); A, B – porównanie zagęszczenia potencjalnie żywych oospor w obrębie każdej warstwy rdzeni osadów dennych pomiędzy stanowiskami; różnice istotne statystycznie, $p < 0,05$; a, b – porównanie zagęszczenia potencjalnie żywych oospor w obrębie każdego stanowiska pomiędzy warstwami osadów dennych; różnice istotne statystycznie, $p < 0,05$

Procentowy udział potencjalnie żywych oospor *L. barbatus* w osadach dennych w stanowisku P2 wynosił przeciętnie od 26,6% w warstwie 0-2 cm do i 47,9% w warstwie 4-6 cm, jednak w większości warstw osadów było to ok. 30% (Ryc. 23). Nie stwierdzono statystycznie istotnych różnic między wartościami badanego parametru w gradiencie głębokości osadów dennych w tymże stanowisku. W przypadku stanowiska P3 procentowy udział potencjalnie żywych oospor *L. barbatus* w osadach dennych wynosił od 29,8% w warstwie 8-10 cm do i 42,6% w warstwie 4-6 cm. W tym stanowisku również nie stwierdzono statystycznie istotnych różnic między udziałem potencjalnie żywych oospor *L.*

barbatus w poszczególnych warstwach osadów dennych. Porównanie wartości omawianego parametru pomiędzy rdzeniami pobranymi ze stanowisk P2 i P3 w obrębie każdej z warstw, także nie wykazało statystycznie istotnych różnic.

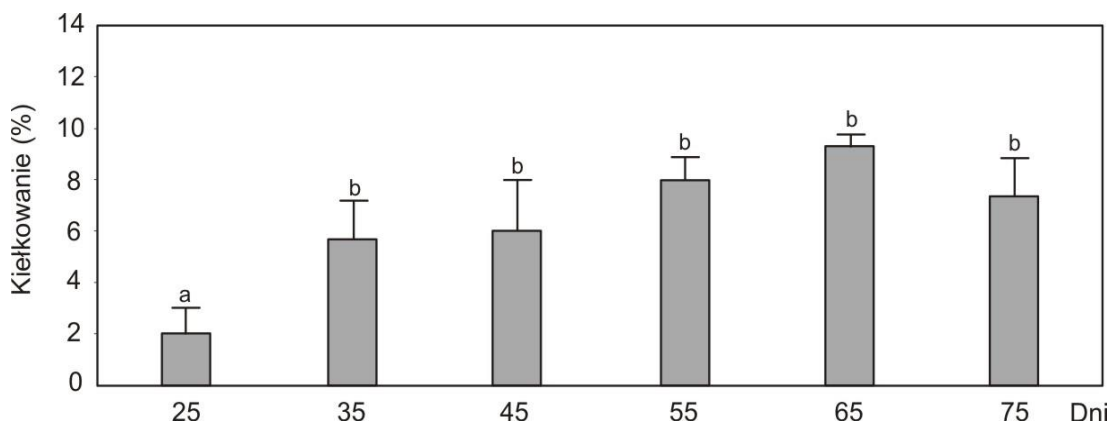


Rycina 23. Procentowy udział potencjalnie żywych oospor *Lychnothamnus barbatus* w osadach dennych jeziora Rogóźno w zależności od głębokości wody w litoralu; P2 – stanowisko (gł. wody 2 m); P3 – stanowisko (gł. wody 3 m); A, B – porównanie procentowego udziału potencjalnie żywych oospor w obrębie każdej warstwy rdzeni osadów dennych pomiędzy stanowiskami; różnice istotne statystycznie, $p < 0,05$; a, b – porównanie procentowego udziału potencjalnie żywych oospor w obrębie każdego stanowiska pomiędzy warstwami osadów dennych; różnice istotne statystycznie, $p < 0,05$

4.6. Wpływ przesuszenia plech ramienicy kolczastej *Chara intermedia* na cechy morfologiczne, stopień dojrzałości oraz dynamikę i zdolność kiełkowania oospor (Eksperyment II)

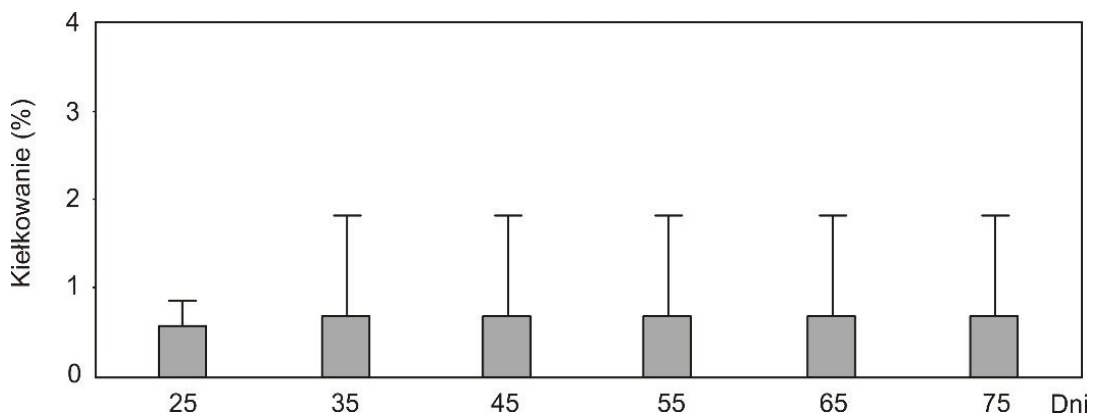
Dynamika kiełkowania wyróżnionych typów oospor kształtowała się odmiennie (Ryc. 24-27). W przypadku oospor z otoczką wapienną (gyrogonitów) pobranych z przesuszonych plech, po 25 dniach eksperymentu stwierdzono około 2% skielkowanych oospor, zaś w kolejnych odstępach czasowych około 6%, a wzrost był istotny statystycznie (Ryc. 24). Podczas kolejnych obserwacji

zarejestrowano wyższe wartości procentowego udziału skielkowanych oospor, jednak różnice między nimi nie były istotne statystycznie.



Rycina 24. Dynamika kielkowania oospor z otoczką wapienną (gyrogonitów) pobranych z przesuszonych plech ramienicy kolczastej *Chara intermedia*; te same litery oznaczają brak statystycznie istotnych różnic

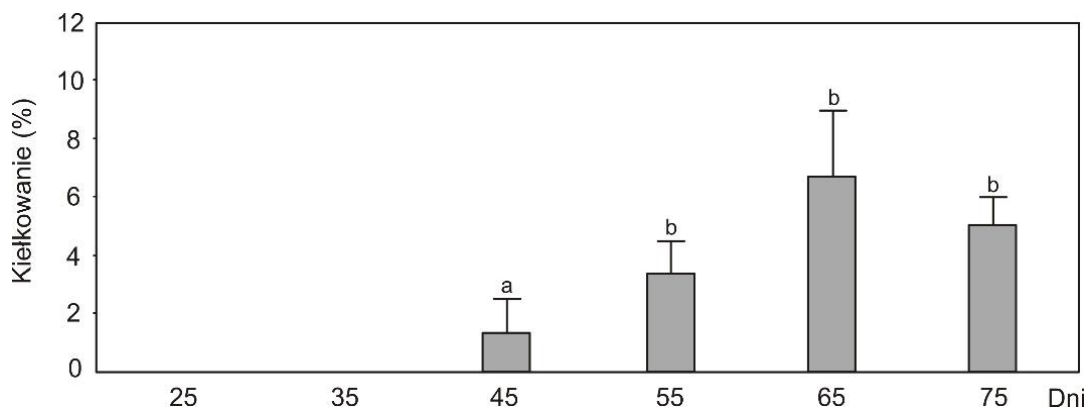
Oospory z otoczką wapienną (gyrogonity) w resztkach oosporangium pobrane z przesuszonych plech charakteryzowały się bardzo małym i bardzo zmiennym udziałem skielkowanych diaspor (Ryc. 25). Podczas trwania eksperymentu średni procentowy ich udział nie przekraczał 1%, a różnice między poszczególnymi etapami obserwacji nie były istotne statystycznie.



Rycina 25. Dynamika kielkowania oospor z otoczką wapienną (gyrogonitów) w resztkach oosporangium pobranych z przesuszonych plech ramienicy kolczastej *Chara intermedia*

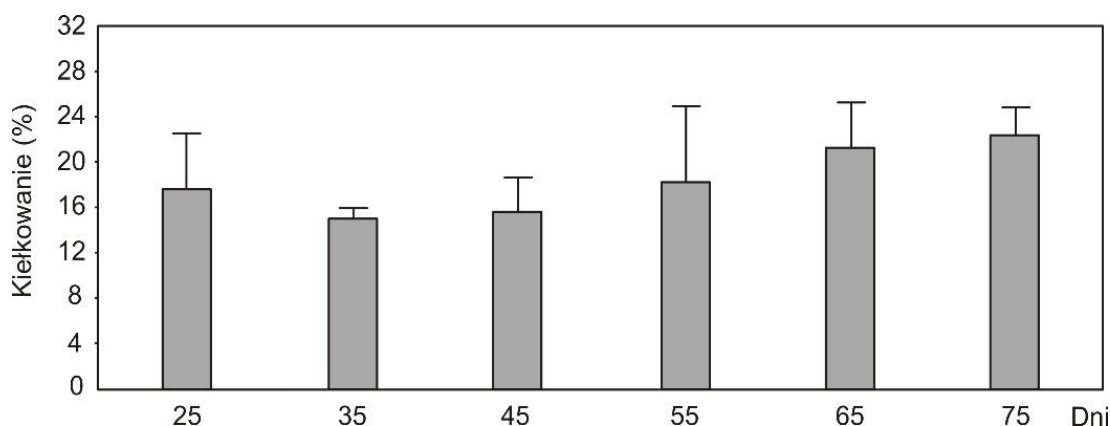
W przypadku oospor pozbawionych otoczki wapiennej pobranych z przesuszonych plech, skielkowane diaspor stwierdzono dopiero po 45 dniach od momentu rozpoczęcia eksperymentu, a procentowy ich udział wynosił około 1% (Ryc. 26). 10 dni później udział skielkowanych oospor był statystycznie istotnie wyższy w porównaniu do wyniku poprzedniej obserwacji i wynosił około 3%. W kolejnych terminach rejestrowano wzrost procentowego udziału skielkowanych

oospor do około 5-6%, jednak ze względu na dużą zmienność danych różnice między wartościami tego parametru nie były istotne statystycznie.



Rycina 26. Dynamika kiełkowania oospor bez otoczki wapiennej pobranych z przesuszonych plech ramienicy kolczastej *Chara intermedia*; te same litery oznaczają brak statystycznie istotnych różnic

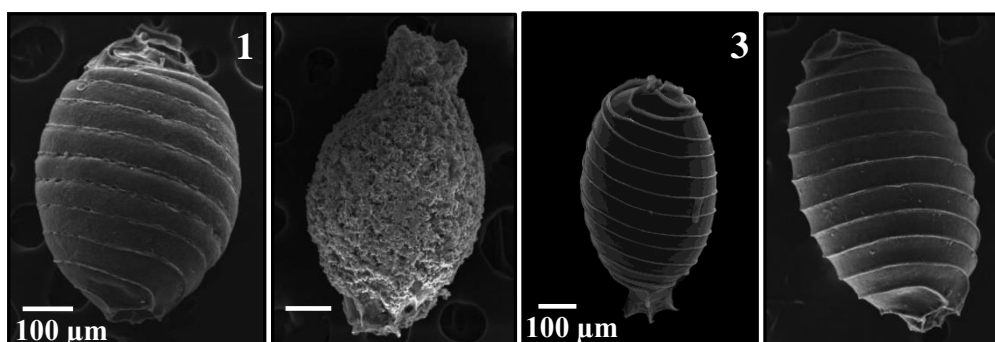
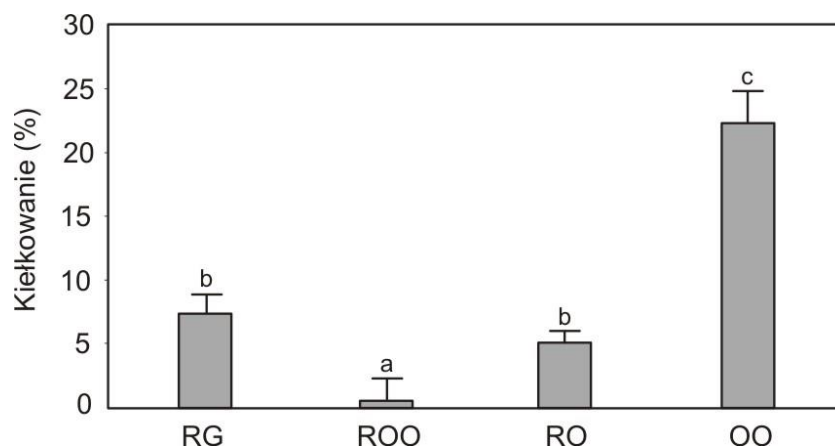
Procentowy udział skielkowanych oospor pobranych z osadu, już po 25 dniach trwania eksperymentu wynosił około 17% (Ryc. 27). Wartość tego parametru była kilkakrotnie wyższa w porównaniu do równoległych obserwacji trzech pozostałych typów diaspor pobranych z roślin (Ryc. 4-6). W kolejnych terminach obserwacji nie stwierdzono statystycznie istotnego wzrostu procentowego udziału skielkowanych oospor.



Rycina 27. Dynamika kiełkowania oospor ramienicy kolczastej *Chara intermedia* pobranych z osadu

Na podstawie przeprowadzonych obserwacji stwierdzono, że najmniejszą zdolnością kiełkowania (przeciętnie 2%) charakteryzowały się oospory z otoczką wapienną w resztkach oosporangium, a największą oospory pochodzące z podwodnego banku diaspor (Ryc. 28). W ostatnim terminie obserwacji (po 75 dniach) zarejestrowano ponad 20% skielkowanych oospor pochodzących z osadów, a ich zdolność kiełkowania była ponad trzykrotnie wyższa niż zdolność

kiełkowania oospor z otoczką wapienną, ponad czterokrotnie wyższa niż oospor bez otoczki wapiennej i aż ponad 20-krotnie wyższa w relacji do oospor z otoczką wapienną (gyrogonitów) w resztkach oosporangium (Ryc. 28).



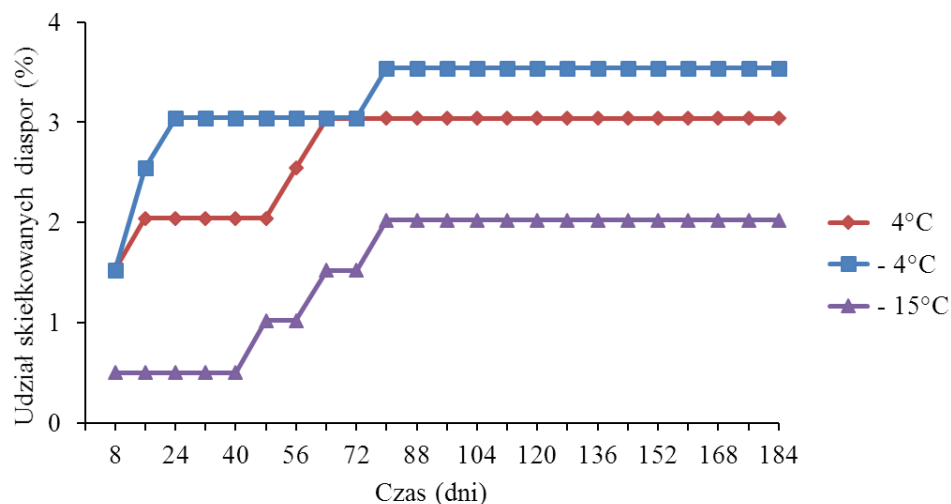
Rycina 28. Porównanie zdolności kiełkowania (%) wyróżnionych typów oospor ramienicy kolczastej *Chara intermedia*; 1 – RG – oospory z otoczką wapienną (gyrogonity) pobrane z plech, 2 – ROO – oospory z otoczką wapienną (gyrogonity) w resztkach oosporangium pobrane z plech, 3 – RO – oospory bez otoczki wapiennej pobrane z plech, 4 – OO – oospory pobrane z osadu; te same litery oznaczają brak statystycznie istotnych różnic

4.7. Wpływ mrożenia oospor ramienicy kolczastej *Chara intermedia* pobranych z plech i osadów dennych na dynamikę kiełkowania (Eksperyment III)

Dynamika kiełkowania oospor *Ch. intermedia* pobranych z plech i z osadów dennych, przechowywanych w trzech reżimach temperaturowych (4°C, -4°C oraz -15°C) była rejestrowana w czasie przez 184 dni (Ryc. 29-36).

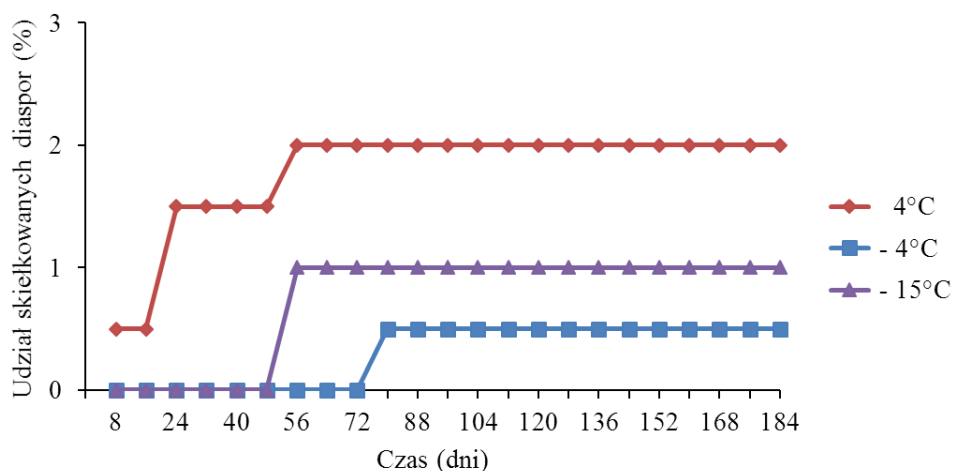
Średni udział skiełkowanych diaspor *Ch. intermedia* pobranych z plech i przechowywanych przez okres 2 tyg. w temp. 4°C po 8 dniach trwania eksperymentu wynosił ponad 1,5% (Ryc. 29). W kolejnych odstępach czasu rejestrowano ich niewielki wzrost (maksymalnie do 3%). Zdolność kiełkowania

diaspor mrożonych w temp. -4°C oraz -15°C w pierwszym terminie rejestracji wynosiła odpowiednio ok. 1,5% i 0,5%, a proces kiełkowania trwał 80 dni.



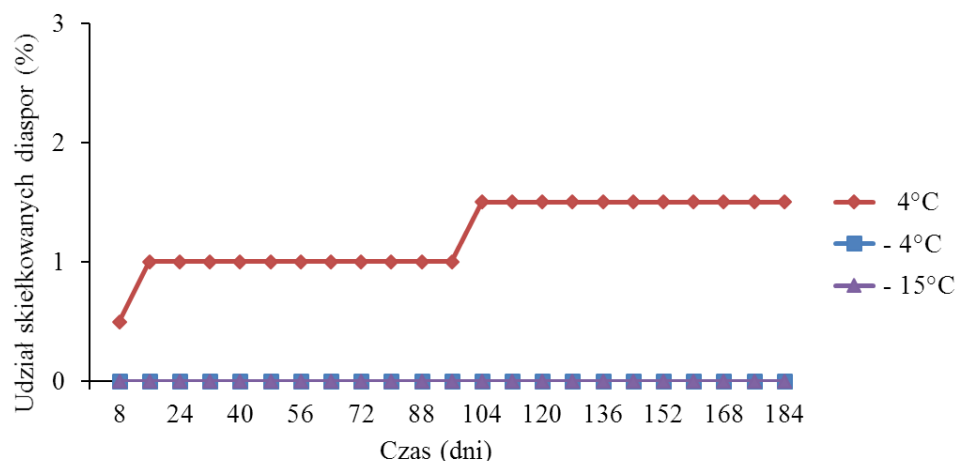
Rycina 29. Dynamika kiełkowania oospor *Ch. intermedia* pobranych z plech po 2 tygodniach mrożenia

W pierwszym terminie rejestracji średni udział skielkowanych diaspor pobranych z plech i przechowywanych przez okres 4 tyg. w temp. 4°C nie przekraczał 0,5% (Ryc. 30). W pięćdziesiątym szóstym dniu trwania eksperymentu wartość tego parametru wzrosła czterokrotnie i utrzymywała się na tym poziomie aż do końca trwania eksperymentu. Diaspory mrożone w temp. -4°C skielkowały dopiero w 80 dniu obserwacji, podczas gdy oospory mrożone w temp. -15°C skielkowały 24 dni wcześniej, a ich procentowy udział wynosił odpowiednio 0,5% oraz 1,0%.



Rycina 30. Dynamika kiełkowania oospor *Ch. intermedia* pobranych z plech po 4 tygodniach mrożenia

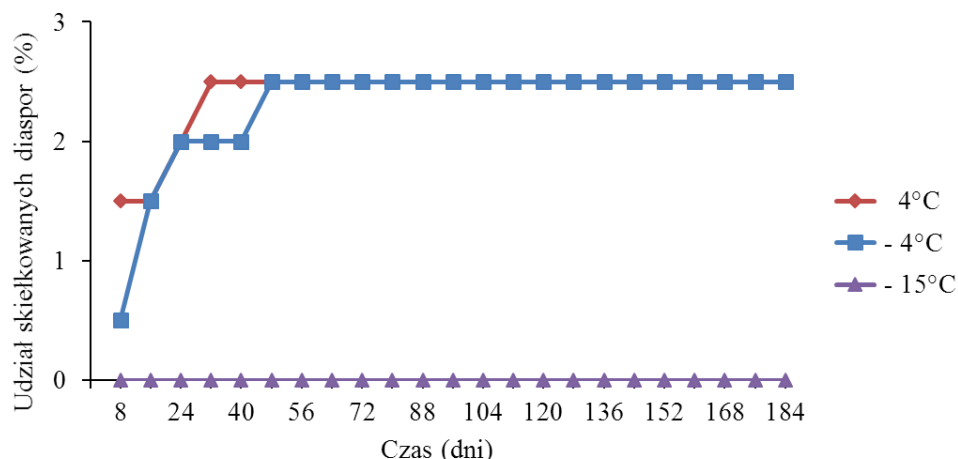
Spośród trzech temperatur użytych do przechowywania oospor pobranych z roślin *Ch. intermedia* przez okres 6 tyg. skielkowały tylko te, które były przechowywane w temperaturze 4°C. Po 8 dniach trwania eksperymentu procentowy udział skielkowanych oospor pobranych z roślin *Ch. intermedia* i przechowywanych przez okres 6 tyg. w temp. 4°C wynosił średnio ok. 0,5% (Ryc. 31).



Rycina 31. Dynamika kiełkowania oospor *Ch. intermedia* pobranych z plech po 6 tygodniach mrożenia

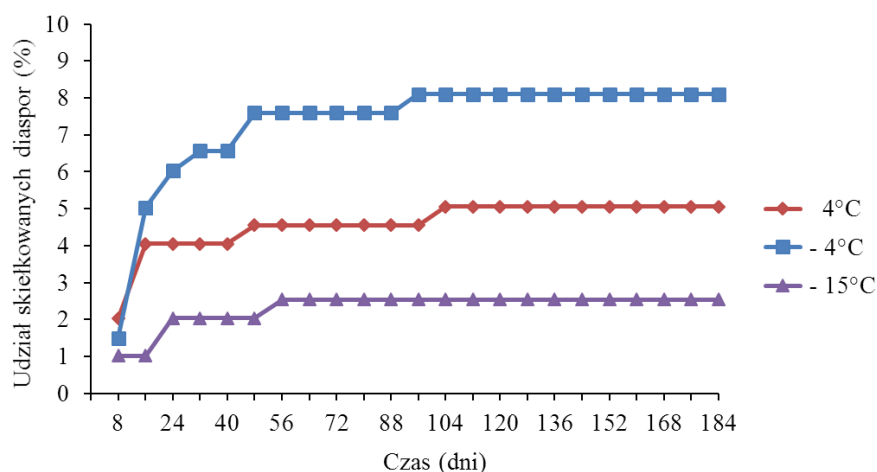
W drugim terminie rejestracji stwierdzono nieco wyższą wartość tego parametru, a po 104 dniach obserwacji udział skielkowanych diaspor nie przekraczał 1,5% utrzymując się na tym poziomie aż do końca eksperymentu. Mrożenie oospor spowodowało całkowite zahamowanie procesu kiełkowania.

Średni udział skielkowanych diaspor *Ch. intermedia* pobranych z plech i przechowywanych przez okres 8 tyg. w temp. 4°C oraz mrożonych w temp. -4°C po 8 dniach trwania eksperymentu wynosił odpowiednio ok. 1,5% i 0,5% (Ryc. 32). Szesnaście dni później ich udział stanowił 2%. Kiełkowanie oospor przechowywanych w temp. 4°C trwało 32 dni, podczas gdy mrożenie w temp. -4°C spowodowało wydłużenie czasu kiełkowania o 16 dni, a zdolność kiełkowania diaspor przechowywanych w wymienionych powyżej warunkach temperatury nie przekroczyła 2,5% do końca trwania doświadczenia. Mrożenie oospor w temp. -15°C spowodowało całkowite zahamowanie procesu kiełkowania.



Rycina 32. Dynamika kiełkowania oospor *Ch. intermedia* pobranych z plech po 8 tygodniach mrożenia

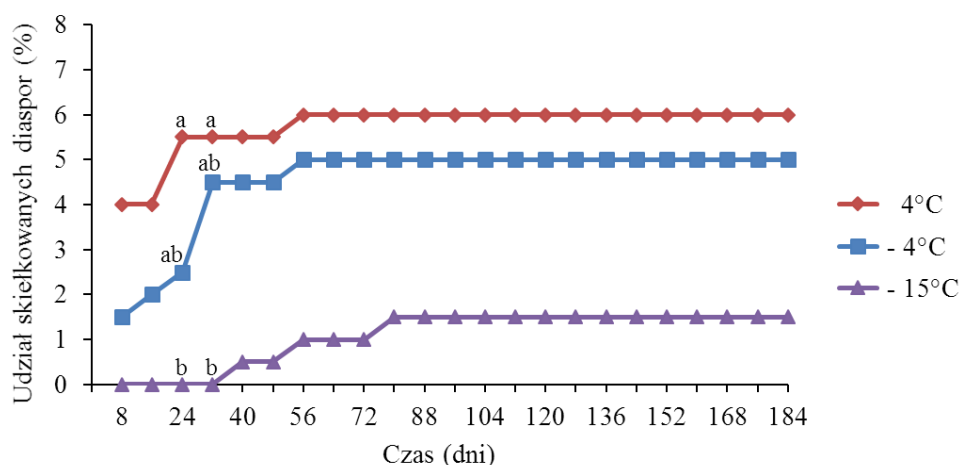
Średni udział skielkowanych diaspor *Ch. intermedia* pobranych z osadów dennych oraz przechowywanych przez okres 2 tyg. w temp. 4°C po 8 dniach trwania eksperymentu wynosił ok. 2% (Ryc. 33). W kolejnych odstępach czasu rejestrowano ponad dwukrotny ich wzrost, a maksymalna wartość skielkowanych oospor – 5% przypadła na 104 dzień rejestracji. Procentowy udział skielkowanych oospor mrożonych w temp. -4°C wynosił 1,5% na początku rejestracji i ok. 5% osiem dni później. W kolejnych terminach obserwacji notowano wzrost udziału skielkowanych oospor, a maksymalną ich wartość stwierdzono dopiero w 96 dniu obserwacji. Kiełkowanie trwało 36 dni dłużej niż w przypadku oospor mrożonych w temp. -15°C.



Rycina 33. Dynamika kiełkowania oospor *Ch. intermedia* pobranych z osadów dennych po 2 tygodniach mrożenia

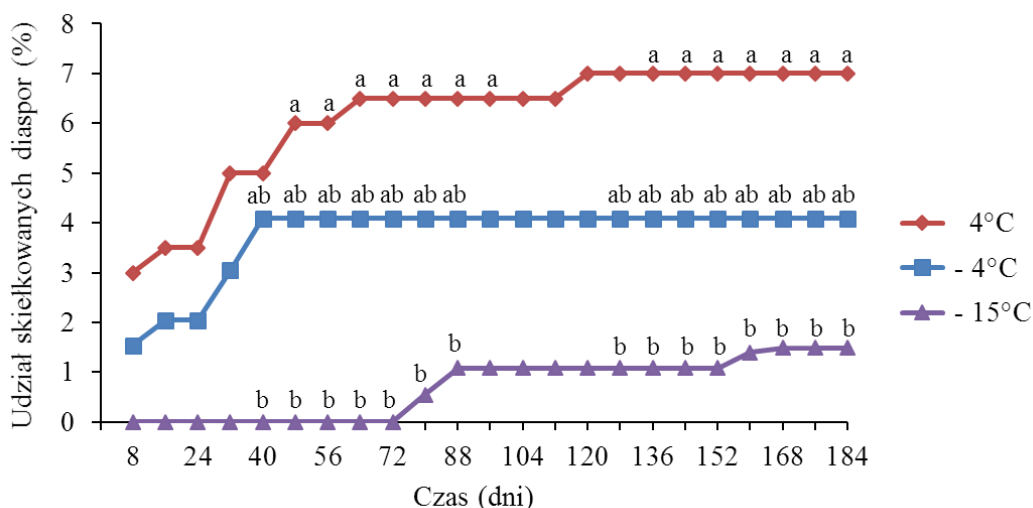
Po 8 dniach trwania eksperymentu przeciętny udział skielkowanych diaspor *Ch. intermedia* pobranych z osadów dennych i przechowywanych przez okres 4

tyg. w temp. 4°C oraz mrożonych w temp. -4°C wynosił odpowiednio 4% i 1,5% (Ryc. 34). W trzecim i czwartym terminie obserwacji w obu przypadkach zarejestrowano większy udział oospor skielkowanych, a kiełkowanie trwało 56 dni. Pierwsze skielkowane oospory mrożone w temp. -15°C stwierdzono dopiero w 5 terminie obserwacji (0,5%). Czterdzieści dni później średnia wartość tego parametru zwiększyła się trzykrotnie. Przemrożenie oospor w temp. -15°C spowodowało istotne statystycznie opóźnienie kiełkowania względem próby kontrolnej.



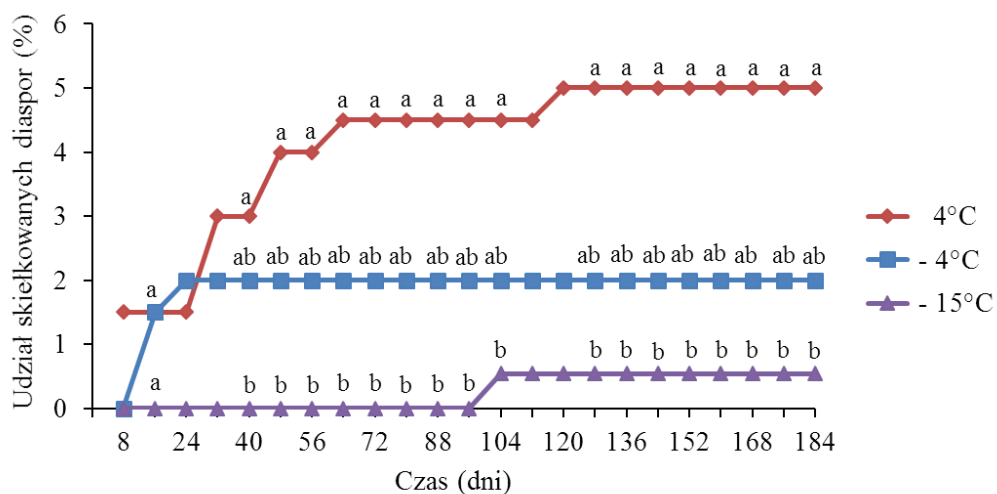
Rycina 34. Dynamika kiełkowania oospor *Ch. intermedia* pobranych z osadów dennych po 4 tygodniach mrożenia; te same litery oznaczają brak statystycznie istotnych różnic

W pierwszym terminie rejestracji średni udział skielkowanych diaspor *Ch. intermedia* pobranych z osadów dennych i przechowywanych przez okres 6 tyg. w temp. 4°C oraz mrożonych w temp. -4°C wynosił odpowiednio 3% i 1,5%, natomiast w siódmym terminie w obu przypadkach zarejestrowano ponad dwukrotnie wyższe wartości tego parametru (Ryc. 35). Najwięcej skielkowanych diaspor (7%) stwierdzono w przypadku przechowywania ich w temp. 4°C, w 120 dniu obserwacji, natomiast w przypadku przechowywania oospor w temp. -4°C czas kiełkowania był krótszy i trwał 40 dni. Oospory mrożone w temp. -15°C zaczynały kiełkować dopiero w 10 terminie rejestracji (czas kiełkowania wynosił tylko 8 dni), a różnice były istotne statystycznie między procentowym udziałem skielkowanych diaspor przechowywanych w tejże temperaturze a próbą kontrolną.



Rycina 35. Dynamika kiełkowania oospor *Ch. intermedia* pobranych z osadów dennych po 6 tygodniach mrożenia; te same litery oznaczają brak statystycznie istotnych różnic

Skielkowane diasporę pochodzące z osadów i przechowywane przez okres 8 tyg. w temp. 4°C stwierdzono już w pierwszym terminie obserwacji (Ryc. 36). W przypadku oospor mrożonych w temp. -4°C i -15°C pierwsze skielkowane diasporę zarejestrowano w 2 i 13 terminie – odpowiednio 1,5% i 0,5%. Różnice między procentowym udziałem skielkowanych oospor przechowywanych w temp. 4°C i -15°C były istotne statystycznie.

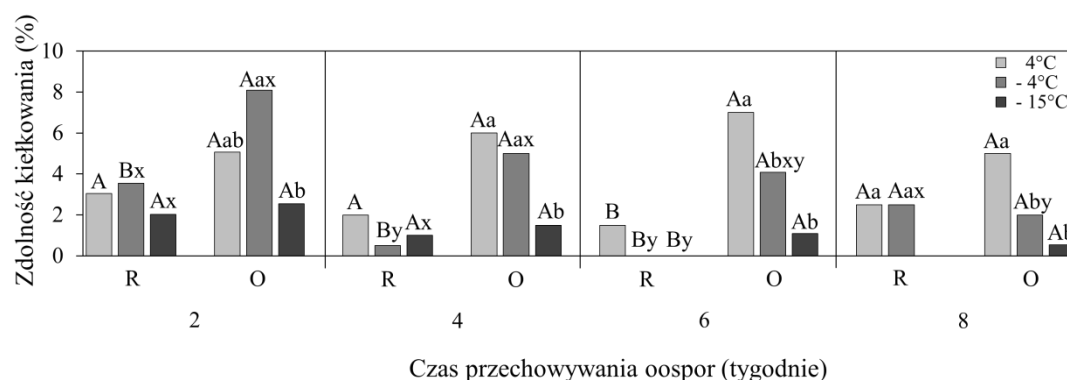


Rycina 36. Dynamika kiełkowania oospor *Ch. intermedia* pobranych z osadów dennych po 8 tygodniach mrożenia; te same litery oznaczają brak statystycznie istotnych różnic

4.8. Wpływ mrożenia oospor ramienicy kolczastej *Chara intermedia* pobranych z plech i osadów dennych na zdolność kiełkowania w warunkach świetlnych (Eksperyment III)

4.8.1. Zdolność kiełkowania oospor przechowywanych w określonych warunkach temperatury i czasu

Oosporę pobrane z osadów dennych w większości przypadków cechowały się większą zdolnością kiełkowania w porównaniu do oospor pobranych z roślin. Po 2 oraz 4 tyg. przechowywania diaspor w temp. -4°C udział skiełkowanych oospor pierwszego z wymienionych typów wynosił odpowiednio ok. 8% i ok. 5%, a drugiego typu – 3,5% i poniżej 1% (Ryc. 37). W pozostałych przypadkach zdolność kiełkowania diaspor nie przekraczała 4%. Wydłużenie czasu przechowywania diaspor do 6 tyg. spowodowało znaczne ograniczenie kiełkowania. Po tym okresie czasu w przypadku oospor pochodzących z roślin i przechowywanych w temp. 4°C zdolność ich kiełkowania wynosiła mniej niż 2%, natomiast nie kiełkowały diasporę przemrożone. Zdecydowanie większy (statystycznie potwierdzony) udział diaspor skiełkowanych stwierdzono w próbach pochodzących z osadów.



Rycina 37. Zdolność kiełkowania oospor pobranych z plech oraz z osadów dennych przechowywanych przez okres 2, 4, 6 i 8 tygodni w zróżnicowanych warunkach temperatury; R – oosporę pobrane z plech; O – oosporę pobrane z osadów dennych; A, B – porównanie zdolności kiełkowania dwóch rodzajów oospor przechowywanych w identycznej temperaturze i w tym samym czasie; różnice istotne statystycznie, $p < 0,05$; a, b – porównanie zdolności kiełkowania każdego rodzaju oospor przechowywanych w różnych temperaturach i w tym samym czasie; różnice istotne statystycznie, $p < 0,05$; x, y, z – porównanie zdolności kiełkowania każdego rodzaju oospor przechowywanych w identycznej temperaturze i w różnych okresach czasu; różnice istotne statystycznie, $p < 0,05$

Po 6 tyg. ich przechowywania w temp. 4°C, -4°C i -15°C ich zdolność kiełkowania wynosiła przeciętnie – ok. 7%, ok. 4% i ok. 1%. Po 8 tyg. przechowywania w temp. 4°C i -4°C udział skielkowanych oospor pobranych z roślin wynosił średnio ponad 2%, natomiast nie stwierdzono skielkowanych po przemrożeniu w temp. -15°C, podczas gdy oospory osadowe przechowywane w tej temperaturze kiełkowały.

4.8.2. Wpływ temperatury mrożenia na zdolność kiełkowania oospor

Średni procentowy udział skielkowanych diaspor *Ch. intermedia* pobranych z plech przechowywanych w ciągu 2 tyg. w różnych warunkach temperaturowych nie przekraczał 4%, natomiast w przypadku przechowywanych przez okres 4 i 6 tyg. był o połowę mniejszy (Ryc. 37). Zdolność kiełkowania oospor pochodzących z roślin przechowywanych przez okres 8 tyg. w temperaturze 4°C i -4°C był podobny i wynosił około 2,5%, natomiast po ich przemrożeniu w temp. -15°C, nie stwierdzono skielkowanych diaspor.

W przypadku diaspor pobranych z osadów dennych przechowywanych w ciągu 2 tyg. w temp. 4°C i -4°C średni procentowy udział skielkowanych oospor wynosił odpowiednio ponad 5% i ok. 8%, zaś przechowywanych w temp. -15°C ok. 2,5%. Statystycznie istotną różnicę stwierdzono między zdolnością kiełkowania tego typu diaspor przechowywanych w temp. -4°C i -15°C (Ryc. 37). Z kolei średni procentowy udział oospor przechowywanych przez okres 4 tyg. w temp. 4°C i -4°C nie przekraczał 6%, a ich przemrożenie w temp. -15°C spowodowało istotne ograniczenie zdolności kiełkowania poniżej 2%. Po 6 tyg. przechowywania diaspor w temp. 4°C, -4°C oraz -15°C procentowy udział skielkowanych oospor wynosił odpowiednio około 7%, 4% oraz 1%, a ujemne temperatury istotnie wpłynęły na ograniczenie zdolności ich kiełkowania. Po 8 tyg. przechowywania oospor w temp. 4°C stwierdzono około 5% skielkowanych, natomiast ich przemrożenie w spowodowało obniżenie zdolności kiełkowania, co potwierdzono statystycznie.

4.8.3. Wpływ czasu przechowywania oospor w określonych warunkach temperatury na ich zdolność kiełkowania

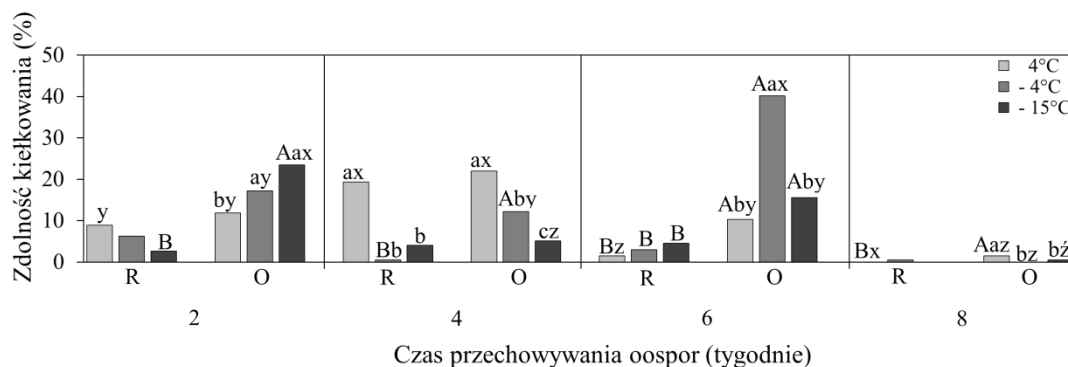
Porównując zdolność kiełkowania oospor pobranych z plech i przechowywanych w temp. 4°C w poszczególnych przedziałach czasowych nie stwierdzono statystycznie istotnych różnic (Ryc. 37). Największe wartości tego parametru zanotowano w próbach przechowywanych przez 2 oraz 8 tyg. w temp. -4°C – odpowiednio 3,5% oraz 2,5% i były one istotnie wyższe w stosunku do prób przechowywanych przez 4 i 6 tygodni. Udział skiełkowanych oospor przechowywanych w temp. -15°C przez okres 2 i 4 tyg. wynosił około 2% i 1%. Wydłużenie czasu mrożenia oospor w tej temperaturze spowodowało całkowite zahamowanie procesu kiełkowania.

Zdolność kiełkowania oospor pobranych z osadów i przechowywanych w temp. 4°C wynosiła ok. 5%, 6%, 7% i 5%, nie przekraczała 7% w poszczególnych przedziałach czasowych. Procentowy udział skiełkowanych diaspor przechowywanych przez 2 i 4 tyg. w temp. -4°C wynosił ok. 8% i 5%, natomiast wydłużenie czasu mrożenia do 8 tyg. spowodowało istotne obniżenie ich zdolności kiełkowania. Czas przechowywania oospor w temp. -15°C nie wpłynął istotnie na ich zdolność kiełkowania, a wynosiła ona od ponad 2% do ok. 1% w próbach przechowywanych odpowiednio od 2 po 8 tyg.

4.9. Wpływ mrożenia oospor ramenicy kolczastej *Chara. intermedia* pobranych z plech i z osadów dennych na zdolność kiełkowania w warunkach ograniczonego dostępu światła (Po 17 miesiącach trwania eksperymentu IV)

4.9.1. Zdolność kiełkowania oospor przechowywanych w określonych warunkach temperatury i czasu

Zdolność kiełkowania diaspor pobranych z roślin (typ pierwszy) po 2 tyg. przechowywania w temp. 4°C i -4°C wynosiła odpowiednio ponad 8% i 6%, natomiast diaspor pochodzących z osadów dennych (typ drugi) – ponad 11% i 17%. Udział skiełkowanych pierwszego typu oospor przechowywanych w tym samym czasie, jednak poddanych mrożeniu w temp. -15°C stanowił ponad 2% i ok. 23% dla typu drugiego, a różnice były istotne statystycznie (Ryc. 38).



Rycina 38. Zdolność kiełkowania oospor pobranych z plech oraz z osadów dennych przechowywanych przez okres 2, 4, 6 i 8 tygodni w zróżnicowanych warunkach temperatury; R – oospory pobrane z plech; O – oospory pobrane z osadów dennych; A, B – porównanie zdolności kiełkowania dwóch rodzajów oospor przechowywanych w identycznej temperaturze i w tym samym czasie; różnice istotne statystycznie, $p < 0,05$; a, b – porównanie zdolności kiełkowania każdego rodzaju oospor przechowywanych w różnych temperaturach i w tym samym czasie; różnice istotne statystycznie, $p < 0,05$; x, y, z – porównanie zdolności kiełkowania każdego rodzaju oospor przechowywanych w identycznej temperaturze i w różnych okresach czasu; różnice istotne statystycznie, $p < 0,05$

Po 2 tyg. przechowywania diaspor w temp. -15°C udział skiełkowanych oospor pobranych z roślin oraz z osadów dennych wynosił odpowiednio ponad 2% i ok. 23%, a różnice były istotne statystycznie. W próbach mrożonych 2 tyg. dłużej zdolność kiełkowania oospor wspomnianych typów mrożonych w tejże temperaturze nie przekraczała 6%. Średni procentowy udział skiełkowanych oospor przechowywanych w temp. -4°C (4 tydzień) wynosił poniżej 1% (w przypadku oospor pobranych z plech) oraz ponad 12% (w przypadku oospor pobranych z osadów dennych), a różnice były istotne statystycznie. Po 6 tyg. przechowywania prób w temp. 4°C , -4°C i -15°C zdolność kiełkowania oospor pierwszego typu wynosiła przeciętnie – ok. 1,5%, 3% i 3,5%, a drugiego – ponad 10%, 40% i 15%, a różnice w każdym przypadku były istotne statystycznie. Udział skiełkowanych oospor pobranych z osadów dennych po 8 tyg. przechowywania w temp. 4°C wynosił przeciętnie ponad 1%, natomiast nie zarejestrowano kiełkowania po przemrożeniu obu typów diaspor w temp. -4°C , podczas gdy w oospory pobrane z osadów i mrożone w temp. -15°C kiełkowały.

4.9.2. Wpływ temperatury mrożenia na zdolność kiełkowania oospor

Procentowy udział skielkowanych diaspor *Ch. intermedia* pobranych z plech i przechowywanych w ciągu 2 tyg. w temp. 4°C, -4°C i -15°C przeciętnie wynosił ok. 9%, 6% i 3%, jednak ze względu na duże zróżnicowanie danych różnice nie były istotne statystycznie. W przypadku diaspor pobranych z osadów dennych i przechowywanych w wymienionych wyżej warunkach temperatury zdolność kiełkowania była w granicach 12%-23%, a statystycznie istotną różnicę stwierdzono między próbami przechowywanymi w temp. 4°C a poddanymi mrożeniu (Ryc. 38). Po 4 tyg. przechowywania diaspor pobranych z roślin w temp. 4°C średni procentowy udział skielkowanych oospor wynosił ponad 19%, podczas gdy mrożenie spowodowało istotne obniżenie zdolności kiełkowania. Z kolei udział skielkowanych oospor pobranych z osadów dennych i przechowywanych w temp. 4°C, -4°C i -15°C przeciętnie wynosił odpowiednio ponad 22%, 12% i 5%, a różnice były istotne statystycznie. Udział oospor pochodzących z roślin przechowywanych przez okres 6 tyg. w trzech różnych warunkach temperatury był podobny i nie przekraczał 4%. Największą zdolność kiełkowania oospor pobranych z osadów dennych stwierdzono w próbach przechowywanych przez okres 6 tyg. w temp. -4°C (aż ponad 40%) i była ona istotnie wyższa w relacji do przechowywanych w temp. 4°C (ponad 10%) oraz w temp. -15°C (ok. 15%). Po 8 tyg. mrożenia oospor pobranych z roślin i przechowywanych w temp. -4°C stwierdzono około 0,5% skielkowanych, natomiast oospory nie kiełkowały po przetrzymaniu w temp. 4°C i -15°C. W przypadku diaspor pobranych z osadów dennych i przechowywanych przez wspomniany okres czasu w temp. 4°C i -15°C procentowy udział skielkowanych oospor wynosił przeciętnie 1,5% i 0,5%, a różnice były istotne statystycznie.

4.9.3. Wpływ czasu przechowywania oospor w określonych warunkach temperatury na ich zdolność kiełkowania

Największą zdolność kiełkowania oospor pobranych z roślin stwierdzono w próbach przechowywanych przez okres 4 tyg. w temp. 4°C (ok. 20%), a wydłużenie tego czasu do 6 tyg. spowodowało istotny jej spadek. Istotnie mniejszym udziałem skielkowanych oospor cechowały się także próby przechowywane 2 tyg. we

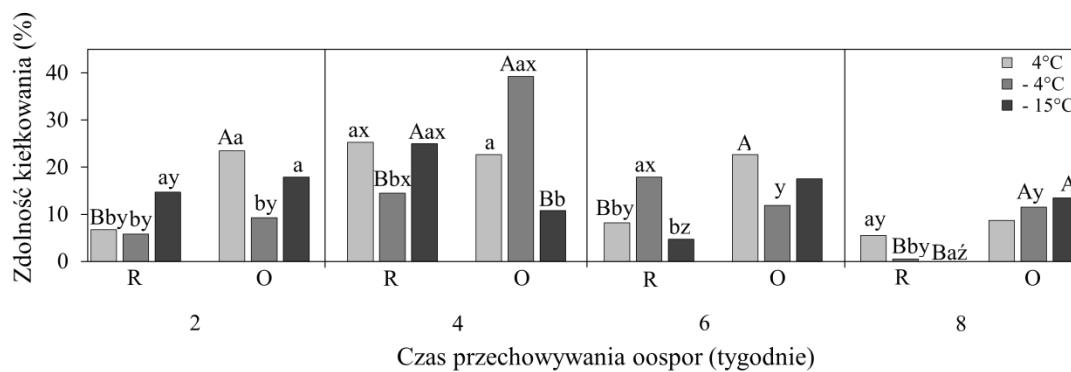
wspomniane temperaturze (ok. 8%) (Ryc. 38), natomiast po 8 tyg. przechowywania nie stwierdzono skielkowanych oospor. Ponadto analiza statystyczna nie wykazała wpływu czasu przechowywania w ujemnych temperaturach na zdolność kiełkowania diaspor pobranych z roślin i poprzednio poddanych mrożeniu.

Udział skielkowanych oospor pobranych z osadów dennych i przechowywanych w temp. 4°C przez okres 2 tyg. wynosił ponad 10%, natomiast przechowywanych po 4 tyg. – ponad 20%, a różnice były istotne statystycznie. Przechowywanie oospor w tejże temperaturze do 8 tyg. spowodowało istotne obniżenie ich zdolności kiełkowania (Ryc. 38). Największą zdolność kiełkowania stwierdzono w przypadku oospor osadowych przechowywanych w temp. -4°C przez okres 6 tyg. (ponad 40%), i była ona istotnie wyższa w relacji do próby przechowywanej 4 tygodnie (ok. 12%). Wydłużenie czasu mrożenia do 8 tyg. spowodowało całkowite zahamowanie procesu kiełkowania. Średni procentowy udział skielkowanych oospor przechowywanych przez 2, 4, 6 i 8 tyg. wynosił odpowiednio – ponad 20%, 5%, 15% i poniżej 1%, a długość przechowywania wpłynęła istotnie na ich zdolność kiełkowania.

4.10. Wpływ mrożenia oospor ramenicy kolczastej *Chara intermedia* pobranych z plech i z osadów dennych na zdolność kiełkowania w warunkach ciemności (Po 17 miesiącach trwania eksperymentu V)

4.10.1. Zdolność kiełkowania oospor przechowywanych w określonych warunkach temperatury i czasu

Po 2 tyg. przechowywania diaspor w temp. 4°C udział skielkowanych oospor pobranych z roślin (ok. 7%) był zdecydowanie mniejszy w porównaniu do oospor pochodzących z osadów (ponad 25%), a różnice były istotne statystycznie (Ryc. 39). Statystycznie istotnych różnic nie odnotowano w przypadku porównania zdolności kiełkowania tych dwóch typów oospor mrożonych w temp. -4°C oraz mrożonych w temp. -15°C.



Rycina 39. Zdolność kiełkowania oospor pobranych z plech oraz z osadów dennych przechowywanych przez okres 2, 4, 6 i 8 tygodni w zróżnicowanych warunkach temperatury; R – oospory pobrane z plech; O – oospory pobrane z osadów dennych; A, B – porównanie zdolności kiełkowania dwóch rodzajów oospor przechowywanych w identycznej temperaturze i w tym samym czasie; różnice istotne statystycznie, $p < 0,05$; a, b – porównanie zdolności kiełkowania każdego rodzaju oospor przechowywanych w różnych temperaturach i w tym samym czasie; różnice istotne statystycznie, $p < 0,05$; x, y, z – porównanie zdolności kiełkowania każdego rodzaju oospor przechowywanych w identycznej temperaturze i w różnych okresach czasu; różnice istotne statystycznie, $p < 0,05$

Po 4 tygodni przechowywania diaspor w temp. -4°C i -15°C średni procentowy udział skielkowanych oospor wynosił odpowiednio ok. 40% i 10% dla oospor pobranych z osadów oraz ok. 14% i 25% dla oospor pochodzących z plech, a różnice w kiełkowaniu tych dwóch typów diaspor były istotne. Procentowy udział skielkowanych oospor wspomnianych typów przechowywanych w ciągu 6 tygodni w temp. 4°C różnił się w sposób istotny. Po 8 tygodni przechowywania oospor pochodzących z osadów w ujemnych temperaturach stwierdzono ponad 10% skielkowanych, natomiast przemrożenie oospor pochodzących z roślin spowodowało istotne obniżenie zdolności kiełkowania lub całkowite jego zahamowanie.

4.10.2. Wpływ temperatury mrożenia na zdolność kiełkowania oospor

Średni procentowy udział skielkowanych diaspor *Ch. intermedia* pobranych z plech i przechowywanych przez okres 2 tygodni w temp. 4°C wynosił ok. 7%. Mrożenie w temp. -4°C nie spowodowało istotnie obniżenia zdolności ich kiełkowania (Ryc. 39). Z kolei przechowywanie w temp. -15°C spowodowało potwierdzony statystycznie ponad 2-krotny wzrost wartości tego parametru. W przypadku diaspor pobranych z osadów i przechowywanych w temp. 4°C udział skielkowanych wynosił przeciętnie ok. 25%, podczas gdy mrożenie w temp. -4°C

spowodowało w sposób istotny zmniejszenie o połowę wartości tego parametru. Przechowywanie diaspor w temp. -15°C przyczyniło się do istotnego wzrostu zdolności kiełkowania w porównaniu do prób mrożonych w temp. -4°C . Średni procentowy udział skielkowanych oospor pochodzących z roślin przechowywanych przez okres 4 tyg. w temp. -4°C i -15°C wynosił odpowiednio ok. 14% i 25%, a różnice były istotne statystycznie. Największą zdolnością kiełkowania w tym czasie cechowały się oospory pobrane z osadów i przechowywane w temp. -4°C , a udział skielkowanych diaspor wynosił ok. 40% i był aż czterokrotnie wyższy niż w przypadku przechowywanych w temp. -15°C . Po 6 tyg. przechowywania diaspor pobranych z plech w temp. 4°C przeciętnie udział skielkowanych oospor wynosił ponad 8%, natomiast w przypadku mrożenia oospor w temp. -4°C oraz -15°C – odpowiednio ok. 17% oraz 4%, a ujemne temperatury wpłynęły w sposób istotny na ich zdolność kiełkowania. Ponadto nie stwierdzono istotnych różnic statystycznych w próbach pochodzących z osadów i przechowywanych w różnych warunkach temperatury. Po 8 tyg. przechowywania w temp. 4°C diaspor pobranych z roślin stwierdzono ponad 5% skielkowanych, natomiast ich przemrożenie w temp. -4°C spowodowało istotne obniżenie zdolności kiełkowania i całkowite jej zahamowanie w przypadku przechowywania oospor w temp. -15°C . Średni udział skielkowanych oospor pochodzących z osadów i przechowywanych przez 8 tyg. w temp. 4°C wynosił ok. 8% i ponad 10% w przypadku diaspor poddanych mrożeniu.

4.10.3. Wpływ czasu przechowywania oospor w określonych warunkach temperatury na ich zdolność kiełkowania

Po 2, 4 i 6 tyg. przechowywania diaspor w temp. 4°C średni udział skielkowanych oospor pobranych z roślin wynosił odpowiednio ok. 6%, 25%, 8% i 5%, a różnice między zdolnością kiełkowania oospor przechowywanych przez 4 tyg., a pozostałymi próbami były istotne statystycznie (Ryc. 39). Udział skielkowanych oospor pobranych z plech i przechowywanych w temp. -4°C przez pierwsze dwa okresy czasu istotnie różnił się i wynosił odpowiednio ok. 5% i 14%. Po 6 tyg. wartość tego parametru nieco się zwiększyła, a dalsze mrożenie znacznie ograniczyło ich zdolność kiełkowania (4,7%). Z kolei zdolność kiełkowania diaspor pobranych z plech i mrożonych w ciągu 4 tyg. w temp. -15°C wynosiła 25%. Było to o 11% więcej niż w przypadku oospor poddanych mrożeniu przez okres 2 tyg. i

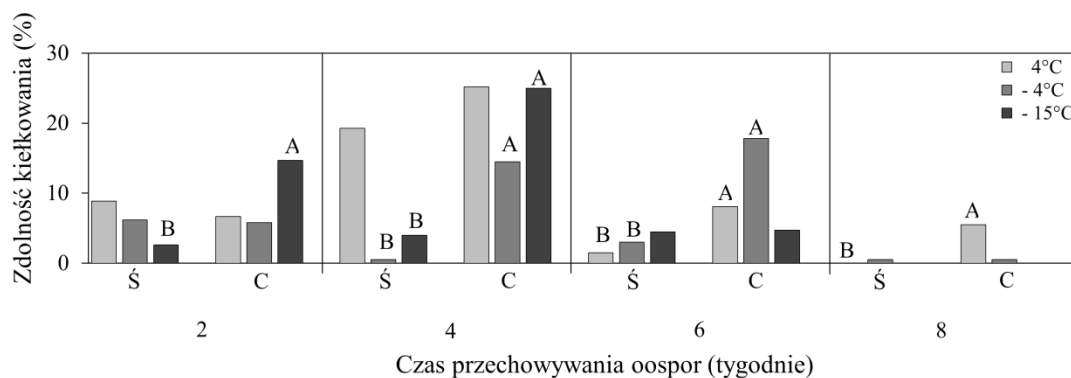
aż o 20% więcej w relacji do prób przechowywanych przez okres 6 tyg., natomiast wydłużenie czasu mrożenia do 8 tyg. spowodowało całkowite zahamowanie procesu kiełkowania. Przedstawione powyżej różnice potwierdzono statystycznie.

Udział skielkowanych oospor pobranych z osadów i przechowywanych w temp. -4°C przez okres 2 tyg. wynosił ok. 10%, natomiast po 4 tyg. przechowywania zarejestrowano istotny ich wzrost. Mrożenie diaspor do 6 i 8 tyg. spowodowało obniżenie zdolności kiełkowania do ok. 12% w relacji do prób przechowywanych w ciągu 4 tyg. (Ryc. 39). Poza tym nie stwierdzono istotnych różnic w przypadku przechowywania oospor w temp. 4°C i -15°C w poszczególnych okresach czasu.

4.11. Wpływ zróżnicowanych warunków świetlnych na zdolność kiełkowania oospor pobranych z roślin i osadów dennych ramienicy kolczastej *Chara intermedia* (Po 17 miesiącach trwania eksperymentów IV i V)

4.11.1. Wpływ warunków świetlnych na zdolność kiełkowania oospor pobranych z roślin ramienicy kolczastej *Chara intermedia*

Oospory pobrane z roślin i umieszczone w ciemności cechowały się większą zdolnością kiełkowania w porównaniu do oospor utrzymywanych w warunkach ograniczonego dostępu światła. Po 2 tyg. przechowywania oospor w temp. 4°C i -4°C średni udział skielkowanych diaspor w warunkach ograniczonego dostępu światła wynosił odpowiednio ok. 8% i 6%, z kolei w warunkach braku światła wartość tego parametru była podobna i nie przekraczała 6% (Ryc. 40). Zdecydowanie większy (statystycznie potwierdzony) udział diaspor skielkowanych stwierdzono w próbach mrożonych w temp. -15°C i umieszczonych w ciemności, aniżeli w warunkach ograniczonego dostępu światła. Po 4 tyg. przechowywania prób w temp. 4°C udział skielkowanych oospor umieszczonych w warunkach ograniczonego dostępu światła oraz w ciemności był podobny i wynosił odpowiednio 19,3% i 25,2%. Z kolei udział skielkowanych diaspor przechowywanych we wspomnianym okresie czasu w ciemności w temp. -4°C i -15°C wynosił przeciętnie 14,5% i 25% i był kilkakrotnie wyższy w stosunku do oospor umieszczonych w ograniczonych warunkach świetlnych.

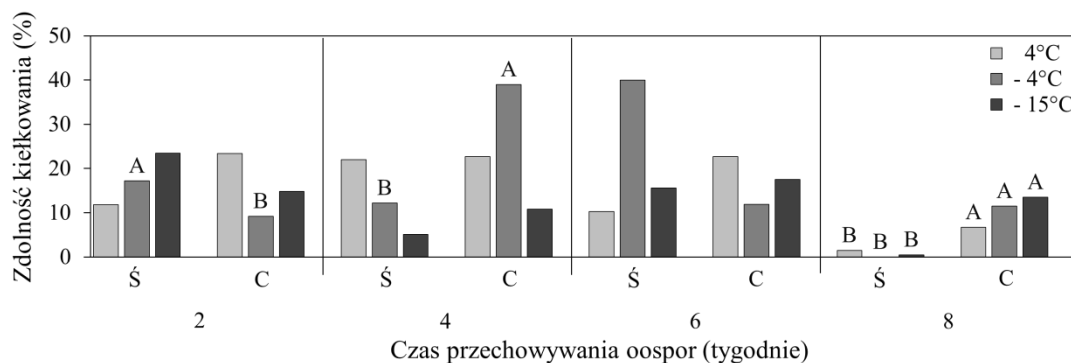


Rycina 40. Zdolność kiełkowania oospor pobranych z plech i przechowywanych przez okres 2, 4, 6 i 8 tygodni w zróżnicowanych warunkach temperatury, a następnie w warunkach eksperymentu III i przez kolejnych 11 miesięcy w warunkach ograniczonego dostępu światła (Ś) oraz w ciemności (C); A, B – porównanie zdolności kiełkowania oospor pobranych z plech i przechowywanych w różnych warunkach świetlnych, ale w tej samej temperaturze oraz identycznym okresie czasu; różnice istotne statystycznie, $p < 0,05$

Średni udział diaspor skielkowanych w warunkach ograniczonego dostępu światła i przechowywanych w ciągu 6 tyg. w różnych warunkach temperatury był dość podobny i nie przekraczał 4,5%. W przypadku prób umieszczonych w ciemności we wspomnianym okresie czasu największą zdolnością kiełkowania cechowały się oospory przechowywane w temp. 4°C (8,1%) i -4°C (17,8%), a wartości tego parametru były statystycznie istotnie wyższe w stosunku do prób z częściowym dostępem światła. Z kolei udział skielkowanych diaspor w próbach przechowywanych przez 8 tyg. w temp. 4°C w warunkach braku światła wynosił przeciętnie ponad 5%, podczas gdy w warunkach ograniczonego dostępu światła oospory nie skielkowały. Zdolność kiełkowania oospor przechowywanych w temp. -4°C z użyciem dwóch rodzajów warunków świetlnych nie wynosiła więcej niż 0,5%, a mrożenie diaspor w temp. -15°C przez 8 tyg. zahamowało proces kiełkowania.

4.11.2. Wpływ warunków świetlnych na zdolność kiełkowania oospor pobranych z osadów dennych ramienicy kolczastej *Chara intermedia*

Średni udział skielkowanych diaspor *Ch. intermedia* pobranych z osadów i przechowywanych przez okres 2 tyg. w temp. -4 °C oraz -15°C w ciemności wynosił odpowiednio ponad 17% i 20% i w pierwszym przypadku był statystycznie istotnie wyższy w stosunku do diaspor kiełkujących w warunkach ograniczonego dostępu światła (Ryc. 41).



Rycina 41. Zdolność kiełkowania oospor pobranych z osadów i przechowywanych przez okres 2, 4, 6 i 8 tygodni w zróżnicowanych warunkach temperatury, a następnie w warunkach eksperymentu III i przez kolejnych 11 miesięcy w warunkach ograniczonego dostępu światła (Ś) oraz w ciemności (C); A, B – porównanie zdolności kiełkowania oospor pobranych z plech i przechowywanych w różnych warunkach świetlnych, ale w tej samej temperaturze oraz identycznym okresie czasu; różnice istotne statystycznie, $p < 0,05$

Po 4 tyg. przechowywania prób w temp. -4°C udział skielkowanych oospor w warunkach ograniczonego dostępu światła wynosił przeciętnie 39%, natomiast w ciemności – ok. 12%. Zdolność kiełkowania diaspor w różnych warunkach świetlnych, które były przechowywane w temp. 4°C przez okres 4 tyg. była podobna i nie przekraczała 23%, podczas gdy przechowywanych w temp. -15°C wynosiła odpowiednio ok. 10% i 5%. W kolejnym okresie czasu zdolność kiełkowania diaspor przechowywanych w temp. 4°C , -4°C i -15°C , a następnie umieszczonych w warunkach świetlnych wynosiła odpowiednio ponad 22%, 11% i 17%, podczas gdy w ciemności ok. 10%, 40% i 15%. Ze względu na dużą zmienność danych różnice między zdolnością kiełkowania oospor przechowywanych w ciągu 6 tyg. w zróżnicowanych warunkach świetlnych nie były istotne statystycznie. Po 8 tyg. przechowywania prób w temp. 4°C udział skielkowanych diaspor w warunkach ograniczonego dostępu światła wynosił ok. 7%, z kolei w ciemności tylko ok. 1,5%, a różnice były istotne statystycznie. Podczas mrożenia oospor do 8 tyg. w temp. -4°C , a następnie utrzymywania ich w warunkach ograniczonego dostępu światła stwierdzono ponad 10% skielkowanych, natomiast nie zanotowano ich w przypadku – w warunkach zupełnego braku światła. Zdolność kiełkowania oospor mrożonych w temp. -15°C z ograniczonym dostępem światła wynosiła ponad 13%, podczas gdy ich przemrożenie i umieszczenie w warunkach ciemności spowodowało obniżenie zdolności kiełkowania, co potwierdzono statystycznie.

5. DYSKUSJA

5.1. Zmienność morfologiczna oospor badanych gatunków ramienic w świetle danych literaturowych

Pokrój ramienic *Ch. intermedia*, *L. barbatus* i *Ch. vulgaris* oraz morfologia ich organów wegetatywnych była podobna do cech budowy plech opisanych w kluczu Pelechatego i Pukacza (2008) czy Urbaniaka i Gąbki (2014), podczas gdy cechy morfologiczne oospor badanych gatunków różniły się na tle światowych danych literaturowych. Wiele prac powstało na temat zróżnicowania cech biometrycznych oospor (Horn af Rantzien 1959, Hollerbach i Krasavina 1983, Jonh i Moore 1987, Casanova 1991, Haas 1994, Nozaki i in. 1998, Ray i in. 2001, Chou i in. 2007, Urbaniak 2011). Prace powyższych autorów sugerują, że urzeźbienie ściany jest cechą, która charakteryzuje się największą stałością, w związku z czym należy ją traktować jako jedną z istotniejszych cech diagnostycznych (Mandal i in. 1995, Nozaki i in. 1998, Sakayama i in. 2002, 2004, 2005, De Winton i in. 2007, Boszke i Pelechaty 2008). Niemniej jednak cechy morfologiczne oospor takie jak np. długość i szerokość, liczba listew czy szerokość bruzd mogą być pomocne w identyfikacji gatunkowej, co jest szczególnie ważne w sytuacji, gdy one stanowią często jedyny materiał dostępny do badań banku diaspor lub okazują się jedynym narzędziem w badaniach paleontologicznych (Casanova 1997, Ray i in. 2001).

Urbaniak i Gąbka (2014) podali, że długość oospor *Ch. intermedia* mieści się w przedziale 459-875 μm . Podobne wyniki uzyskali Urbaniak i Sakayama (2017). Według Haasa (1994) długość oospor waha się w przedziale 660-850 μm , natomiast w badanej populacji wartości tej cechy mieszczą się w zakresie 630-829 μm (Tab. 2). Szerokość oospor waha się od 305 do 675 μm (Urbaniak i Gąbka 2014, Urbaniak i Sakayama 2017), natomiast zakres obserwowanej cechy w aktualnych badaniach wynosił 382-512 μm (Tab. 2). Z kolei Haas (1994) podaje szerokość oospor o znacznie węższym przedziale. Na powierzchni oospor ramienicy kolczastej występuje 7-14 listew (Urbaniak i Sakayama 2017), natomiast Hollerbach i Krasavina (1983) podali od 11 do 12. W niniejszych badaniach na powierzchni oospor stwierdzono od 10 do 12 listew (Tab. 2). Aktualne badania przeprowadzone z wykorzystaniem SEM pokazały, że struktura ściany oospor może charakteryzować się znikomą lub dość mocną granulacją (Ryc. 3D). Podobne

wyniki otrzymali Haas (1994) oraz Mandal i in. (2002). Z kolei Urbaniak i Sakayama (2017) podają różne typy urzeźbienia ściany u *Ch. intermedia* od gładkiej do lekko granulowanej, a nawet krostkowatej.

Horn af Rantzien (1959) podał, że długość oospor *L. barbatus* mieści się w przedziale 580-690 μm , natomiast Urbaniak i Gąbka (2014) oraz Chou i in. (2007) wykazali, że wartość tej cechy waha się w szerszych granicach, odpowiednio 650-850 μm oraz 710-850 μm , podczas gdy długość oospor *L. barbatus* pochodzących z osadów j. Rogóżno wynosiła od 608 do 756 μm (Tab. 2). Zakres tej cechy jest zbliżony do danych Haasa (1994) czy Hollerbach i Krasavina (1983). Szerokość oospor *L. barbatus* waha się w przedziale 390-480 μm (Horn af Rantzein 1959), podczas gdy Hollerbach i Krasavina (1983), Haas (1994) oraz Urbaniak i Gąbka (2014) notują oospory nieco węższe odpowiednio 460-515 μm , 460-500 μm oraz 410-490 μm . Z kolei oospory *L. barbatus*, pochodzące z Tajwanu (Chou i in. 2007), są szersze nawet od podawanych w literaturze cytowanej powyżej, zaś Boszke i in. (2007) podali zakres tej cechy w przedziałach 383-683 μm . W aktualnych badaniach szerokość oospor mieści się w granicach 443-577 μm (Tab. 2). Dla liczby listew w literaturze podawany jest zakres 7-9 (10) (Hollerbach i Krasavina 1983, Haas 1994) lub 8-9 (Horn af Rantzien 1959, Boszke i in. 2007, Chou i in. 2007). Na powierzchni oospor *L. barbatus* pochodzących z j. Rogóżno stwierdzono od 8 do 10 listew, w związku z czym zakres tej cechy jest zbliżony do danych literaturowych.

Jednym z ważniejszych elementów morfologii oospor, brany pod uwagę jest ich struktura ściany. Może się tak zdarzyć, że u jednego gatunku spotyka się różne typy ornamentacji ściany oospor (Mandal i in. 1995, Mandal i Ray 1999, Urbaniak 2011, Urbaniak i Sakayama 2017). W aktualnych badaniach zewnętrzna ściana oospor *L. barbatus* była siatkowata (Ryc. 4D), podobnie podaje Haas (1994). W przypadku badanych oospor z Niemiec (Horn af Rantzien 1959) zauważono, że ornamentacja może być zarówno siatkowata jak i granulowana. Urbaniak (2011) również odnotował podobne wzory urzeźbienia ściany oospor *L. barbatus*. Z kolei zewnętrzna ściana oospor tego gatunku podawanych z Chorwacji (Mandal i in. 2002) miała szorstką strukturę, podczas gdy oospory tajwańskiej populacji – brodawkowatą (Chou i in. 2007).

Długość oospor *Ch. vulgaris* mieści się zwykle w przedziale 420-550 μm (Hollerbach i Krasavina 1983, Haas 1994), choć Urbaniak i Gąbka (2014) podali szerszy zakres tej cechy (420-810 μm). Z kolei długość oospor pochodzących z osadów danego zbiornika wynosiła 613-769 μm (Tab. 2). Hollerbach i Krasavina (1983) podali, że szerokość oospor *Ch. vulgaris* mieści się w przedziale 280-350 μm , podobne wyniki otrzymał Haas (1994), natomiast Urbaniak i Gąbka (2014) stwierdzili szerokość od 280 do 540 μm . W badaniach własnych stwierdzono, że szerokość oospor waha się w granicach 440-567 μm . Na powierzchni oospor ramienicy pospolitej występuje 7-11 listew (Tab. 2). Zakres tej cechy okazał się dość szeroki w porównaniu do podawanych danych w literaturze dla tego gatunku. Haas (1994) oraz John i in. (1990) stwierdzili od 11-12 do 15 listew na powierzchni oospor, a De Winton i in. (2007) – 13-14. Ornamentacja zewnętrznej ściany oospor była krostkowata (Ryc. 5D). Wyniki takiej struktury ściany zostały potwierdzone zdjęciami przez wielu autorów (Mandal i Ray 1999, Ray i in. 2001, Mandal i in. 2002). Haas (1994), De Winton i in. (2007) oraz Chalotra i in. (2013) obserwowali granularne urzeźbienie ściany u *Ch. vulgaris*. Z kolei John i in. (1990) zauważyli, że zewnętrzna ściana oospor tego gatunku może być zarówno granularna, jak i brodawkowata.

Zakresy zmienności większości cech oospor ramienic można uznać za ich odpowiedź na zmiany środowiskowe (Boszke i Bociąg 2008, Urbaniak 2009). Casanova (1997) również wspomina o kilku czynnikach, które przyczyniają się do zmienności wewnątrzgatunkowej oospor, takich jak oddziaływanie środowiskowe (np. temperatura, światło, różna alokacja energii w oogonium), zmienność genetyczna czy rozwojowa (odmienne tempo odkładania ściany oospor podczas rozwoju). Autorka uważa, że zróżnicowanie wielkości, kształtu oospor oraz liczby listew może zależeć od wpływu środowiska i zmienności rozwojowej, a zróżnicowanie struktury ściany oospor jest uwarunkowane genetycznie. Ponadto jak zaznacza Urbaniak (2011) analizując urzeźbienie ściany oospor, szczególną uwagę należy zwrócić na ich stopień dojrzałości. W tym celu zaleca się wykorzystywać oospory pochodzące z osadów limnicznych (John i Moore 1987), a właśnie takie były analizowane w niniejszej pracy.

5.2. Pionowe zróżnicowanie banku diaspor

Pionowe rozmieszczenie oospor *Ch. intermedia* w osadzie jeziora Moszne nie było równomierne. Najwięcej żywych diaspor stwierdzono na głębokości 15-20 cm w liczbie 1000 oospor/m² (Tab. 7, Ryc. 7), zaś warstwa środkowa profilu (5-10 i 10-15 cm) nie zawierała oospor. Ogólnie rzecz biorąc, dane dotyczące gęstości diaspor w ekosystemach wodnych wykazują duże zróżnicowanie. Steinhardt i Selig (2007) notując zagęszczenie laguny Salzhaff w północno-wschodnich Niemczech wykazali od 778 do 284065 diaspor/m² w górnej warstwie osadu. Zagęszczenie oospor *Ch. intermedia* o miąższości 0-5 cm osadu pobranych z głębokości 1 m w niniejszych badaniach było ponad trzykrotnie niższe w stosunku do zasobności oospor *Chara canescens* pobranych z tejże głębokości (1948 diaspor/m², Steinhardt i Selig 2007). Z kolei liczba oospor w górnej warstwie osadów jeziora Moszne (500 diaspor/m²) była podobna do danych uzyskanych na mokradłach południowo-zachodniej Hiszpanii (501 diaspor/m²) (Espinar i Clemente 2007). Jak podaje Sugier (2001) zwarte łąki ramienicowe w j. Moszne prawdopodobnie zniknęły wskutek przemarznięcia roślinności wodnej wraz z osadami limnicznymi w okresie zimy 1995/1996, kiedy to temperatury były najniższe w 20-leciu (1900-2010), a pokrywa lodowa największych i najgłębszych jezior Polski północno-wschodniej wynosiła ponad 65 cm (Skowron 2003). Ponadto w banku diaspor zarejestrowano przede wszystkim oospory *Ch. intermedia*, gatunek notowany w latach 50. XX w. przez Fijałkowskiego (1959), natomiast nie stwierdzono oospor *Ch. delicatula*, który to gatunek tworzył gęste łąki ramienicowe właśnie w roku 1995 (Sugier i Popiołek 1998). Niewykluczone, że ramienica delikatna nie wytwarzała diaspor, a propagacja była wyłącznie wegetatywna.

Skutkiem szybkiego powrotu roślinności ramienicowej, w tym po zaburzeniach różnego rodzaju jest zdolność oospor zdeponowanych w banku diaspor do kiełkowania. W eksperymencie I nie stwierdzono skiełkowanych oospor *Ch. intermedia* zdeponowanych w osadach (0-20 cm) pochodzących z j. Moszne. Z uwagi na ten fakt, a także bardzo mały udział oospor potencjalnie żywych w wierzchniej warstwie osadów (Ryc. 7) szansa na rekolonizację charofitów w tym jeziorze jest niewielka. Ponadto zagęszczenie oospor *Ch. intermedia* w badanym profilu, a także bardzo mała gęstość osadów może

świadczyć o ich mieszaniu się i przemieszczaniu diaspor w tym płytkim polimiktycznym jeziorze (Michalczyk i in. 1998).

Nasiona gatunków typowo lądowych, w przewadze endozoo- (*S. viridis*, *Polygonum* sp.) i anemochoryczne (*S. oleraceus*, *C. canadensis*, *B. pubescens*), mają znaczny udział w banku nasion j. Moszne. Najliczniej prezentowane w banku diaspor są nasiona *Oxalis stricta* (od 6889 do 16 000 nasion/m² w zależności od głębokości osadu). Zepeda i in. (2014) podali zagęszczenie ponad 2000 nasion innego gatunku *O. corniculata* na metr kwadratowy jedynie w powierzchniowej 0-5 cm warstwie badanych mokradeł meksykańskich. Przyczyną tak dużego udziału nasion szczawika w osadzie j. Moszne wydaje się być aktywność ptactwa wodnego (Lollar i Marble 2015).

Fakt obecności w banku diaspor nasion roślin przede wszystkim typowo lądowych i brak diaspor gatunków wodnych, takich jak: *Ch. delicatula*, *Ch. vulgaris*, *C. demersum*, *E. canadensis*, *Potamogeton natans*, które były jeszcze notowane w roku 1995 (Sugier i Popiołek 1998) naprowadza myśl o wegetatywnej strategii regeneracyjnej tych hydromakrofitów. Brak diaspor *N. lutea* czy *P. natans* w badanych osadach być może wiąże się z większym ciężarem właściwym nasion tych gatunków niż osadu i w konsekwencji opadaniem poniżej analizowanej głębokości. Podobną sytuację zauważyła Barrat-Segretain (1996) badając kiełkowanie *N. lutea* w kanale rzeczonym.

W literaturze jest wiele doniesień dotyczących spadku liczby nasion wraz z głębokością (Grillas i in. 1993, Bonis i Lepart 1994, Lanfranco i in. 2000). Według tych autorów, zasoby banku diaspor ramienic wynoszą od kilku do kilkunastu tysięcy na metr kwadratowy, koncentrując się w powierzchniowej 0-4 cm warstwie osadu. Bonis i in. (1995) stwierdzili przeciętnie od ok. 29 tys. do 417 tys. oospor/m² w górnej 0-5 cm warstwie osadu. Wyniki te są zbliżone do badań przeprowadzonych przez Riddina i Adamsa (2009), gdzie oospory *Ch. vulgaris* i *Lamprothamnium papulosum* stanowiły ponad 70% całego banku diaspor, podczas gdy Lanfranco i in. (2000) donoszą o jeszcze wyższym procentowym udziale oospor ramienicy pospolitej w banku nasion. Analizując strukturę i zasobność banku diaspor j. Słone należy stwierdzić dominację *Ch. vulgaris* wśród gatunków roślin wodnych. Udział oospor tej ramienicy stanowił 22% całego banku nasion, a

ich liczba w powierzchniowej 0-5 cm warstwie osadów wynosiła ponad 11 tys. oospor/m².

Stosunkowo niewiele jest doniesień o wzroście liczby diaspor wraz z głębokością (Grandin i Rydin 1998), czy o zgromadzeniu większej liczby oospor w warstwach głębszych aniżeli 0-5 cm (Van den Berg i in. 2001, Ozimek 2006). Wyniki przeprowadzonych badań świadczą o możliwości gromadzenia dużej liczby żywych oospor ramienicy pospolitej nawet do gł. 10 cm (Ryc. 14), tym samym przyczyniają się one do tworzenia trwałego banku diaspor, co ma miejsce w przypadku banku nasion roślin naczyniowych (Thompson i Grime 1979). Podobne wyniki uzyskali Van den Berg i in. (2001) badając bank nasion płytkiego jeziora Veluwemeer, gdzie zagęszczenie oospor *Ch. aspera* pobranych wraz z osadami w miejscu zwartych łąk ramienicowych wzrastało aż do gł. 14 cm.

Oprócz dużej liczby żywych diaspor, ważnym elementem w banku nasion jest ich zdolność kiełkowania, świadcząca o możliwości regeneracji roślinności makrofitowej. Z przeprowadzonych badań wynika, że maksymalny udział skiełkowanych oospor *Ch. vulgaris* wynosi nawet ponad 80% (Ryc. 16), podczas gdy Riddin i Adams (2009) szacują zdolność kiełkowania diaspor tego gatunku na poziomie 15%. Wysoka zdolność kiełkowania oospor występujących w j. Słone nawet do głębokości 20 cm (przeciętnie 58%) wskazuje, że bank oospor *Ch. vulgaris* może być istotnym źródłem regeneracji roślinności oraz stanowić narzędzie w działaniach z zakresu ochrony czynnej ekosystemów wodnych.

W jeziorze Słone, podobnie jak w przypadku j. Moszne, dominujący udział w banku nasion miały gatunki lądowe (Ryc. 13, Tab. 12). Diaspory *O. stricta*, *S. viridis*, *S. oleraceus* występowały w największym zagęszczeniu, a nasiona anemochoryczne (np. *B. pendula*, *B. pubescens* czy *C. canadensis*) stanowiły ok. 10% całego banku. Obecność tak dużej liczby nasion gatunków typowo lądowych prawdopodobnie wiąże się ze sposobem ich przystosowania do rozprzestrzenia się przy udziale wiatru na dość duże odległości, a także uwarunkowane aktywnością ptactwa wodnego, które odgrywa istotną rolę w dyspersji diaspor roślin wodnych (Soons i in. 2008, Brochet i in. 2010).

5.3. Wpływ roślinności wodnej oraz głębokości jej występowania na kształtowanie podwodnego banku diaspor i zdolność kiełkowania oospor *Lychnothamnus barbatus* oraz perspektywa regeneracji roślinności

Zagęszczenie nasion i oospor w osadach limnicznych ekosystemów wodnych wzrasta zwykle wraz ze wzrostem produkcji biomasy roślinności wodnej i stopnia pokrycia podwodnych makrofitów występujących na dnie zbiorników (Grillas i Battedou 1998, Bonis i in. 1995, Van den Berg i in. 2002, Steinhardt i Selig 2007, Conde-Álvarez i in. 2012). Bank nasion może więc stanowić źródło informacji o historii roślinności i jej przemianach w danym zbiorniku (Grandin i Rydin 1998). Ograniczona dostępność promieniowania fotosyntetycznego ma wpływ na głębokość występowania charofitów (Schwarz i in. 2002, Schallenberg i Burns 2003). To z kolei wpływa na ich żywotność, pokrycie i produkcję biomasy, a w konsekwencji także produkcję diaspor. Dlatego brak oospor w głębszych warstwach osadów badanych w niniejszej pracy, wskazuje na brak roślinności charofitowej w przeszłości, co może być wyjaśnione niewystarczającą dostępnością światła, jak sugerują badacze zajmujący się badaniem ramienic w ekosystemach jeziornych (Blindow 1992, Steinman i in. 2002, Van den Berg i in. 2002). Obecność warstwy osadu pozbawionej nasion i oospor często wskazuje na degradację roślinności makrofitowej, co prowadzi do spadku ilości dopływających do banku i zasilających go diaspor, na przykład podczas procesu eutrofizacji lub w trakcie intensywnej praktyki rybackiej (Ozimek 2006, Rodrigo i in. 2010, Xiao i Liu 2013). Zatem przy analizie banku oospor przyjęto założenie, że gęstość diaspor w poszczególnych warstwach osadów odzwierciedlała obfitość roślinności występującej w przeszłości.

Zagęszczenie całkowitej liczby oospor oraz potencjalnie żywych oospor *L. barbatus* nie było zróżnicowane w stanowiskach (podrozdz. 4.4), gdzie gatunek ten trwał od co najmniej 50 lat (Karczmarz i Malicki 1971, Karczmarz 1980), natomiast było wyraźnie widoczne w stanowiskach, gdzie jego płyty stwierdzono znacznie później (Ciecierska i Radwan 2000, Sugier 2008). Wzrost całkowitej liczby oospor oraz liczby oospor potencjalnie żywych w kierunku powierzchni osadów w tychże stanowiskach (Ciecierska i Radwan 2000, Sugier 2008) świadczy prawdopodobnie o stopniowej sukcesji, wzroście pokrycia roślin oraz produkcji ich biomasy, a także jednocześnie wzroście produkcji diaspor. Z kolei brak

zróznicowania całkowitej liczby diaspor oraz potencjalnie żywych oospor we fragmencie litoralu, gdzie płyty były rejestrowane przez Karczmarza i Malickiego (1971) może świadczyć o występowaniu względnie stabilnych warunków siedliskowych w czasie. Jeżeli chodzi o procentowy udział oospor potencjalnie żywych, to w każdym z badanych stanowisk stwierdzono ich spadek wraz ze wzrostem głębokości występowania osadów. Mimo, że w niniejszych badaniach nie określono wieku osadów to wzrost ich gęstości w gradiencie głębokości oraz fakt ich stabilizacji przez zwarte łąki ramienicowe przez kilka dekad przemawia za tym, że nie zostały przemieszczone, a porządek sedymentacji w czasie został zachowany (ich układ jest chronologiczny). Tak więc wiek osadów, a tym samym wiek oospor odgrywa tutaj kluczową rolę w zachowaniu żywotności diaspor, a prezentowane wyniki są zgodne z badaniami innych autorów zajmujących się badaniem banku nasion innych gatunków (Ozimek 2006, Van den Berg i in. 2002, Rodrigo i in. 2010, Xiao i Liu 2013).

Zdolność kiełkowania oospor ramienic zależy od wielu czynników, podstawowy to właściwości samego gatunku. Jednak jak do tej pory informacje dotyczące kiełkowania oospor *L. barbatus* przedstawiała jedynie Casanova i in. (2003). Analizując niezbyt liczną próbę diaspor proces kiełkowania rejestrowała sporadycznie. W prezentowanych przeze mnie badaniach zdolność kiełkowania oospor *L. barbatus* w symulowanych warunkach płytkiego zbiornika wodnego wynosił przeciętnie od 20% do 42% w tej części litoralu, gdzie płyty *Lychnothamnetum barbati* występowały przed ponad 50 laty (Karczmarz i Malicki 1971, Karczmarz 1980), natomiast od 25% do ponad 60% w stanowiskach, gdzie łąki ramienicowe stwierdzono w latach 90. XX w. (Ciecierska i Radwan 2000, Sugier 2008) (podrozdz. 4.4). Istotna różnica w zdolności kiełkowania diaspor między stanowiskami różniącymi się historią roślinności wskazuje na to, że długość czasu występowania *L. barbatus* w danym siedlisku ma wpływ na zdolność kiełkowania oospor. Reasumując wyniki badań banku diaspor *L. barbatus* w jeziorze Rogóźno należy stwierdzić, że w częściach litoralu, gdzie później doszło do kolonizacji przez ramienicę, zarówno zasoby potencjalnie żywych oospor w banku nasion wierzchniej 10 cm warstwy osadów, jak też zdolność kiełkowania diaspor są większe. Zatem bardziej prawdopodobna jest wcześniejsza regeneracja roślinności ramienicowej właśnie w tej części litoralu.

Wyniki badań synekologicznych i właściwości wody w 12 jeziorach Polski z udziałem *L. barbatus* wykazały, iż dostępność światła, pozytywnie skorelowana z rozwojem makrofitów zanurzonych, jest o wiele bardziej istotnym czynnikiem ekologicznym dla tego gatunku niż ogólny stan trofii jezior (Pełechaty i in. 2009). Bardzo ważną rolę ma przezroczystość wody i jej wpływ na występowanie tego charofita, jego cykl życiowy, pokrycie i skład florystyczny fitocenoz z jego dominacją (Blaženčić i Blaženčić 1983, Krause 1986, Balevicius 2001). Wiadomo, że dopływ substancji humusowych ze zlewni drastycznie ograniczył przezroczystość wody, a także warunki świetlne, co doprowadziło do zaniku zwartych płatów tego charofita (Ejankowski i Lenard 2015). Niewykluczone, że warunki świetlne pogarszały się już od dłuższego czasu, już we wcześniejszym okresie, co mogło ograniczać wegetację *L. barbatus* na większych głębokościach, a w konsekwencji ograniczać produkcję diaspor. Stąd też prawdopodobnie wynikają duże różnice w zasobności banku diaspor w osadach dennych zdeponowanych na głębokości 2m oraz 3 m (podrozdz. 4.5). Uzyskane wyniki badań, a mianowicie mniejszy zasób banku nasion przy większej głębokości wody są zgodne z badaniami Gałki i Bociąg (2007) w jeziorach twardowodnych. Odmienne rezultaty uzyskali natomiast Brzozowski i in. (2019) badając między innymi produkcję oospor przez rośliny *L. barbatus* występujące w j. Kuźnickie na Pojezierzu Poznańskim. Stwierdzili oni dodatnią zależność między produkcją oospor a głębokością wody na jakiej występuje roślinność. Badania były przeprowadzone jednak w o wiele większym zakresie głębokości wody (od 2 m do 5 m). Ponadto w stanowiskach głębiej położonych liczba oospor była większa, ale były one mniejsze.

Ekologiczne warunki występowania *L. barbatus* są podobne do warunków występowania *Nitellopsis obtusa* (Karczmarz 1967, Krause 1986). Bardzo często obydwa gatunki rosną razem w jednym zbiorowisku roślinnym. *Nitellopsis obtusa* bywa stałym komponentem zespołu *Lychnothamnetum barbati* i odwrotnie – *L. barbatus* bywa stałym komponentem zespołu *Nitellopsidetum obtusae* (Karczmarz 1967, 1980, Karczmarz i Malicki 1971, Pełechaty i in. 2009, Sugier i in. 2009). Zdziwiająca jest, że w podwodnym banku nasion jeziora Rogóźno nie stwierdzono oospor *N. obtusa*. Krynicznicza jest gatunkiem dwupiennym (Dąbska 1964), dlatego też niewykluczone, że na Pojezierzu Łęczyńsko-Włodawskim występują w

przewadze osobniki męskie (obserwacje własne), a sukcesja tego gatunku odbywa się na drodze propagacji wegetatywnej. W literaturze jest niewiele informacji dotyczących potwierdzenia obecności oospor tego gatunku. Jedynie Sugier (2014) stwierdził dosłownie kilka diaspor w osadach wyrobisk potorfowych z dominacją charofitów. Zdziwiający jest także brak w j. Rogóżno diaspor innych taksonów roślinności wodnej w stosunkowo dość miększej 20 cm warstwie osadów dennych. Podobnie Gałka i Bociąg (2007) badając bank diaspor dwóch jezior na głębokości 4 m stwierdziły, że składa się on wyłącznie z oospor ramienic, chociaż florę obu jezior tworzyły także rośliny naczyniowe.

Eksperyment przeprowadzony w warunkach symulujących płytki zbiornik wodny wykazał, że jest możliwe kiełkowanie oospor *L. barbatus* pochodzących z głębokości aż 20 cm (podrozdz. 4.4). Biorąc pod uwagę fakt nieprzemieszania osadów dennych oraz tempo akumulacji osadów w fitocenozach z dominacją ramienic (Sugier 2014) można stwierdzić, że zdolność kiełkowania diaspor tego gatunku może być zachowana przez ponad 50 lat. Podobnie w eksperymentach innych badaczy nad bankiem oospor ramienic stwierdzono, że mogą one przetrwać żywe w osadach limnicznych kilka dekad (Rodrigo i in. 2010, Stobbe i in. 2014, Sugier 2014). Sugier (2014) w badaniach banku oospor *Ch. globularis* and *Ch. intermedia* wykazał, że oospory tych gatunków pobrane z osadów, których wiek oceniono na 80 lat mogą kiełkować. Prezentowane wyniki badań własnych dotyczących kiełkowania oospor *L. barbatus* potwierdzają rezultaty wcześniejszych doniesień mówiących, że oospory ramienic mogą przetrwać wiele lat w stanie uśpienia (Van den Berg i in. 2001) i mogą pozostać żywe w osadach dennych zbiorników wodnych przez bardzo długi okres czasu (Proctor 1967, Wade 1990, Bonis i Lepart 1994, De Winton i Clayton 1996, De Winton i in. 2000, Sederias i Colman 2009, Rodrigo i in. 2010, Lu i in. 2012).

Zanik roślinności zanurzonej w różnego typu zbiornikach wodnych w wyniku działań antropogenicznych obserwuje się aktualnie na całym świecie (Scheffer i in. 1993, Lu i in. 2012). Jedną z takich form jest presja człowieka na jeziora określana jako humizacja, czyli antropogeniczne wzbogacenie w allochtoniczne substancje humusowe (Bociąg 2000, Szmaja 2000). Z takim przypadkiem mamy do czynienia w jeziorze Rogóżno, gdzie dopływ substancji humusowych do jeziora spowodował wyginięcie roślinności makrofitowej

(Ejankowski i Lenard 2015). Reakcją na taki stan rzeczy są programy mające na celu zwiększenie lokalnej bioróżnorodności makrofitów, szczególnie charofitów (Simons i in. 1994, Beltman i Allegrini 1997, Rodrigo i in. 2010, Lu i in. 2012). W wielu przypadkach takie przedsięwzięcia miały pozytywny finał, przejawiający się w odtworzeniu gęstych łąk ramienicowych, znacznej poprawie warunków siedliskowych, strącaniu nieorganicznego fosforu, czy wiązaniu azotu (Rodrigo i in. 2007, Rodrigo i Alonso-Guillén 2013, Rodrigo i in. 2015). Zauważono wyjątkową aktywność związaną z rekultywacją zbiorników wodnych i odtwarzaniem roślinności wodnej. Rodrigo i Alonso-Guillén (2013) stwierdzili, że jeżeli podwodne warunki świetlne ulegną poprawie i zmniejszy się koncentracja nutrientów to jest możliwa naturalna rekolonizacja charofitów, ale też możliwość przywrócenia roślinności w ramach działań z zakresu ochrony czynnej. Podobne wnioski nasuwają się po analizie podwodnego banku nasion jeziora Rogóźno. Odcięcie dopływu wód z przylegających torfowisk może wyeliminować dopływ substancji organicznej, co w dalszej perspektywie czasowej może przyczynić się przede wszystkim do polepszenia przezroczystości wody, a także stworzenia takich warunków świetlnych, jakie panowały przed zaburzeniem związanym z dotarciem do jeziora substancji organicznej (Ejankowski i Lenard 2015) decydujących o funkcjonowaniu roślinności, co ma kluczowe znaczenie także w przypadku kiełkowania oospor. Analizując potencjał podwodnego banku oospor *L. barbatus*, a mianowicie udział potencjalnie żywych oospor oraz ich zdolność kiełkowania można stwierdzić, że w wierzchniej 10 centymetrowej warstwie osadów dennych jeziora Rogóźno znajduje się odpowiedni zasób diaspor, który w przypadku poprawy warunków siedliskowych może odegrać zasadniczą rolę w przywróceniu łąk ramienicowych. Badania wielu autorów wykazały, że makrofity mogą powrócić do zrenaturalizowanego jeziora w stosunkowo krótkim okresie (Casanova i Brock 1990, Portielje i Roijackers 1995, Brouwer i in. 2002, Ter Heerd i Hootsmans 2007). Dlatego też uzyskane przeze mnie wyniki skłaniają do stwierdzenia, że podwodny bank oospor *L. barbatus* stanowi bardzo ważny potencjał, który może być wykorzystany w przyszłości w działaniach z zakresu ochrony czynnej w tym jeziorze, ale także jako źródło diaspor, które może być wykorzystane w przywracaniu łąk ramienicowych w innych zbiornikach wodnych.

Wszelkie działania o charakterze renaturyzacyjnym mające na celu przywrócenie zbiorowisk roślinnych w jeziorach, w których całkowicie wyginęła roślinność podwodna musi być poprzedzona badaniami historii roślinności oraz badaniami banku diaspor zdeponowanych w osadach dennych (Ozimek 2006, Lu i in. 2012, Rodrigo i in. 2010). Wyniki moich badań potwierdzają tę tezę, gdyż uwzględnienie analizy wszelkich dostępnych materiałów pozwoliło na wskazanie stanowisk różniących się historią roślinności, a w efekcie również bankiem diaspor. W przygotowywaniu strategii odtwarzania roślinności ważna jest ocena możliwości wykorzystania banku diaspor jako źródła regeneracji roślinności (Ozimek 2006, Van Zuidam i in. 2012, Rodrigo i in. 2010, 2013). Na podstawie przeprowadzonych przeze mnie badań przedstawionych w niniejszej pracy mogę stwierdzić, że bank oospor *L. barbatus* może być wykorzystany w odtwarzaniu roślinności.

5.4. Przesuszenie plech *Chara intermedia* a cechy morfologiczne, stopień dojrzałości i zdolność kiełkowania oospor

Jedną z ważniejszych przyczyn zróżnicowanej zdolności kiełkowania oospor ramienic jest ich spoczynek (Silvertown 1988) oraz wiek (Bonis i Lepart 1994). W okresie spoczynku oospory nie są zdolne do kiełkowania, czego przyczyną jest obecność w nich inhibitorów wzrostu hamujących kiełkowanie. Ma to duże znaczenie w przypadku przetrwania niekorzystnych okresów pogodowych, np. suszy czy zimy (Proctor 1967, Casanova i Brock 1996). Wcześniejsze badania dotyczące kiełkowania oospor *Characeae* wykazują zarówno względny (wymuszony) jak i bezwzględny (głęboki) stan spoczynku, a czynniki wpływające na przełamanie każdego z nich są zróżnicowane w zależności od gatunku, czy też położenia geograficznego (Forsberg 1965, Shen 1966, Sokol i Stross 1986, Casanova i Brock 1996). Generalnie świeże oospory, te wytworzone w danym okresie wegetacyjnym, wykazują pierwotny stan spoczynku (Takatori i Imahori 1971). Uzyskane w przedstawionej pracy wyniki wskazują, że oospory pobrane z plech roślin, są prawdopodobnie w pierwotnym stanie uśpienia. Świadczy o tym fakt bardzo niskiej zdolności kiełkowania w trakcie trwania eksperymentu (podrozd. 4.6). Średnia zdolność kiełkowania oospor pobranych z plech była kilkakrotnie, a nawet ponad 20-krotnie mniejsza od średniej zdolności kiełkowania oospor pobranych z osadów, teoretycznie starszych, w porównaniu do oospor

wytworzonych na plechach ramienic. W przeprowadzonych przeze mnie badaniach stwierdzono brak statystycznie istotnych różnic między kiełkowaniem oospor a gyrogonitów. Całkowite usunięcie otoczki wapiennej nie powoduje więc znaczącego wzrostu kiełkowania, co oznacza, że nie ma mechanicznych ograniczeń kiełkowania związanych z występowaniem struktury okrywającej (Sederias i Colman 2007).

Kwiatkowska i Godlewski (1980, 1988) stwierdzili stymulujący wpływ fitohormonu GA₃ na dojrzewanie oogoniów i powstanie oospor *Ch. vulgaris*, których liczba wzrastała proporcjonalnie do wzrostu stężenia tego hormonu. Można przypuszczać, że mechanizmem blokującym kiełkowanie oospor pobranych z plech w badaniach własnych (kilkakrotnie mniejsza zdolność kiełkowania w relacji do oospor pobranych z osadów) mogą być jakieś trwałe substancje o charakterze inhibitorów, bardzo wolno ulegające degradacji. Aby zweryfikować tę tezę, konieczne jest przeprowadzenie dalszych badań laboratoryjnych.

Gyrogonity (oospory pokryte otoczką wapienną) są przede wszystkim obiektem badań paleontologicznych (Martín-Closas i Diéguez 1998, García i Chivas 2004), natomiast widoczna jest luka w wiedzy dotyczącej gyrogonitów współcześnie występujących ramienic (Soulié-Märsche i García 2015). Oprócz morfologicznych aspektów, bardzo istotna jest wiedza dotycząca warunków ekologicznych mających wpływ na powstawanie oospor, kalcyfikację zapłodnionego oogonium i ostatecznie formowanie się gyrogonitu (Soulié-Märsche i García 2015). W przypadku większości gatunków ramienic po wytworzeniu się oospory kontynuowany jest proces dojrzewania i formowania się gyrogonitu (Leitch 1989, Soulié-Märsche i García 2015). Oospory i gyrogonity są wytwarzane wewnątrz oosporangium i reprezentują różne fazy dojrzewania (Soulié-Märsche i García 2015). Zatem w przypadku prezentowanych badań własnych (podrozdz. 4.6). wyróżnione typy morfologiczne pobrane z plech cechują się różnym stopniem dojrzałości oraz różną zdolnością kiełkowania, a deponowane w osadach dennych mogą mieć wpływ na strukturę i właściwości podwodnego banku diaspor.

5.5. Wpływ temperatury oraz światła na dynamikę oraz zdolność kiełkowania oospor *Chara intermedia*

Kiełkowanie oospor *Ch. intermedia* pobranych zarówno z plech jak i z osadów dennych poprzednio przechowywanych w trzech reżimach temperaturowych (4°C, -4°C oraz -15°C) charakteryzowało się małą dynamiką – niewielkim początkowym wzrostem, a następnie całkowitym jego zahamowaniem (podrozdz. 4.7, Ryc. 29-36). Z danych literaturowych (Casanova i Brock 1996), a także z własnych doświadczeń wynika, że rejestrację kiełkowania oospor wystarczy prowadzić przez ok. 100 dni. Pierwsza rejestracja skiełkowanych oospor *Ch. intermedia* pobranych z osadów i przechowywanych przez 4 tyg. w temp. 4°C odbyła się na 8 dzień przeprowadzonych badań, a kiełkowały one do 56 dnia. W tym czasie zanotowano tylko 3 skiełkowane oospory. Z kolei mrożenie materiału w temp. -15°C przez miesiąc znacząco wydłużyło czas pierwszej rejestracji oospor, obniżyło ich zdolność kiełkowania oraz skróciło czas kiełkowania oospor (podrozdz. 4.7, Ryc. 34). Korzystny wpływ przechowywania oospor *Nitella cristata* var. *ambigua* pobranych z osadów w niskiej temperaturze wykazały Casanova i Brock (1996). Stwierdzono, że ekspozycja oospor na temperaturę (4-5°C) w ciągu 4 tyg. miała istotny wpływ na ich zdolność kiełkowania. Istnieje niewiele prac w których wykazano, że mrożenie oospor, np. w temp. -15°C całkowicie hamuje proces kiełkowania (Casanova i Brock 1996). Jednak praca Phartyal i in. (2018) przedstawia tolerancję *Trapa natans* na niskie temperatury. Badacze stwierdzili, że diaspory tego hydromakrofitu dobrze znoszą krótkotrwałe mrożenie do -12°C bez znacznej utraty zdolności kiełkowania. Podobne rezultaty otrzymali Tuckett i in. (2010) przechowując nasiona *Myriophyllum petreum* w temp. -18°C przez 28 dni.

W literaturze dotyczącej zdolności kiełkowania oospor jest dużo danych odnoszących się do kiełkowania zarówno w warunkach z dostępem światła jak i w warunkach jego braku. W większości prac przyjmuje się, że światło pełni kluczową rolę w przełamaniu stanu spoczynku oospor, wpływając na ich kiełkowanie. Liczne prace dotyczące zdolności kiełkowania oospor prezentują odmienne wartości tego parametru nawet w obrębie gatunku oraz bardzo duży jego zakres, przy górnej granicy sięgającej 100% (Sabbatini i in. 1987, Casanova i Brock 1990, Bonis i Lepart 1994, Acosta i in. 1999, Bonis i Grillas 2002, De Winton i in. 2004, Kalin i

Smith 2007). W badaniach Sederias i Colman (2007) zdolność kiełkowania oospor *Ch. vulgaris* pobranych z osadów i przechowywanych przez 2 tyg. w temp. 4°C wynosiła 59%, natomiast w przypadku oospor pobranych z plech – 19%. Z kolei Kalin i Smith (2007) stratyfikując oospory *Ch. vulgaris* pobrane z osadów w identycznej temperaturze i tym samym czasie nie zanotowali żadnej skiełkowanej diaspory. W prezentowanych przeze mnie wynikach średni procentowy udział skiełkowanych oospor *Ch. intermedia* pobranych z roślin oraz osadów i przechowywanych przez 2 tyg. w temp. 4°C wynosił odpowiednio 3% i 5% (podrozdz. 4.8, Ryc. 37). Przyczyną tak niskiej zdolności kiełkowania oospor może być fakt, że każdy gatunek ma specyficzne wymagania dotyczące ustępowania stanu spoczynku (Riddin i Adams 2009), a w prezentowanym przypadku także *Ch. intermedia*. Oospory zdeponowane w osadach, które przebywają prawdopodobnie we wtórnym spoczynku, posiadają stosunkowo wyższą zdolność kiełkowania ze względu na wielokrotną naturalną stratyfikację w osadzie w porównaniu do oospor pobranych z plech, które przebywają prawdopodobnie w pierwotnym stanie uśpienia (Sokol i Stross 1992, Sederias i Colman 2007). W prezentowanych przeze mnie wynikach udział skiełkowanych oospor *Ch. intermedia* pobranych z plech i z osadów w poszczególnych przedziałach czasowych w warunkach świetlnych nie przekraczał odpowiednio 4% i 8%, a przechowywanie diaspor ponad miesiąc w tem. -15°C znacznie obniżyło ich zdolność kiełkowania (podrozdz. 4.8, Ryc. 37). Podobne rezultaty uzyskali Casanova i Brock (1996) przeprowadzając badania na oosporach *Ch. muelleri*.

Wielu badaczy uważa brak światła jako mało istotny podkreślając rolę badań z udziałem światła jako czynnika eksperymentu (Forsberg 1965, Proctor 1967, Takatori i Imahori 1971, Sokol i Stross 1986, Sederias i Colman 2007). Jak podali Sokol i Stross (1992) zdolność kiełkowania oospor *N. furcata* w ciemności wynosiła 7,9%, natomiast ekspozycja oospor na światło o różnej długości fali spowodowała wzrost tego parametru do 95%. W prezentowanych przeze mnie badaniach udział skiełkowanych oospor *Ch. intermedia* pobranych z plech i z osadów dennych w poszczególnych przedziałach czasowych przechowywanych w ciemności przez okres 11 miesięcy był dość wysoki na tle wyników wymienionych autorów i wynosił aż 40% (podrozdz. 4.10, Ryc. 39). Podobną zdolnością kiełkowania charakteryzowały się oospory *Ch. zeylanica* zdeponowane w osadach,

kiełkujące na poziomie 59% (Stross 1989). Ponadto oospory *Ch. intermedia* pobrane z plech i osadów przechowywane w temp. 4°C i umieszczone w ciemności cechowały się większą zdolnością kiełkowania w porównaniu do oospor utrzymywanych w warunkach ograniczonego dostępu światła. (podrozdz. 4.8 i 4.9, Ryc. 38-39). Również Kalin i Smith (2007) stwierdzili korzystny wpływ ciemności na kiełkowanie oospor *N. flexilis* pobranych z osadów w stosunku do diaspor utrzymywanych w warunkach ograniczonego dostępu światła. Z kolei badania De Winton i in. (2004) nie potwierdzili wpływu braku dostępu światła na zdolność kiełkowania oospor *Ch. globularis* i *Ch. australis*. Autorzy wykazali, że liczba skiełkowanych oospor na świetle oraz w warunkach jego braku nie różniła się w sposób istotny. Z własnych obserwacji wynika, że oospory *Ch. intermedia* cechują się wyższą zdolnością kiełkowania w ciemności, aniżeli w warunkach ograniczonego dostępu światła. Światło jest głównym czynnikiem wzrostu i rozwoju charofitów, niewykluczone że nie jest jednak podstawowym czynnikiem niezbędnym do kiełkowania, co podkreślili także w swoich badaniach De Winton i in. (2004).

6. PODSUMOWANIE I WNIOSKI

Podwodne banki nasion jezior Słone i Rogózno charakteryzują się dominacją gatunków, które także dominowały w zbiorowiskach roślinnych tworzących fitolitoral przed laty, ale również licznym występowaniem taksonów typowo lądowych. Brak lub znikomy udział diaspor gatunków innych hydromakrofitów, świadczy prawdopodobnie o ich wegetatywnej drodze propagacji.

Zagęszczenie potencjalnie żywych oospor *Ch. vulgaris* w jeziorze Słone oraz *L. barbatus* w jeziorze Rogózno, a także ich zdolność kiełkowania, świadczą o wysokim potencjale podwodnych banków diaspor i możliwości regeneracji charofitów, co nie jest możliwe w przypadku jeziora Moszne.

Bank diaspor *L. barbatus* zdeponowany szczególnie w górnej 10-cio centymetrowej warstwie osadów dennych jeziora Rogózno, może być istotnym źródłem regeneracji roślinności oraz stanowić narzędzie niezbędne w działaniach z zakresu ochrony czynnej tego zagrożonego gatunku. W częściach litoralu, gdzie później doszło do kolonizacji przez ramienicę, zasoby potencjalnie żywych oospor w banku nasion, jak też zdolność kiełkowania diaspor są większe. Zatem bardziej prawdopodobna jest wcześniejsza regeneracja roślinności ramienicowej właśnie w tej części litoralu.

Głębokość występowania roślinności zanurzonej ma wpływ na kształtowanie się podwodnego banku oospor *L. barbatus*. Na mniejszej głębokości występowania roślinności ramienicowej w przeszłości (gł. 2 m) diaspor występują w osadach głębiej i charakteryzują się dwu-, a nawet trzykrotnie większym zagęszczeniem, niż na większej głębokości występowania roślinności (gł. 3 m). Bank diaspor *L. barbatus* prawdopodobnie odziedziczył historię rozprzestrzeniania się osobników tego gatunku, co oznacza, że w głębszym fragmencie litoralu kolonizacja nastąpiła później, a zwarcie roślinności i produkcja biomasy były mniejsze.

Historia roślinności ma wpływ na kształtowanie się podwodnego banku nasion, a długość trwania fitocenoz *Lychnothamnetum barbati* w czasie determinuje rozmieszczenie diaspor *L. barbatus* w gradiencie głębokości osadów, procentowy udział oospor potencjalnie żywych, a także ich zdolność kiełkowania.

Przesuszenie plech ramienic *Chara intermedia* w okresie lata, zasiedlających płytkie zbiorniki wodne wpływa na zróżnicowanie morfologiczne oraz stopień dojrzałości oospor. Rezultatem tego jest zróżnicowana zdolność kiełkowania diaspor, która może determinować właściwości podwodnego banku nasion.

Większą zdolnością kiełkowania cechują się oospory zdeponowane w osadach dennych niż oospory pochodzące z przesuszonych plech, i to właśnie one odgrywają istotniejszą rolę w regeneracji *Ch. intermedia*.

Długość okresu oddziaływania ujemnych temperatur na oospory *Ch. intermedia* tworzące „deszcz oospor”, a następnie wchodzące w skład podwodnego banku nasion znacznie ogranicza ich kiełkowanie. Zatem w przypadku ekosystemów lub fragmentów litoralu z bardzo płytko występującą roślinnością ramienicową, występowanie w zimie dłuższych okresów z temperaturą ujemną, może mieć wpływ na właściwości banku diaspor i decydować o jego roli w regeneracji roślinności.

7. ABSTRACT

Charophytes are macro-algae colonising both fresh and marine waters regarded as sensitive bio-indicators of lake trophic status due to their preference for oligo- to poorly eutrophic waters. These organisms play an important role in the functioning of aquatic ecosystems. They bind biogens, stabilise sediments, and contribute to the so-called pure water status of lakes. In our climatic conditions, these plants either overwinter (evergreen forms) or die after the vegetation period. Oospores produced by charophytes, together with diaspores of other macrophytes, form an underwater seed bank deposited in bottom sediments and playing an important role in the dynamics and regeneration of vegetation.

The main objective of this dissertation research was to characterise the underwater seed bank in water reservoirs with different trophic status, vegetation history, and factors contributing to extinction of aquatic vegetation. The study was also focused on determination of the impact of the depth of diaspore deposition in bottom sediments on the species composition and structure of the underwater seed bank. Another objective was to determine the impact of the depth of deposition of *C. intermedia*, *C. vulgaris*, and *L. barbatus* oospores in bottom sediments on the density, viability, and germinability of diaspores. The research also assessed the effect of drying of *C. intermedia* thalli on the morphological characteristics and degree of maturity of oospores as well as the influence of temperatures on the dynamics and germination capacity of diaspores. An attempt was made to indicate the perspective of using the underwater seed bank deposited in bottom sediments in active protection aimed at restoration of aquatic vegetation in habitats where it has become extinct.

The goals of the study were possible to achieve after a preliminary analysis of literature data, vegetation maps, aerial and satellite photographs, climate data, and field observations. These steps allowed determination of the time and cause of extinction of the charophyte vegetation in lakes selected for the study and identification of water reservoirs (peat pits) that could be a source of material (charophyte thalli, oospores, bottom sediments) required for microscopic observations and experiments. I carried out these experiments both in vegetation chambers and in outdoor conditions. The microscopic analysis of the sediments

revealed that the underwater seed banks from Lake Słone and Rogóźno were dominated by species that were also most abundant in plant communities forming the phytolittoral years ago, but there were additionally a large number of typical terrestrial taxa. The absence or negligible number of diaspores of other hydromacrophyte species that were present in the past probably implies their vegetative mode of propagation. The analysis of samples from bottom sediment cores collected in Lake Rogóźno and kept in conditions similar to those prevailing in very shallow water reservoirs demonstrated that the bank of *L. barbatus* diaspores, especially from the upper 10 cm layer, could be a source of vegetation restoration and an important tool for active protection of this endangered species. It was also found that the depth of occurrence of submerged vegetation had an impact on the formation of the underwater diaspore bank, which reflects the history of the spread of this species. The vegetation history has an impact on the formation of the underwater seed bank, and the persistence of *Lychnothamnetum barbati* phytocoenoses in time determines the distribution of *L. barbatus* diaspores in the sediment depth gradient, the percentage of potentially viable oospores, and their germination. In turn, the laboratory analyses demonstrated that the drying of charophytes in shallow water reservoirs significantly influenced the morphological diversity and maturity of oospores. This results in a variable diaspore germinability, which can determine the properties of the underwater seed bank. The results of the experiments conducted in the vegetation chambers showed higher germinability oospores deposited in bottom sediments than that of oospores collected from dried thalli, and the former play a more important role in the regeneration of *C. intermedia*. The experiment in which *C. intermedia* oospores were subjected to freezing showed that negative temperatures substantially limits germination of oospores forming “oospore rain” and constituting an underwater seed bank. Therefore, longer periods with negative temperature in winter in littoral zones with shallow charophyte vegetation may affect the properties of the diaspore bank and determine its role in regeneration and dynamics of the vegetation.

8. LITERATURA

- Acosta L.W., Sabbatini M.R., Fernandez A., Burgos M.A. 1999. Propagule bank and plant emergence of macrophytes in artificial channels of a temperate irrigation area in Argentina. *Hydrobiologia* 4-5, 1-5.
- Andrews M., Box R., McInroy S., Raven J.A. 1984. Growth of *Chara hispida*: II. Shade adaptation. *Journal of Ecology* 72, 885-895.
- Asaeda T., Rajapakse L., Sanderson B. 2007. Morphological and reproductive acclimations to growth of two charophyte species in shallow and deeper water. *Aquatic Botany* 86, 393-401.
- Bajkiewicz-Grabowska E. 1987. Ocena naturalnej podatności jezior na degradację i rola zlewni w tym procesie. *Wiadomości Ekologiczne* 33(3), 279-289.
- Bajkiewicz-Grabowska E. 1990. Stopień naturalnej podatności jezior na eutrofizację na przykładzie wybranych jezior Polski. *Gospodarstwo Wodne* 12, 270-272.
- Baker P., Zimmanck F., Baker S.M. 2010. Feeding rates of an introduced freshwater gastropod *Pomacea insularum* on native and nonindigenous aquatic plants in Florida. *Journal of Molluscan Studies* 76, 138-143.
- Balevičius A. 2001. Distribution of *Lychnothamnus barbatus* community in Lithuania. *Biologija* 2, 70-73.
- Barrat-Segretain M.H. 1996. Germination and colonisation dynamics of *Nuphar lutea* (L.) Sm. in a former river channel. *Aquatic Botany* 55(1), 31-38.
- Beauchamp D.A., Brant C.A., Robert C.R., Wayne A.W., Charles R.G. 1992. Lake trout spawning in Lake Tahoe: egg incubation in deep water macrophyte beds. *North American Journal of Fisheries Management* 12, 442-449.
- Bekker R.M., Bakker J.P., Grandin U., Kalamees R., Milberg P., Poschlod P., Thompson K., Willems J.H. 1998. Seed size, shape and vertical distribution in the soil: indicators of seed longevity. *Functional Ecology* 12, 834-842.
- Beltman B., Allegrini C. 1997. Restoration of lost aquatic plant communities: new habitats for *Chara*. *Netherlands Journal of Aquatic Ecology* 30(4), 331-337.
- Blaženčić J., Blaženčić Ž. 1983. *Lychnothamnus* (Rupr.) v. Leonh. (*Characeae*) a new genus to the flora of Yugoslavia. *Acta Botanica Croatica* 42, 95-101.
- Blindow I. 1992. Decline of charophytes during eutrophication: a comparison to angiosperms. *Freshwater Biology* 28, 9-14.

- Blindow I. 2000. Distribution of charophytes along the Swedish coast in relation to salinity and eutrophication. *International Review of Hydrobiology* 85, 707-717.
- Blindow I., Dietrich J., Möllmann N., Schubert H. 2003. Growth, photosynthesis and fertility of *Chara aspera* under different light and salinity conditions. *Aquatic Botany* 76, 213-234.
- Blindow I., Hargeby A., Andersson G. 2002. Seasonal changes of mechanisms maintaining clear water in a shallow lake with abundant *Chara* vegetation. *Aquatic Botany* 72, 315-334.
- Blindow I., Schütte M. 2007. Elongation and mat formation of *Chara aspera* under different light and salinity conditions. *Hydrobiologia* 584, 69-76.
- Bociąg K. 2000. Impact of humic substances on the structure of the vegetation of hardwater lakes. In: Jackowiak B. i Żukowski W. (eds.) Mechanisms of anthropogenic changes of the plant cover. Publications of the Department of Plant Taxonomy of the Adam Mickiewicz University in Poznań 10, Bogucki Wydawnictwo Naukowe, Poznań, 161-168.
- Bociąg K., Gałka A., Łazarewicz T., Szmaja J. 2009. Mechanical strength of stems in aquatic macrophytes. *Acta Societatis Botanicorum Poloniae* 78(3), 181-187.
- Bonis A., Grillas P. 2002. Deposition, germination and spatio-temporal patterns of charophyte propagule banks: a review. *Aquatic Botany* 72, 235-248.
- Bonis A., Grillas P., Van Wijck C., Lepart J. 1993. The effect of salinity on the reproduction of coastal submerged macrophytes in experimental communities. *Journal of Vegetation Science* 4, 461-468.
- Bonis A., Lepart J. 1994. Vertical structure of seed banks and the impact of depth of burial on recruitment in two temporary marshes. *Vegetatio* 112, 127-139.
- Bonis A., Lepart J., Grillas P. 1995. Seed bank dynamics and coexistence of annual macrophytes in a temporary and variable habitat. *Oikos* 74, 81-92.
- Boszke K., Pelechaty M. 2008. Cechy morfologiczne oospor *Nitella flexilis* (*Characeae*). *Fragmenta Floristica et Geobotanica Polonica* 15(2), 313-319.
- Boszke K., Pelechaty M., Pukacz A. 2007. Cechy biometryczne oospor *Lychnothamnus barbatus* z Jeziora Łagowskiego. *Ekologia i Technika* 15(3), 79-84.
- Boszke P., Bociąg K. 2008. Morphological variation of oospores in the population of *Chara rudis* A. Braun in a mesotrophic lake. *Polish Journal of Ecology* 56(1), 139-147.

- Braun-Blanquet J. 1951. Pflanzensozologie. 2. Aufl. Springer Verlag, Wien.
- Brochet A.L., Guillemain M., Fritz H., Gauthier-Clerc M., Green A.J. 2010. Plant dispersal by teal (*Anas crecca*) in the Camargue: duck guts are more important than their feet. *Freshwater Biol.* 55, 1262-1273.
- Brouwer E., Bobbink R., Roelofs J.G.M. 2002. Restoration of aquatic macrophyte vegetation in acidified and eutrophied softwater lakes: an overview. *Aquatic Botany* 478, 171-180.
- Brzozowski M., Cabanilles M.P., Kowalewski G., Pelechaty M. 2019. Environmental factors responsible for the gyrogonite formation by an endangered macroalga, *Lychnothamnus barbatus*, a fertility indicator of past and present lacustrine ecosystems. *Limnologia* 77, <https://doi.org/10.1016/j.limno.2019.125686>.
- Capers R. 2003. Six years of submerged plant community dynamics in freshwater tidal wetland. *Freshwater Biology* 48, 1640-1651.
- Cappers R.T.J., Bekker R.M., Jans J.E.A. 2006. Digitale Zadenatlas van Nederland [Digital Seed Atlas of the Netherlands]. Groningen Archaeological Studies, 4. Barkhuis Publishing & Groningen University Library.
- Carr D.J., Ross M.M. 1963. Studies on the morphologies and physiology of germination of *Chara gymnopitys* A. Braun. II. Factors in germination. *Portugaliae Acta Biologica Serie A*, 41-56.
- Casanova M.T., Brock M.A. 1999a. Life histories of charophytes from permanent and temporary wetlands in Eastern Australia. *Australian Journal of Botany* 47, 383-397.
- Casanova M.T., Brock M.A. 1999b. Charophyte occurrence, seed banks and establishment in farm dams in New South Wales. *Australian Journal of Botany* 47, 437-444.
- Casanova M.T., García A., Feist M. 2003a. The ecology and conservation of *Lychnothamnus barbatus* (Characeae). *Acta Micropalaeontologica Sinica* 20, 118-128.
- Casanova M.T., García A., Porter J.L. 2003b. Charophyte rediscoveries in Australia: what and why? *Acta Micropalaeontologica Sinica* 20, 129-138.

- Casanova M.T. 1991. An SEM study of developmental variation in oospore wall ornamentation in three *Nitella* species (*Charophyta*) in Australia. *Phycologia* 30, 237-242.
- Casanova M.T. 1994. Vegetative and reproductive responses of charophytes to water-level fluctuations in permanent and temporary wetlands in Australia. *Australian Journal of Marine and Freshwater Research* 45, 1409-1419.
- Casanova M.T. 1997. Oospore variation in three species of *Chara* (*Charales*, *Chlorophyta*). *Phycologia* 36(4), 274-280.
- Casanova M.T., Brock M.A. 1990. Charophyte germination and establishment from the seed bank of an Australian temporary lake. *Aquatic Botany* 36, 247-254.
- Casanova M.T., Brock M.A. 1996. Can oospore germination patterns explain charophyte distribution in permanent and temporary wetlands? *Aquatic Botany* 54, 297-312.
- Casanova M.T., De Winton M.D., Clayton J.S. 2003. Do charophytes clear turbid waters? *International Association of Theoretical and Applied Limnology* 28, 1440-1443.
- Casanova T., Brock M.A. 2000. How do depth, duration and frequency of flooding influence the establishment of wetland plant communities? *Plant Ecology* 147, 237-250.
- Chalotra P., Gaiind M., Anand V.K. 2013. Morpho-taxonomic studies of *Chara zeylenica* and *Chara vulgaris* based on SEM studies of their oospores, growing in fresh waters of Jammu, Jammu and Kashmir. *International Journal of Engineering Science Invention* 2(3), 33-35.
- Chałubińska A., Wilgat T., 1954. Podział fizjograficzny województwa lubelskiego, W: Przewodnik V Ogólnopolskiego Zjazdu PTG, Lublin, 3-44.
- Chambers P.A., Prepas E.E., Hamilton H.R., Both-Well M.L. 1991. Current velocity and its effects on aquatic macrophytes in flowing waters. *Ecological Applications* 1, 249-257.
- Chmielewski T.J., Chmielewski S. 2010. Procesy zanikania ekosystemów jeziornych i torfowiskowych w rejonie Poleskiego Parku Narodowego od II połowy XX w. oraz perspektywy ich ochrony. *Problemy Ekologii Krajobrazu* 26, 121-134.
- Chmielewski T.J., Lorens B., Radwan S. 2005. Effects of wetland restoration in various ecological conditions and with a different scale of anthropogenic

- degradation: the case of central-eastern Poland. Teka Komisji Ochrony i Kształtowania Środowiska Przyrodniczego PAN 2, 5-21.
- Chmielewski T.J., Sielewicz B. 1994. Ekologiczna waloryzacja terenu. W: Środowisko przyrodnicze w strefie oddziaływania kanału Wieprz-Krzna. Akademia Rolnicza, TWWP, Lublin, 10.
- Chou J-Y., Wang W-L., Chang J-S. 2007. Three new members of *Characeae* (*Charales*, *Chlorophyta*) from Taiwan, including one endangered monospecific genus. *Botanical Studies* 48, 117-126.
- Ciecierska H. 2004. Phytocenotic diversity of littoral of lakes of the Masurian Landscape Park – current state and changes. Teka Komisji Ochrony i Kształtowania Środowiska Przyrodniczego PAN 1, 32-38.
- Ciecierska H., 2001. Vegetation of lakes in Łęczna-Włodawa Lake District as an example of landscape. *Ekologia (Bratislava)* 20(4), 355-365.
- Ciecierska H., Radwan S. 2000. Zróżnicowanie fitocenotyczne litoralu jezior Pojezierza Łęczyńsko-Włodawskiego. W: Radwan S., Lorkiewicz Z. (red.). Problemy ochrony i użytkowania obszarów wiejskich o dużych walorach przyrodniczych, Wydawnictwo Uniwersytetu Marii Curie-Skłodowskiej, Lublin, 71.
- Cirujano S., Camargo J.A., Gomez-Cordoves C. 2004. Feeding preference of the red swamp crayfish *Procambarus clarkii* (Girard) on living macrophytes in a Spanish wetland. *Journal of Freshwater Ecology* 19, 219-226.
- Conde-Álvarez R.M., Bañares-España E., Nieto-Caldera J.M., Flores-Moya A., Figueroa F.L. 2012. Submerged macrophyte biomass distribution in the shallow saline lake Fuente de Piedra (Spain) as function of environmental variables. *Anales del Jardín Botánico de Madrid* 69(1), 119-127.
- Coops H. 2002. Ecology of charophytes: an introduction. *Aquatic Botany* 72, 205-208.
- Corillion R. 1957. Les Charophycées de France et d'Europe Occidentale. *Bulletin de la Société Scientifique de Bretagne* 32.
- Corillion R. 1975. Flore des Charophytes du Massif Armoricaïn et des contrées voisines d'Europe occidentale. Flore et végétation du Massif Armoricaïn 4, Jouvé editeurs, Paris.

- Curtis P.J. 1997. Climatic and hydrologic control of DOM concentration and quality in lakes. In: Hessen D.O. and Tranvic L. (eds.). *Aquatic Humic Substances*. Ecological Studies 133, 93-105.
- Dąbwska I. 1964. Charophyta – ramienice. *Flora Śłodkowodna Polski*, Państwowe Wydawnictwo Naukowe, Warszawa.
- Dąbwska I., Karpiński J. 1954. *Ramienice. Klucz do oznaczania gatunków krajowych*. Państwowe Wydawnictwo Naukowe, Warszawa.
- Davidson T.A., Sayer C.D., Bennion H., David C., Rose N., Wade M.P. 2005. A 250 year comparison of historical, macrofossil and pollen records of aquatic plants in a shallow lake. *Freshwater Biology* 50, 1671-1686.
- Dawson F.H. 1988. Water flow and the vegetation of running waters. In: Symoens J.J. (ed.). *Vegetation of Inland Waters*. Kluwer Academic Publishers. Dordrecht, 283-309.
- De Winton M.D., Casanova M.T., Clayton J.S. 2004. Charophyte germination and establishment under low irradiance. *Aquatic Botany* 79, 175-187.
- De Winton M.D., Clayton J.S. 1996. The impact of invasive submerged weed species on seed banks in lake sediments. *Aquatic Botany* 53(1-2), 31-45.
- De Winton M.D., Clayton J.S., Champion P.D. 2000. Seedling emergence from seed banks of 15 New Zealand lakes with contrasting vegetation histories. *Aquatic Botany* 66, 181-194.
- De Winton M.D., Dugdale T.M., Clayton J.S. 2007. An identification key for oospores of the extant charophytes of New Zealand. *New Zealand Journal of Botany* 45(3), 463-476.
- De Winton M.D., Taumoepau A.T., Clayton J.S. 2002. Fish effects on charophyte establishment in a shallow eutrophic New Zealand lake. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research* 36, 815-823.
- Directive 2000/60/EC of the European Parliament and of the Council establishing a framework for the Community action in the field of water policy. *Official Journal of the European Communities*, L 327, Vol. 43.
- Dugdale T.M, Hicks B.J., De Winton M., Taumoepau A. 2006. Fish exclosures versus intensive fishing to restore charophytes in a shallow New Zealand lake. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems* 16, 193-202.

- Dugdale T.M., De Winton M.D., Clayton J.S. 2001. Burial limits to the emergence of aquatic plant propagules. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research* 35, 147-153.
- Egertson C.J., Kopaska J.A., Downing J.A. 2004. A century of change in macrophyte abundance and composition in response to agricultural eutrophication. *Hydrobiologia* 524(1), 145-156.
- Ejankowski W., Lenard T. 2015. Climate driven changes in the submerged macrophyte and phytoplankton community in a hard water lake. *Limnologica* 52, 59-66.
- Espinar J.L., Clemente L. 2007. The impact of vertic soil cracks on submerged macrophyte diaspore bank depth distribution in Mediterranean temporary wetlands. *Aquatic Botany* 87, 325-328.
- Falińska K., Jankowska-Błaszczuk M., Szydłowska J. 1994. Bank nasion w glebie a dynamika roślinności. *Wiadomości Botaniczne* 38, 35-46.
- Fijałkowski D. 1959. Szata roślinna jezior Łęczyńsko-Włodawskich i przylegających do nich torfowisk. *Annales Universitatis Mariae Curie-Skłodowska, sectio B*, 14, 131-203.
- Fijałkowski D. 1973. Stanowiska *Isoëtes lacustris* L. w województwie lubelskim. *Fragmenta Floristica et Geobotanica* 19, 5-7.
- Forsberg C. 1965. Sterile germination of *Chara* and seeds of *Najas marina*. *Journal of Plant Physiology* 18, 128-137.
- Gąbka M., Pełechaty M. 2006. Zagadnienia klasyfikacji taksonomicznej i syntaksonomii ramienic (*Characeae*) i ich zbiorowisk. *Ekologia i Technika* 14, 87-92.
- Gałka M., Bociąg K. 2006. Wpływ kwaśnej materii organicznej na strukturę populacji roślin podwodnych i bank diaspor w jeziorach twardowodnych. *Acta Botanica Cassubica* 6, 47-59.
- García A. 1994. Charophyta: their use in paleolimnology. *Journal of Paleolimnology* 10, 43-52.
- García A. 1999. Charophyte flora of south-eastern South Australia and south-western Victoria, Australia: systematics, distribution and ecology. *Australian Journal of Botany* 47, 407-426.

- García A., Chivas A.R. 2004. Quaternary and extant euryhaline *Lamprothamnium* Groves (*Charales*) from Australia: gyrogonite morphology and paleolimnological significance. *Journal of Paleolimnology* 31, 321-341.
- García A., Chivas A.R. 2006. Diversity and ecology of extant and Quaternary charophytes (*Charales*). *Cryptogamie, Algologie* 27, 323-340.
- Gleason R.A., Euliss Jr. N.H., Hubbard D.E., Duffy W.G. 2002. Effects of sediment load on emergence of aquatic invertebrates and plants from wetland soil egg and seed banks. *Wetlands* 23, 26-34.
- Grandin U., Rydin H. 1998. Attributes of the seed bank after a century of primary succession on islands in Lake Hjälmaren, Sweden. *Journal of Ecology* 86(2), 293-303.
- Grillas P., Battedou G. 1998. Effects of flooding date on the biomass, species composition and seed production in submerged macrophyte beds in temporary marshes in the Camargue (S. France). In: McComb A.J., Davis J.A. (eds.). *Wetlands for the Future*, Gleneagles Publishing, Adelaide, 207-218.
- Grillas P., Garcia-Murillo P., Geertz-Hansen O., Marbà N., Montes C., Duarte C.M., Tan Ham L., Grossmann A. 1993. Submerged macrophyte seed bank in a Mediterranean temporary marsh: abundance and relationship with established vegetation. *Oecologia* 94, 1-6.
- Grime J.P., Crick J.C., Rincon J.E. 1986. The ecological significance of plasticity. In: Jennings D.H. and Trewavas A.J. (eds.). *Plasticity in Plants*. Company of Biologists, Cambridge University Press, Cambridge 40, 5-29.
- Grzywna A., Sender J. 2017. Land cover changes in catchment areas of lakes situated in headwaters of the Tyśmienica River. *Journal of water and land development* 33(4-6), 65-71.
- Guiry M.D., Guiry G.M. 2012. *AlgaeBase*. World-wide electronic publication, National University of Ireland, Galway [<http://www.algaebase.org>; dostęp 07.03.2018].
- Haas J.N. 1994. First identification key for charophyte oospores from central Europe. *European Journal of Phycology* 29, 227-235.
- Han Z., Cui B. 2016. Performance of macrophyte indicators to eutrophication pressure in ponds. *Journal of Ecological Engineering* 96, 8-19.

- Harasimiuk M., Michalczyk Z., Turczyński M. (red.) 1998. Jeziora łączyńsko-włodawskie. Monografia przyrodnicza, Biblioteka Monitoringu Środowiska, Lublin, 178.
- Harasimiuk M., Wojtanowicz J. 1998. Geneza mis jeziornych i torfowiskowych. W: Harasimiuk M., Michalczyk Z., Turczyński M. (red.). Jeziora łączyńsko-włodawskie, Lublin, 41-53.
- Hautier Y., Niklaus P.A., Hector A. 2009. Competition for light causes plant biodiversity loss after eutrophication. *Science* 324, 636-638.
- Hellsten S. 1997. Environmental factors related to water level regulation – a comparative study in northern Finland. *Boreal Environment Research* 2, 345-367.
- Hellsten S. 2000. Environmental factors and aquatic macrophytes in the littoral zone of regulated lakes. Causes, consequences and possibilities to alleviate harmful effects. Dissertation thesis. *Acta Universitatis Ouluensis, University of Oulu, A* 348, 1-45.
- Hellsten S. 2001. Effects of lake water level regulation on aquatic macrophyte stands in northern Finland and options to predict these impacts under varying conditions. *Acta Botanica Fennica* 171, 1-47.
- Hellsten S., Mjelde M. 2009. Macrophyte response to water level fluctuation in Fennoscandinavian Lakes – applying a common index. *Verhandlungen des Internationalen Verein Limnologie* 30(5), 765-769.
- Hilt S., Gross E.M., Hupfer M., Morscheid H., Mählmann J., Melzer A., Poltz J., Sandrock S., Scharf E.M., Schneider S., Van de Weyer K. 2006. Restoration of submerged vegetation in shallow eutrophic lakes – a guideline and state of the art in Germany. *Limnologica* 36(3), 155-171.
- Hollerbach M.M., Krasavina L.K. 1983. Charovye vodorosli – Charophyta. *Opredelitel presnovodnykh vodoroslej SSSR. Izdatielstvo “Nauka”, Leningrad.*
- Holzhausen A., Porsche C., Schubert H. 2017. Viability assessment and estimation of the germination potencial of charophyte oospores: testing for site and species specificity. *Botany Letters* 165, 147-158.
- Horn af Rantzien H. 1956. Morphological terminology relating to female charophyte gametangia and fructifications. *Botaniska Notiser* 109, 212-259.
- Hulme P.E. 1998. Post-dispersal seed predation and seed bank persistence. *Research Journal of Seed Science* 8, 513-519.

- Hutchinson G.E. 1975. A treatise of Limnology. Limnological botany 3, John Willey and Sons, New York.
- John D.M., Moore J.A. 1987. An SEM study of the oospore wall of some *Nitella* species (*Charales*, *Chlorophyta*) with descriptions of wall ornamentation and an assessment of its taxonomic importance. *Phycologia* 26, 334-355.
- John D.M., Moore J.A., Green D. 1990. Preliminary observations on the structure and ornamentation of the oosporangial wall in *Chara* (*Charales*, *Chlorophyta*). *British Phycological Society* 25, 1-24.
- Jonh D.M., Moore J.A. 1987. An SEM study of the oospore of some *Nitella* species (*Charales*, *Chlorophyta*) with descriptions of wall ornamentation and an assessment of its taxonomic importance. *Phycologia* 26, 334-355.
- Kajak Z. 1979. Eutrofizacja jezior. Państwowe Wydawnictwo Naukowe, Warszawa.
- Kalin M., Smith M.P. 2007. Germination of *Chara vulgaris* and *Nitella flexilis* oospores: What are the relevant factors triggering germination? *Aquatic Botany* 87, 235-241.
- Karczmarz K., Krause W. 1979. A new locality of *Lychnothamnus barbatus* (Meyen) Leonh. in Poland. *Acta Hydrobiologica* 21, 213-217.
- Karczmarz K., Malicki J. 1971. Wstępne badania nad ramienicami Pojezierza Łęczyńsko-Włodawskiego. *Polskie Archiwum Hydrobiologii*.
- Karczmarz K. 1965. Przyczynek do badań nad florą ramienic Lubelszczyzny (Polska wschodnia), część II. *Acta Societatis Botanicorum Poloniae* 34(3), 385-388.
- Karczmarz K. 1967. Variabilité et distribution géographique de *Lychnothamnus barbatus* (Meyen) Leonh. *Acta Societatis Botanicorum Poloniae* 36(3), 431-439.
- Karczmarz K. 1980. Strefowość rozmieszczenia ramienic w głębokich jeziorach krasowych na Pojezierzu Łęczyńsko-Włodawskim. *Annales Universitatis Mariae Curie-Skłodowska, sectio C*, 35, 43-52.
- Karczmarz K., Malicki J. 1971. Zespoły i ekologia ramienic Pojezierza Łęczyńsko-Włodawskiego. *Annales Universitatis Mariae Curie-Skłodowska, sectio C*, 26, 299-329.

- Karling J.S. 1924. A preliminary account of the influence of light and temperature on growth and reproduction in *Chara fragilis*. Bulletin of the Torrey Botanical Club 51, 469-486.
- Keto A., Tarvainen A., Hellsten S. 2006. The effect of water level regulation on species richness and abundance of aquatic macrophytes in Finnish lakes. Verhandlungen des Internationalen Verein Limnologie 29, 2103-2108.
- Komuro T., Sakayama H., Kamiya H., Yamamuro M. 2016. Reconstruction of the charophyte community of Lake Shinji by oospore collection. Knowledge and Management of Aquatic Ecosystems. DOI: 10.1051/kmae/2015045.
- Kotta J., Torn K., Martin G., Orav-Kotta H., Paalme T. 2004. Seasonal variation of invertebrate grazing on *Chara connivens* and *Chara tomentosa* in Kõiguste Bay, NE Baltic Sea. Helgoland Marine Research 58, 71-76.
- Kowalczewski A., Ozimek T. 1993. Further long-term changes in the submerged macrophyte vegetation of the eutrophic Lake Mikołajskie (North Poland). Aquatic Botany 46, 341-345.
- Krause W. 1981. Characeen als Bioindikatoren für den Gewässerzustand. Limnologica 13(2), 399-418.
- Krause W. 1986. Die Bart-Armleuchteralge *Lychnothamnus barbatus* im Klopeiner See, Kärnten. Carinthia II, 176/96, 337-354.
- Królikowska J. 1997. Eutrophication process in a shallow, macrophyte-dominated lake – species differentiation, biomass and the distribution of submerged macrophytes in Lake Łuknajno (Poland). Hydrobiologia 342/343, 411-416.
- Kufel L., Biardzka E., Strzalek. M. 2013. Calcium carbonate incrustation and phosphorus fractions in five charophyte species. Aquatic Botany 109, 54-57.
- Kufel L., Kufel I. 2002. *Chara* beds acting as nutrient sinks in shallow lakes – a review. Aquatic Botany 72, 249-260.
- Kwiatkowska M., Godlewski M. 1980. Effect of gibberellic acid and AMO-1618 on the development of vegetative systems in generatively matured thalli of *Chara vulgaris* L. Acta Societatis Botanicorum Poloniae 49, 445- 458.
- Kwiatkowska M., Godlewski M. 1988. Studies on the role of gibberellins in the regulation of spermatogenesis in *Chara vulgaris* L. Acta Societatis Botanicorum Poloniae 57, 547-553.

- Lake M.D., Hicks B.J., Wells R.D.S., Dugdale T.M. 2002. Consumption of submerged aquatic macrophytes by rudd (*Scardinius erythrophthalmus* L.) in New Zealand. *Hydrobiologia* 470, 13-22.
- Lanfranco S., Callus J., Cilia S., Zammit H.J. 2000. Preliminary investigations into the vertical structure of propagule banks of temporary freshwater rockpools in the Maltese Islands. *The Central Mediterranean Naturalist* 3(2), 69-78.
- Leitch A.R. 1989. Formation and ultrastructure of a complex, multilayered wall around the oospore of *Chara* and *Lamprothamnium* (*Characeae*). *British Phycological Journal* 24, 229-236.
- Lind L., Nilsson C., Polvi E.L., Weber C. 2014. The role of ice dynamics in shaping vegetation in flowing waters. *Biological Reviews* 89, 791-804.
- Lollar M., Marble C. 2015. Biology and management of *Oxalis* (*Oxalis stricta*) in ornamental crop production. University of Florida. <https://edis.ifas.ufl.edu/pdf/EP/EP51400> [dostęp 2019-04-06].
- Lossow K., Więclawski F. 1991. Migracja podstawowych pierwiastków pożywkowych z gleb użytkowanych rolniczo do wód powierzchniowych. *Biuletyn Informacyjny ART Olsztyn*, 31, 123-133.
- Lu J., Wang H.B., Pan M., Xia J., Xing W., Liu G.H. 2012. Using sediment seed banks and historical vegetation change data to develop restoration criteria for a eutrophic lake in China. *Ecological Engineering* 39, 95-103.
- Mandal D.K., Blazencic J., Ray S. 2002. SEM study of compound oospore wall ornamentation of some members of *Charales* from Yugoslavia, Croatia and Slovenia. *Archives of Biological Sciences* 54(1-2), Belgrade, 29-34.
- Mandal D.K., Ray S. 1999. Taxonomic significance of scanning electron microscopic study of oospore wall ornamentation in Charophyceae. *Phytomorphology* 49(4), 425-432.
- Mandal D.K., Ray S. 2004. Taxonomic significance of micromorphology and dimensions of oospores in the genus *Chara* L. (*Charales*, *Chlorophyta*). *Archives of Biological Sciences* 56(3-4), Belgrade, 131-138.
- Mandal D.K., Ray S., Mukherjee A. 1995. Scanning electron microscopic study of compound oospore wall ornamentations in some taxa under *Nitella furcata* (*Charophyta*) from India. *Phytomorphology* 45, 39-45.
- Martín-Closas C., Diéguez C. 1998. Charophytes from the Lower Cretaceous of the Iberian Ranges (Spain). *Palaeontology* 41, 1133-1152.

- Messyasz B., Pikosz M., Rybak A. 2014. Odmiany polimorficzne węglanu wapnia na powierzchni plech ulva (*Chlorophyta*) notowanych w wodach słodkich. *Kosmos* 63(1), 117-124.
- Messyasz B., Rybak A., Łęska B., Pikosz M. 2010. Charakterystyka inkrustacji pokrywających plechy słodkowodnej formy zielenicy Ulva (*Ulvaceae, Chlorophyta*). W: Schroeder G. (red.). Środowisko i przemysł, *Cursiva*, 43-68.
- Michalczyk Z., Bartoszewski S., Chmiel S., Głowacki S., Turczyński M. 1996. Stosunki wodne rejonu jezior Rogóźno-Piaseczno-Nadrybie, ich przekształcenie i problemy renaturalizacji. W: Renaturalizacja ekosystemów wodnotorfowiskowych na Pojezierzu Łęczyńsko-Włodawskim. Wydawnictwo UMCS, Lublin, 25-42.
- Mirek Z., Piękoś-Mirkowa H., Zając A., Zając M. 2002. Flowering plants and pteridophytes of Poland. A checklist. W: Szafer Institute of Botany, Polish Academy of Sciences, Kraków.
- Moore J.A. 1986. Charophytes of Great Britain and Ireland. Botanical Society of the British Isles, London.
- Murphy T.P., Hall K.J., Yesaki I. 1983. Coprecipitation of phosphate with calcite in a naturally eutrophic lake. *Limnology and Oceanography* 28, 56-69.
- New Zealand charophytes as a function of light availability. *Aquatic Botany* 72(3-4), 209-217.
- Nishihiro J., Washitani I. 2007. Restoration of lakeshore vegetation using sediment seed banks: studies and practices in Lake Kasumigaura, Japan. *Global Environmental Research* 11, 171-177.
- Noordhuis R., Van der Molen D.T., Van den Berg M.S. 2002. Response of herbivorous water-birds to the return of *Chara* in Lake Veluwemeer, the Netherlands. *Aquatic Botany* 72, 349-367.
- Nozaki H., Kodo M., Miyali K., Kato M., Watanabe M., Kasaki H. 1998. Observations on the morphology and oospore wall ornamentation in culture of the rediscovered Japanese endemic *Nitella gracilens* (*Charales, Chlorophyta*). *European Journal of Phycology* 33, 357-359.
- Ochyra R., Szmajda P. 1978. Wykaz mchów Polski. *Fragmenta Floristica et Geobotanica* 24(1), 93-145.
- Owsianny P.M., Gąbka M. 2007. Zbiorniki ramienicowe i dystroficzne – cechy diagnostyczne w świetle programu Natura 2000 i przykładów z Lasów

- Pilskich. *Studia i Materiały Centrum Edukacji Przyrodniczo-Leśnej* 9, 2-3(16), 584-600.
- Ozimek T. 2006. The possibility of submerged macrophyte recovery from a propagule bank in the eutrophic Lake Mikołajskie (North Poland). *Hydrobiologia* 570, 127-131.
- Ozimek T., Kowalczewski A. 1984. Long-term changes of the submerged macrophytes in eutrophic Lake Mikołajskie (North Poland). *Aquatic Botany* 19, 1-11.
- Peart M.H. 1984. The effects of morphology, orientation and position of grass diaspores on seedling survival. *Journal of Ecology* 72, 437-453.
- Pęczuła W. 2015. Variability of coloured dissolved organic carbon in seepage humic lakes as related to lake morphometry, catchment characteristics and precipitation. *Ecohydrology* 8(7), 1229-1238.
- Pełechaty M. 2006. Wykorzystanie ramienica w fitoindykacji. *Nauka i Technika* 14(3), 98-102.
- Pełechaty M., Gąbka M., Sugier P., Pukacz A., Chmiel S., Ciecierska H., Kolada A., Owsiany P.M., 2009. *Lychnothamnus barbatus* in Poland: habitats and associations. *Charophytes* 2(1), 13-18.
- Pełechaty M., Pronin E. 2015. Rola roślinności wodnej i szuwarowej w funkcjonowaniu jezior i ocenie stanu ich wód. *Studia Limnologica et Telmatologica* 9(1), 25-34.
- Pełechaty M., Pukacz A. 2008. Klucz do oznaczania ramienic (*Characeae*) w rzekach i jeziorach. Biblioteka Monitoringu Środowiska, Warszawa.
- Penning W.E., Mjelde M., Dudley B., Hellsten S., Hanganu J., Kolada A., Van den Berg M., Poikane S., Phillips G., Willby N., Ecke F. 2008. Classifying aquatic macrophytes as indicators of eutrophication in European lakes. *Aquatic Ecology* 42(2), 237-251.
- Phartyal S.S., Rosbakh S., Poschlod P. 2018. Seed germination ecology in *Trapa natans* L., a widely distributed freshwater macrophyte. *Aquatic Botany* 147, 18-23.
- Portielje R., Roijackers R.M.M. 1995. Primary succession of aquatic macrophytes in experimental ditches in relation to nutrient input. *Aquatic Botany* 50(2), 127-140.

- Proctor V.W. 1967. Storage and germination of *Chara* oospores. *Journal of Phycology* 3, 90-92.
- Puche E., Rodrigo M.A. 2015. Increased water salinity negatively affects charophytes from a spring created within the Albufera de València Natural Park. *Limnetica* 34(2), 349-364.
- Puijalón S., Bornette G., Sagnes P. 2005. Adaptations to increasing hydraulic stress: morphology, hydrodynamics and fitness of two higher aquatic plant species. *Journal of Experimental Botany* 56, 777-786.
- Ray S., Pekkari S., Snoeijs P. 2001. Oospore dimensions and wall ornamentation patterns in Swedish charophytes. *Nordic Journal of Botany* 21(2), 207-224.
- Riddin T., Adams J.B. 2009. The seed banks of two temporarily open/closed estuaries in South Africa. *Aquatic Botany* 90, 328-332.
- Ritzl C. 2000. Salt tolerance in freshwater and brackish-water *Chara tomentosa* and *Chara aspera*. M.Sc. Thesis, Uppsala University.
- Rodrigo M.A., Alonso-Guillén J.L., Soulié-Märsche I. 2010. Reconstruction of the former charophyte community out of the fructifications identified in Albufera de València lagoon sediments. *Aquatic Botany* 92, 14-22.
- Rodrigo M.A., Alonso-Guillén J.L. 2013. Assessing the potential of Albufera de València Lagoon sediments for the restoration of charophyte meadows. *Ecological Engineering* 60, 445-452.
- Rojo C., Carramiñana M., Cócera D., Roberts G.P., Puche E. 2017. Different responses of coexisting *Chara* species to foreseeable Mediterranean temperature and salinity increases. *Aquatic Botany* 138, 53-63.
- Rørslett B. 1989. An integrated approach to hydropower impact assessment. II. Submerged macrophytes in some Norwegian hydro-electric lakes. *Hydrobiologia* 175, 65-82.
- Roulet N.T., Moore T.R. 2006. Environmental chemistry: browning the waters. *Nature* 444, 283-284.
- Rozporządzenie Ministra Środowiska nr 1409 z dnia 9 października 2014 r. w sprawie ochrony gatunkowej roślin (Dz. U. z 2013 r. poz. 627)
- Sabbatini M.R., Argüello J.A., Fernández O.A., Bottini R.A. 1987. Dormancy and growth-inhibitor levels in oospores of *Chara contraria* A. Braun ex Kütz. (*Charophyta*). *Aquatic Botany* 28, 189-194.

- Sakayama H., Miyaji K., Nagumo T., Kato M., Hara H., Nozaki H. 2005. Taxonomic re-examination of 17 species of *Nitella* subgenus *Tieffallenia* (*Charales*, *Charophyceae*) based on internal morphology of oospore wall and multiple DNA marker sequences. *Journal of Phycology* 41, 195-211.
- Sakayama H., Nozaki H., Kasaki H., Hara Y. 2002. Taxonomic re-examination of *Nitella* (*Charales*, *Charophyceae*) from Japan, based on microscopical studies of oospore wall ornamentation and *rbcL* gene sequences. *Phycologia* 41(4), 397-408.
- Sakayama H., Y. Hara Y., Nozaki H. 2004. Taxonomic re-examination of six species of *Nitella* (*Charales*, *Charophyceae*) from Asia, and phylogenetic relationships within the genus based on *rbcL* and *atpB* gene sequences. *Phycologia* 43(1), 91-104.
- Sayer C.D., Davidson T.A., Jones J.I. 2010. Seasonal dynamics of macrophytes and phytoplankton in shallow lakes: a eutrophication-driven pathway from plant to plankton? *Freshwater Biology* 55(3), 500-513.
- Schagerl M., Pichler C. 2000. Pigment composition of freshwater *Charophyceae*. *Aquatic Botany* 67, 117-129.
- Schallenberg M., Burns C.W. 2003. A temperate, tidal lake-wetland complex 2. Water quality and implications for zooplankton community structure. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research* 37(2), 429-447.
- Scheffer M., Hosper S.H., Meijer M.L., Moss B., Jeppesen E. 1993. Alternative equilibria in shallow lakes. *Trends in Ecology and Evolution* 8(8), 275-279.
- Schmieder K., Werner S., Bauer H.G. 2006. Submersed macrophytes as a food source for wintering waterbirds at Lake Constance. *Aquatic Botany* 84, 245-250.
- Schneider S.C, Pichler D.E, Andersen T., Melzer A. 2015. Light acclimation in submerged macrophytes: the role of plant elongation, pigmentation and branch orientation differ among *Chara* species. *Aquatic Botany* 120, 121-128.
- Schwarz A.M., De Winton M., Hawes I. 2002. Species-specific depth zonation in New Zealand charophytes as a function of light availability. *Aquatic Botany* 72, 209-217.
- Schwarz A.M., Hawes I., Howard-Williams C. 1999. Mechanisms underlying the decline and recovery of a characean community in fluctuating light in a large oligotrophic lake. *Australian Journal of Botany* 47, 325-336.

- Schwarz A-M., Hawes I., Howard-Williams C. 1996. The role of the photosynthesis/light relationship in determining lower depth limits of *Characeae* in South Island, New Zealand lakes. *Freshwater Biology* 35, 69-80.
- Sederias J., Colman B. 2007. The interaction of light and low temperature on breaking the dormancy of *Chara vulgaris* oospores. *Aquatic Botany* 87, 229-234.
- Sender J., Maślanko W., Różańska-Boczula M., Cianfaglione K. 2017. A new multi-criteria method for the ecological assessment of lakes: a case study from the Transboundary Biosphere Reserve 'West Polesie' (Poland). *Journal of Limnology* 76, 60-74.
- Shen E.Y.F. 1966. Oospore germination in two species of *Chara*. *Taiwania* 12, 39-46.
- Siemińska J., Bąk M., Dziedzic J., Gąbka M., Gregorowicz P., Mrozińska T., Pelechaty M., Owsiany P.M., Pliński M., Witkowski A. 2006. Czerwona lista glonów zagrożonych w Polsce. W: Mirek Z., Zarzycki K., Wojewoda W: Szelaż Z. (red.). Czerwona lista roślin i grzybów zagrożonych w Polsce. W: Szafer Institute of Botany, Polish Academy of Sciences, Kraków, 37-52.
- Silvertown J.M. 1988. The demographic and evolutionary consequences of seed dormancy. *Plant Population Ecology*. Blackwell Scientific, Oxford, 205-220.
- Simons J., Allsopp N. 2007. Rehabilitation of Rangelands in Paulshoek, Namaqualand: Understanding vegetation change using biophysical manipulations. *Journal of Arid Environments* 70, 755-766
- Simons J., Ohm M., Daalder R. 1992. Restoration of Botshol (the Netherlands) by reduction of external nutrient load: recovery of the characean community. *Hydrobiological Bulletin* 25(3), 287-294.
- Simons J., Ohm M., Daalder R., Boers P., Rip W. 1994. Restoration of Botshol (The Netherlands) by reduction of external nutrient load: Recovery of a Characean community, dominated by *Chara connivens*. *Hydrobiology* 275(276), 243-253.
- Siong K., Asaeda T. 2009. Calcite encrustation in macro-algae *Chara* and implication to the formation of carbonate-bound cadmium. *Journal of Hazardous Materials* 167, 1237-1241.
- Skowron R. 2003. Ice sheet in the lakes of the Polish lowland. Distribution, differences and trends. *Limnological Review* 3, 205-212.

- Sokol R.C., Stross R.G. 1986. Annual germination window in oospores of *Nitella furcata* (Charophyceae). *Journal of Phycology* 22, 403-406.
- Sokol R.C., Stross R.G. 1992. Phytochrome mediated germination of very sensitive oospores. *Journal of Plant Physiology* 100, 1132-1136.
- Solomon C., Jones S., Weidel B., Buffam I., Fork M., Karlsson J., Larsen S., Lennon J., Read J., Sadro S., Saros J. 2015. Ecosystem consequences of changing inputs of terrestrial dissolved organic matter to lakes: current knowledge and future challenges. *Ecosystems* 18(3), 376-389.
- Soons M.B., van der Vlugt C., van Lith B., Heil G.W., Klaassen M. 2008. Small seed size increases the potential for dispersal of wetland plants by ducks. *J. Ecol.* 96, 619-627.
- Soulié-Märsche I. 1991. Charophytes as lacustrine biomarkers during the Quaternary in North Africa. *Journal of African Earth Sciences* 12(1-2), 341-351.
- Soulié-Märsche I. 2008. Charophytes, indicators for low salinity phases in North African sebkhet. *Journal of African Earth Sciences* 51, 69-76.
- Soulié-Märsche I., Bieda S., Lafond R., Maley J., Baitoudji M., Vincent P.M., Hugues Faure. 2010. Charophytes as bio-indicators for lake level high stand at “Trou au Natron”, Tibesti, Chad, during the Late Pleistocene. *Global and Planetary Change* 72, 334-340.
- Soulié-Märsche I., Garcíá A. 2015. Gyrogonites and oospores, complementary viewpoints to improve the study of the charophytes (*Charales*). *Aquatic Botany* 120, 7-17.
- Spence D.H.N. 1982. The zonation of plants in freshwater lakes. *Advances in Ecological Research* 12, 37-125.
- Spencer D.F., Ksander G.G., Madsen J.D., Owens C.S. 2000. Emergence of vegetative propagules of *Potamogeton nodosus*, *Potamogeton pectinatus*, *Vallisneria americana*, and *Hydrilla verticillata* based on accumulated degree-days. *Aquatic Botany* 67, 237-249.
- Steinhardt T., Selig U. 2007. Spatial distribution patterns and relationship between recent vegetation and diaspore bank of a brackish coastal lagoon on the southern Baltic Sea. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 74, 205-214.

- Steinman A.D., Havens K.E., Rodusky A.J., Sharfstein B., James R.T., Harwell M.C. 2002. The influence of environmental variables on the growth of charophytes in a large subtropical lake. *Aquatic Botany* 72(3-4), 297-313.
- Stobe A., Gregor T., Röpke A. 2014. Long-lived banks of oospores in lake sediments from the Trans-Urals (Russia) indicated by germination in over 300 years old radiocarbon dated sediments. *Aquatic Botany* 119, 84-90.
- Stross R.G. 1989. The temporal window of germination in oospores of *Chara* (*Charophyceae*) following primary dormancy in the laboratory. *New Phytologist* 113, 491-495.
- Stross R.G., Huvane J., Sokal R.C. 1988. Internal structure of deep dwelling *Nitella* meadows. *Aquatic Botany* 29, 329-345.
- Stross R.G., Sokol R.C., Schwarz A-W., Howard-Williams C. 1995. Lake optics and depth limits for photogenesis and photosynthesis in charophyte meadows. *Hydrobiologia* 302, 11-19.
- Sugier P. 2001. The dynamics of aquatic and rush vegetation and landscape changes of the lake Moszne in the Polesie National Park. *Ekologia (Bratislava)* 20(4), 257-264.
- Sugier P. 2008. Characteristics of Lake Rogóžno macrophytes and their role in preservation of biodiversity. *Teka Komisji Ochrony i Kształtowania Środowiska Przyrodniczego PAN* 5A, 138-144.
- Sugier P. 2014. *Ecological Processes and Properties of Excavated Peatlands of Eastern Poland*. Towarzystwo Wydawnictw Naukowych LIBROPOLIS. Lublin.
- Sugier P., Lorens B., Chmiel S., Turczyński M. 2010. The influence of *Ceratophyllum demersum* L. and *Stratiotes aloides* L. on richness and diversity of aquatic vegetation in the lakes of mid-eastern Poland. *Hydrobiologia* 656, 43-53.
- Sugier P., Pelechaty M., Gąbka M., Owsiany P.M., Pukacz A., Ciecierska H., Kolada A. 2009. *Lychnothamnus barbatus*: global history and distribution in Poland. *Charophytes* 2(1), 19-24.
- Sugier P., Popiołek Z. 1998. Roślinność wodna i przybrzeżna jeziora Moszne w Poleskim Parku Narodowym. *Annales Universitatis Mariae Curie-Skłodowska, Sectio C*, 53, 185-200.

- Sugier P., Różycki A. 2010. Walory przyrodnicze i przemiany kompleksów jeziorno-torfowiskowych Poleskiego Parku Narodowego. W: Obidziński A. (red.). Z Mazowsza na Polesie i Wileńszczyznę. Zróżnicowanie i ochrona szaty roślinnej pogranicza Europy Środkowej i Północno-Wschodniej pod redakcją Artura Obidzińskiego, Monografia sesji terenowych LV Zjazdu Polskiego Towarzystwa Botanicznego Planta in vivo, in vitro et in silico, Warszawa, 6–12 września 2010, 160-170.
- Szmeja J. 2000. Tendences of changes in the flora and vegetation structure of Pomeranian lakes under The influence of environmental variables on the growth humic substances. In: Jackowiak B., Żukowski W. (eds.) Mechanisms of anthropogenic changes of the plant cover. Bogucki Wydawnictwo Naukowe, Poznań, 85-98.
- Szmeja J. 2006. Przewodnik do badań roślinności wodnej. Wydawnictwo Uniwersytetu Gdańskiego, Gdańsk.
- Szmeja J., Gałka A. 2008. Phenotypic responses to water flow and wave exposure in aquatic plants. *Acta Societatis Botanicorum Poloniae* 77, 59-65.
- Takatori S., Imahori K. 1971. Light reactions in the control of oospore germination of *Chara delicatula*. *Phycologia* 10, 221-228.
- Tanaka N., Momohara A., Sakayama H., Uehara K. 2003. *Chara* species that emerged from 40-years-old sediments from Lake Teganuma, central Japan. *Natural History Research* 7(2), 101-105.
- Ter Heerd G., Hootsmans M. 2007. Why biomanipulation can be effective in peaty lakes. *Hydrobiologia* 584, 305-316.
- Thompson K., Bakker J.P., Bekker R.M. 1997. Soil seed banks of north-west Europe: methodology, density and longevity. University Press, Cambridge.
- Thompson K., Grime R. 1979. Seasonal variation in the seed banks of herbaceous species in ten contrasting habitats. *Journal of Ecology* 67, 893-923.
- Tuckett R.E., Merritt D.J., Hay F.R., Hopper S.D., Dixon K.W. 2010. Dormancy, germination and seed bank storage: a study in support of ex situ conservation of macrophytes of southwest Australian temporary pools. *Freshwater Biology* 55, 1118-1129.
- Urbaniak J. 2011. A SEM study of the oospore wall ornamentation in Polish charophytes (*Charales*, *Chlorophyceae*) – genera *Lychnothamnus*, *Nitella* and *Nitellopsis*. *Nova Hedwigia* 93 (3-4), 537-549.

- Urbaniak J., Gąbka M. 2014. Polish Charophytes. An Illustrated Guide to Identification. Wydawnictwo Uniwersytetu Przyrodniczego we Wrocławiu, 120.
- Urbaniak J., Sakayama H. 2017. Taxonomical analysis of closely related species of *Chara* L. section *Hartmania* (Streptophyta: Charales) based on morphological and molecular data. *Fottea, Olomouc* 17(2), 222-239.
- Van den Berg M.S. 1999. Charophyte colonization in shallow lakes: processes, ecological effects and implications for lake management. Thesis, Vrije Universiteit, Amsterdam, 138.
- Van den Berg M.S., Coops H., Simons J. 2001. Propagule bank buildup of *Chara aspera* and its significance for colonization of a shallow lake. *Hydrobiologia* 462(1-3), 9-17.
- Van den Berg M.S., Coops H., Simons J., de Keizer A. 1998a. Competition between *Chara aspera* and *Potamogeton pectinatus* as a function of temperature and light. *Aquatic Botany* 60(3), 241-250.
- Van den Berg M.S., Coops H., Simons J., Pilon J. 2002. A comparative study of the use of inorganic carbon resources by *Chara aspera* and *Potamogeton pectinatus*. *Aquatic Botany* 72, 219-233.
- Van den Berg M.S., Scheffer M., Coops H., Simons J. 1998b. The role of characean algae in the management of eutrophic shallow lakes, *Journal of Phycology* 34, 750-756.
- Van den Berg M.S., Scheffer M., Van Nes E., Coops H. 1999. Dynamics and stability of *Chara* sp. and *Potamogeton pectinatus* in a shallow lake changing in eutrophication level. *Hydrobiologia* 409, 335-342.
- 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.
- Van Geest G.J., Coops H., Scheffer M., Van Nes E.H. 2007. Long transients near the ghost of a stable state in eutrophic shallow lakes with fluctuating water levels. *Ecosystems* 10, 36-46.
- Van Geest G.J., Wolters H., Roozen F.C.J.M., Coops H., Roijackers R.M.M., Buijse A.D., Scheffer M. 2005. Water-level fluctuations affect macrophyte richness in floodplain lakes. *Hydrobiologia* 539, 239-248.

- Van Zuidam J.P., Raaphorst E.P., Peeters E.T.H.M. 2012. The role of propagule banks from drainage ditches dominated by free-floating or submerged plants in vegetation restoration. *Restoration Ecology* 20, 416-425.
- Vermaat J.E., Santamaria L., Roos P.J. 2000. Water flow across and sediment trapping in submerged beds of contrasting growth form. *Archiv für Hydrobiologie* 148, 549-562.
- Vestergaard O., Sand-Jensen K. 2000. Alkalinity and trophic status regulate aquatic plant distribution in Danish lakes. *Aquatic Botany* 67, 85-107.
- Wade P.M. 1990. The colonization of disturbed freshwater habitats by *Characeae*. *Folia Geobotanica Phytotaxonomica* 25, 275-278.
- Wang H., Liu C., Yu D. 2015. Morphological and reproductive differences among three charophytes species in response to variation in water depth. *Aquatic Biology* 91, 91-100.
- Wang H., Yu D., Xiao K. 2008. The interactive effects of irradiance and photoperiod on *Chara vulgaris* L.: concerted responses in morphology, physiology, and reproduction. *Hydrobiologia* 610, 33-41.
- Wilgat T. 1954. Jeziora Łęczyńsko-Włodawskie. *Annales Universitatis Mariae Curie-Skłodowska, sectio B.*, 8, 37-122.
- Wilgat T. 1963. Budowa geologiczna, rzeźba i wody Polesia Lubelskiego. W: Polesie Lubelskie. Wydawnictwo Lubelskie, Lublin, 9-30.
- Wilgat T., Michalczyk Z., Turczyński M., Wojciechowski K. 1991. Jeziora łączyńsko-włodawskie. *Studia Ośrodka Dokumentacji Fizjograficznej*, 19, PANO, Kraków, 23-140.
- Winter U., Kirst G.O. 1992. Turgor pressure regulation in *Chara aspera*: the role of sucrose accumulation in fertile and sterile plants. *Phycologia* 31, 240-245.
- Winter U., Meyer M.B.I., Kirst G.O. 1987. Seasonal changes of ionic concentrations in the vacuolar sap of *Chara vulgaris* L. growing in a brackish water lake. *Oecologia* 74, 122-127.
- Winter U., Soulié-Märsche I., Kirst G.O. 1996. Effects of salinity on turgor pressure and fertility in *Tolypella* (*Characeae*). *Plant, Cell and Environment* 19, 869-879.
- Wojciechowska W., Solis M., Pasztaleniec A., Poniewozik M. 2002. Summer phytoplankton composition in 26 lakes of Łęczna-Włodawa Lakeland. *Annales Universitatis Mariae Curie-Skłodowska, Sectio C*, 57, 127-138.

- Wojciechowski I., Czernaś K., Krupa D. 1995. Biotyczne walory jezior Poleskiego Parku Narodowego i jego otuliny. W: Radwan S. (red.). Ochrona ekosystemów wodnych w Poleskim Parku Narodowym i jego otulinie, TWWP Lublin, AR Lublin, 38-45.
- Wood R.D., Imahori K. 1965. A revision of the *Characeae* 1: Monograph of the *Characeae*. Cramer, Weinheim.
- Xiao C., Dou W.F., Liu G.H. 2010. Variation in vegetation and seed banks of freshwater lakes with contrasting intensity of aquaculture along the Yangtze river, China. *Aquatic Botany* 92, 195-199.
- Xiao C., Liu G. 2013. The relationship of seed banks to historical dynamics and reestablishment of standing vegetation in an aquaculture lake. *Aquatic Botany* 108, 48-54.
- Zepeda C.G., Lot A., Nemiga X.A., Manjarrez J. 2014. Seed bank and established vegetation in the last remnants of the Mexican Central Plateau wetlands: the Lerma marshes. *Revista de Biología Tropical* 62(2), 455-472.