

JOANNA LIK^{*1}, MAŁGORZATA ADAMCZUK², MAŁGORZATA DUKOWSKA¹,
MARIA GRZYBKOWSKA¹, JOANNA LESZCZYŃSKA¹,
ELIZA SZCZERKOWSKA-MAJCHRZAK¹

**PRZEGĘSZCZONA PŁOĆ I JEJ BAZA POKARMOWA ZASOBNA
W ZOOPLANKTON PONIŻEJ TAMY ZBIORNIKA JEZIORSKO**

OVERCROWDED ROACH AND THEIR ZOOPLANKTON-ABUNDANT FOOD
BASE DOWNSTREAM OF THE JEZIORSKO DAM RESERVOIR

¹Katedra Ekologii i Zoologii Kręgowców, Wydział Biologii i Ochrony Środowiska
Uniwersytet Łódzki
ul. Banacha 12/16, 90-237 Łódź

²Katedra Hydrobiologii, Wydział Biologii i Hodowli Zwierząt
Uniwersytet Przyrodniczy
ul. Dobrzańskiego 37, 20-262 Lublin

ABSTRACT

The role of zooplankton in the diet of roach was assessed in the Warta River at the Jeziorsko Reservoir, where roach is considered an eurytopic, dominant species. Fish and zooplankton samples were collected upstream (natural site) and downstream (human modified site) of the reservoir from June to August, at fortnight intervals. A total of 160 roach individuals were selected to analyze their gut contents. Roach from the tailwater of the reservoir fed especially on zooplankton (Cladocera and Copepoda), a high abundance of which is unusual in a lotic ecosystem. They are available in great abundance as a result of drifting down from the reservoir. Roach from the upstream site were compelled to forage mainly for zoobenthos (Trichoptera, Ephemeroptera, Gastropoda). The possibility of using zooplankton as an alternative food source below the dam and an adaptive capacity of roach can limit competition between fish individuals.

Key words: river, dam reservoir, zooplankton, roach diet, intraspecific and interspecies competition.

* Autor do korespondencji: jolik@biol.uni.lodz.pl

1. WSTĘP

Drapieżnictwo, konkurencja, a także warunki abiotyczne i zasoby oferowane przez ekosystemy mogą determinować wielkość populacji; poszukiwanie dogodnych siedlisk wpływa na rozkład przestrzenny organizmów (Adamczuk i Mieczan 2013).

Płóć (*Rutilus rutilus* L.) to gatunek eurytopowy, szeroko rozpowszechniony w wielu słodkowodnych ekosystemach, tak lotycznych jak i lenitycznych, zachodniej Eurazji (Młyniec 2000, Holker i Breckling 2001, Linløkken i inni 2010, Hayden i inni 2014, Hoseinifar i inni 2013, Juza i inni 2014). Zaliczana jest do generalistów, wykorzystujących efektywnie dostępne zasoby pokarmowe, także w siedliskach oferujących gorsze warunki troficzne, niewystarczające dla gatunków ryb o większych wymaganiach. W pokarmie młodych płoci istotnym elementem diety są skorupiaki planktonowe – Cladocera, Copepoda i Ostracoda (Kahl i Radke 2006, Boros i inni 2012, Dukowska i inni 2013, 2014, Dukowska i Grzybkowska 2014, Zapletal i inni 2014).

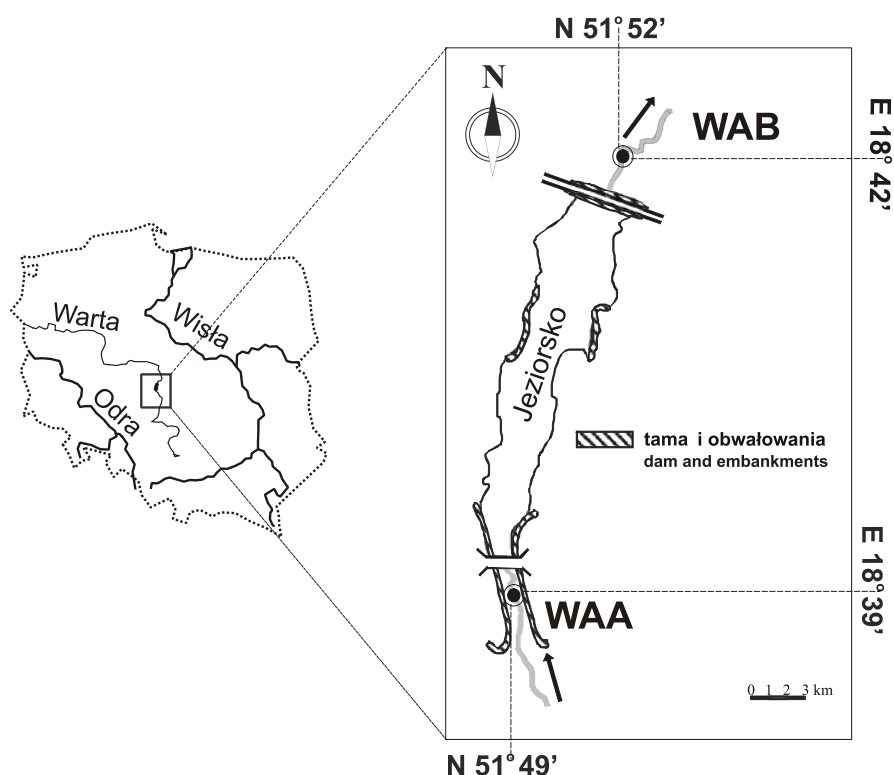
Dominujący udział płoci w zgrupowaniach ryb (zagęszczeniu i biomasy) stwierdzono w rzece Warcie powyżej oraz poniżej zbiornika Jeziorsko. W odcinku silnie zmodyfikowanym przez piętrzenie na skutek spływu ze zbiornika populacji młodych ryb towarzyszy duża ilość wioślarek głównie z rodzaju *Daphnia* (Dukowska i inni 2012, 2013, 2014, Dukowska i Grzybkowska 2014).

Z reguły ekosystemy lotyczne nie są dogodnym siedliskiem do rozwoju zooplanktonu ze względu na wysokie wartości szybkości prądu (brak zastojów) oraz ograniczone zasoby fitoplanktonu stanowiącego ich podstawowy pokarm (Rzóska 1978). W rzekach dominantami tej grupy ekologicznej są wrotki (Rotifera) ze względu na krótki cykl rozwojowy (Bernot i inni 2004, Demetraki-Paleolog 2007). Źródłem fitoplanktonu i drobnych skorupiaków w niektórych odcinkach rzek stają się jeziora przepływowe oraz zbiorniki zaporowe (Lair 2006, Chang i inni 2008, Grabowska i inni 2013). Ogromna obfitość oraz zróżnicowanie gatunkowe znoszonego ze zbiornika do rzeki zooplanktonu była przedmiotem licznych badań zarówno w Polsce: na Drawie (Czerniawski 2004, Czerniawski i Domagała 2013), Narwi (Grabowska i inni 2013), jak i na świecie: Laja River w Meksyku (Helmus i inni 2013), Xiangxi w Chinach (Zhou i inni 2008), Awba w Nigerii (Tyokumbur i Okorie 2013).

Celem niniejszego opracowania jest ocena spektrum pokarmowego młodych płoci przy różnej dostępności poszczególnych ofiar, głównie zooplanktonu, w dwu odcinkach Warty: z niewielkim udziałem tej grupy ekologicznej powyżej piętrzenia, oraz ogromną obfitością mikroskopiaków planktonowych spływających do rzeki ze zbiornika Jeziorsko.

2. TEREN BADAŃ

W siedmiorzędowym odcinku Warty (według map w skali 1:10000, Strahler 1957) wyznaczono dwa stanowiska badawcze: WAB – w zaburzonej rzece, w odległości 1,5 km od zapory zbiornika Jeziorsko oraz referencyjne WAA – w naturalnym odcinku rzeki, 2 km powyżej cofki (Rys. 1).



Rys. 1. Teren badań.

Fig. 1. Study area.

Oba stanowiska zlokalizowano w strefie przejściowej między brzegiem a nurtem. Podłoże nieorganiczne miało charakter piaszczysto-żwirowy. Na stanowisku WAB dno koryta pokrywała także naczyniowa roślinność zanurzona (*Potamogeton pectinatus* L. i *Potamogeton lucens* L.), pojawiająca się na skutek specyficznego reżimu upustów wody ze zbiornika w okresie letnim. Szerokość rzeki na stanowiskach badawczych wynosiła 50,0 m i 70,0 m, a maksymalna głębokość 0,5 m i 1,3 m (odpowiednio dla WAA i WAB). Charakterystykę pozostałych parametrów morfometrycznych i hydraulicznych rzeki na obu stanowiskach przedstawiono w Tab. 1.

Tabela 1. Wybrane parametry abiotyczne rzeki Warty na stanowisku powyżej (WAA) i poniżej (WAB) zbiornika Jeziorsko (CPOM – grubocząsteczkowa, FPOM – drobnocząsteczkowa, TPOM – transportowana materia organiczna).

Table 1. Selected abiotic parameters of the Warta River in the study site above (WAA) and below (WAB) the Jeziorsko Reservoir (POM – particulate organic matter).

| Siedlisko / Habitat | Data / Date | Głębokość / Depth (m) | Szybkość prądu / Water velocity (m s ⁻¹) | SI / Substrate Index (mm) | CPOM / Coarse POM (g m ⁻²) | FPOM / Fine POM (g m ⁻²) | TPOM / Transported POM (g m ⁻³) | Temperatura / Temperature (°C) | O ₂ / Dissolved oxygen (%) | pH |
|------------------------|-------------|--------------------------|---|------------------------------|---|---|--|-----------------------------------|--|-----|
| WAA | czerwiec | 0,2 | 0,2 | 0,6 | 108,9 | 145,5 | 36,4 | 21,1 | 98,1 | 8,9 |
| | lipiec | 0,3 | 0,3 | 0,6 | 0,4 | 423,5 | 13,3 | 20,4 | 74,0 | 6,0 |
| | sierpień | 0,5 | 0,4 | 0,6 | 0,0 | 149,6 | 15,3 | 19,4 | 63,3 | 8,8 |
| WAB | czerwiec | 0,9 | 0,1 | 1,0 | 180,1 | 1387,3 | 27,4 | 20,8 | 93,1 | 8,1 |
| | lipiec | 1,1 | 0,2 | 1,3 | 638,2 | 2791,0 | 2,5 | 21,0 | 81,0 | 7,4 |
| | sierpień | 1,3 | 0,0 | 1,4 | 356,2 | 3756,2 | 5,3 | 19,8 | 75,1 | 8,2 |

3. MATERIAŁY I METODY

Próby pobierano w 6 terminach, od czerwca do sierpnia, co 2 tygodnie (wyniki przedstawiono w odniesieniu do poszczególnych miesięcy). Każdorazowo mierzono wartości podstawowych parametrów abiotycznych: głębokość, szerokość rzeki, temperatura, pH, zawartość rozpuszczonego w wodzie tlenu. Określono także charakter substratu dennego oraz oszacowano ilość bentonicznej (BPOM) oraz transportowanej (TPOM) materii organicznej.

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

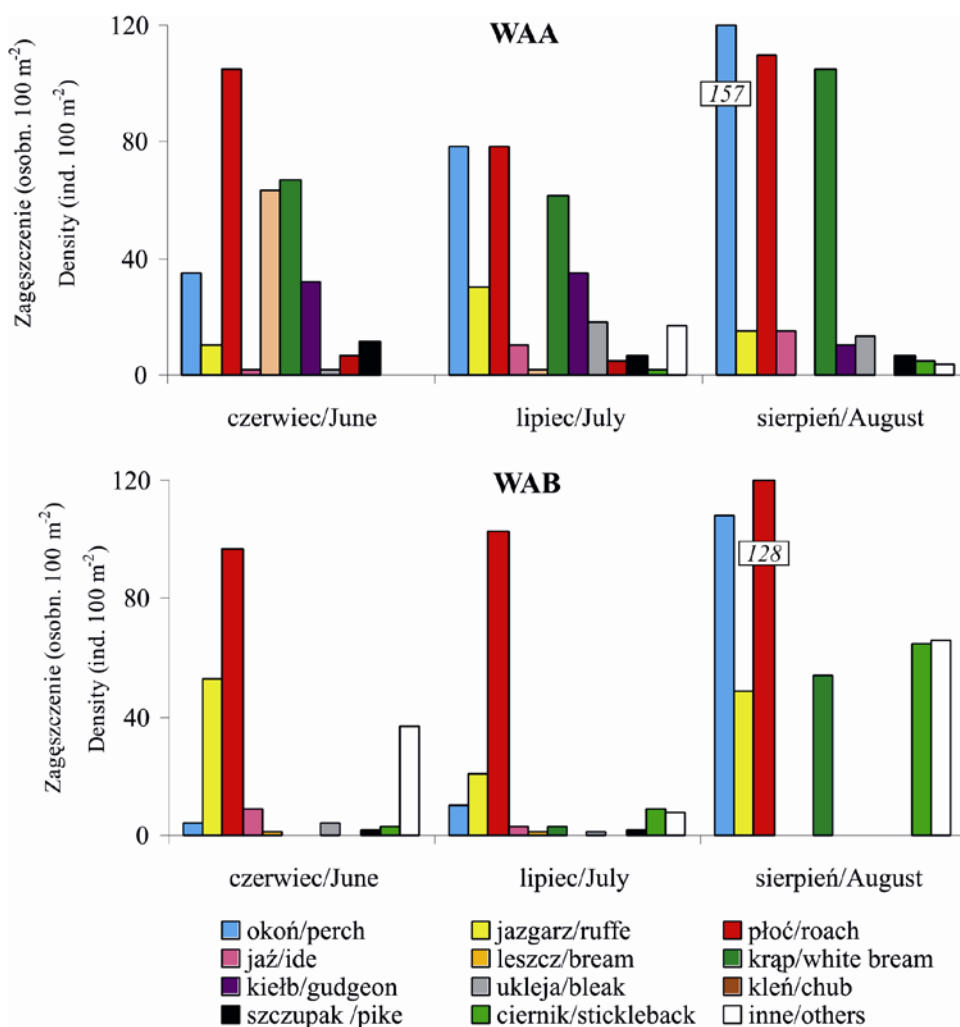
Rozdziálu na odpowiednie frakcje bentonicznej materii organicznej (BPOM): BFPOM < 1mm (drobnocząsteczkową) i BCPOM > 1mm (grubocząsteczkową) dokonano za pomocą zestawu sit i sączków (Petersen i inni 1989). Każdą z frakcji suszono w temperaturze 60°C przez 24 godziny, ważono, a następnie spalano przez dwie godziny w 600°C. Po spalaniu próby ponownie ważono, aby oszacować bezpopiołową suchą masę poszczególnych frakcji (w g m⁻²).

Celem oszacowania transportowanej materii organicznej (TPOM) pobierano 8 dm³ wody. Uzyskaną po przesączeniu zawiesinę suszono w temperaturze 65°C, ważono i przeliczano na 1 m³ (Grzybkowska i Dukowska 2002, Grzybkowska i inni 2003).

Zooplankton pobierano za pomocą siatki planktonowej, przez którą filtrowano 0,03 m³ wody. Odfiltrowany materiał utrwalano w terenie formaliną. W laboratorium osobniki identyfikowano, liczono i szacowano ich biomasę (w mg dm⁻³).

Ryby łowiono na 40-metrowym odcinku rzeki o szerokości 1,5 m, metodą elektropólów, przy pomocy agregatu prądotwórczego wytwarzającego prąd o parametrach 220 V i 3 A. Odłowione osobniki poddawano anestezji przy użyciu MS-222 i konserwowano w 4% formalinie. Następnie identyfikowano do gatunku, mierzono, ważono i szacowano ich zagęszczenie w przeliczeniu na 100 m². Spośród złowionych ryb wyselekcjonowano 160 osobników płoci *Rutilus rutilus* L. (81 złowionych na WAA i 79 złowionych na WAB, o długości całkowitej (L_t) zawierającej się w zakresie 1–100 mm) i analizowano treść ich przewodów pokarmowych (średnio 25 osobników na miesiąc). Ofiary były identyfikowane do jak najniższego poziomu taksonomicznego za pomocą mikroskopu, liczone i ważone, za wyjątkiem zooplanktonu, którego biomasę uzyskano poprzez matematyczną ekstrapolację (Dumont i inni 1975).

Do porównania parametrów populacyjnych zooplanktonu pomiędzy stanowiskami badawczymi zastosowano nieparametryczny test *U*-Manna Whitney'a (Statistica 2011).



Rys. 2. Zagęszczenie dominujących gatunków ryb w Warcie, na stanowisku powyżej (WAA) i poniżej (WAB) zbiornika Jeziorsko.

Fig. 2. The density of the dominant species of fish in the Warta River in the study site above (WAA) and below (WAB) the Jeziorsko Reservoir.

4. WYNIKI

Struktura zgrupowania ryb

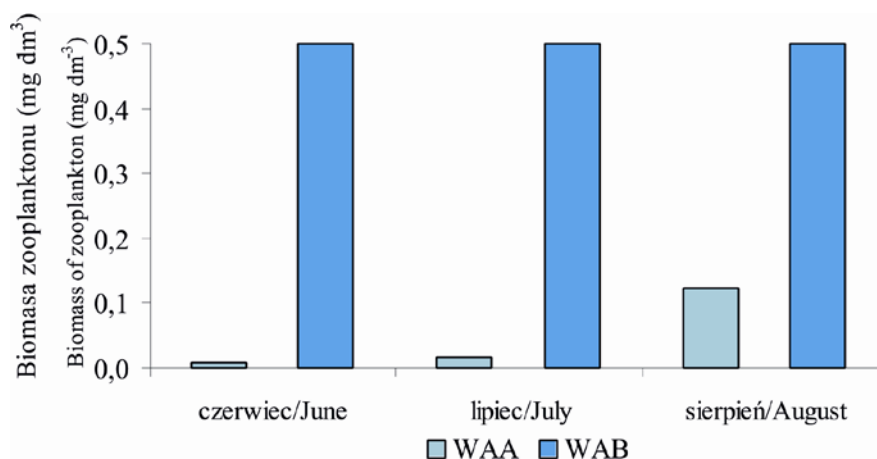
Ogółem na stanowisku WAA zanotowano obecność jednego gatunku minoga oraz 17 gatunków ryb z 6 rodzin (Percidae, Esocidae, Cyprinidae, Siluridae, Gasterosteidae, Gadidae), na WAB – 15 gatunków z 7 rodzin (oprócz wcześniej wymienionych także Cobitidae) (Rys. 2).

W badanym sezonie, z wyjątkiem sierpnia, wyższe zagęszczenie ryb oraz wyższe zróżnicowanie gatunkowe stwierdzono w naturalnym odcinku rzeki (Rys. 2); najliczniej reprezentowana była płoć (*Rutilus rutilus* L., 26,4%), okoń (*Perca fluviatilis* L., 23,0%) i krap (*Blicca bjoerkna* L., 20,6%).

W zaburzonym odcinku rzeki ichtiofauna wyraźnie zdominowana była przez płoć, której udział zmieniał się sezonowo od 64,2 (w lipcu) do 27,2% (w sierpniu), co świadczy o silnej dominacji jednego gatunku. Mniej liczne były: jazgarz (*Gymnocephalus cernuus* L., 16,2%) i okoń (*Perca fluviatilis* L., 10,4%) (Rys. 2).

Sezonowa dynamika zooplanktonu w Warcie

W całym okresie badawczym biomasa zooplanktonu była średnio stukrotnie wyższa w odcinku poniżej piętrzenia w porównaniu z naturalnym odcinkiem rzeki, co zostało potwierdzone statystycznie (test *U*-Manna Whitney'a, $p < 0,000$, Rys. 3). Na WAA biomasa zooplanktonu systematycznie wzrastała od czerwca do sierpnia, natomiast na WAB obserwowano wyraźną sezonową fluktuację tej grupy ekologicznej (Rys. 3).



Rys. 3. Biomasa zooplanktonu w Warcie na stanowisku powyżej (WAA) i poniżej (WAB) zbiornika Jeziorsko.

Fig. 3. The biomass of zooplankton in the Warta River in the study site above (WAA) and below (WAB) the Jeziorsko Reservoir.

Struktura zooplanktonu zarówno na WAA i WAB była odzwierciedleniem dynamiki dwóch grup skorupiaków: Cladocera i Copepoda. Głównymi taksonami stwierdzanymi w próbach z naturalnej rzeki były: *Disparalona* sp., *Acanthocyclops* sp. i *Mesocyclops* sp. W rzece poniżej tamy najniższą biomasa zooplanktonu zaobserwowano w czerwcu, a najwyższą w lipcu. Dominowały tutaj: *Bosmina* sp., *Daphnia* sp. (Fot. 1), *Eudiaptomus* sp., *Acanthocyclops* sp., *Thermocyclops* sp.

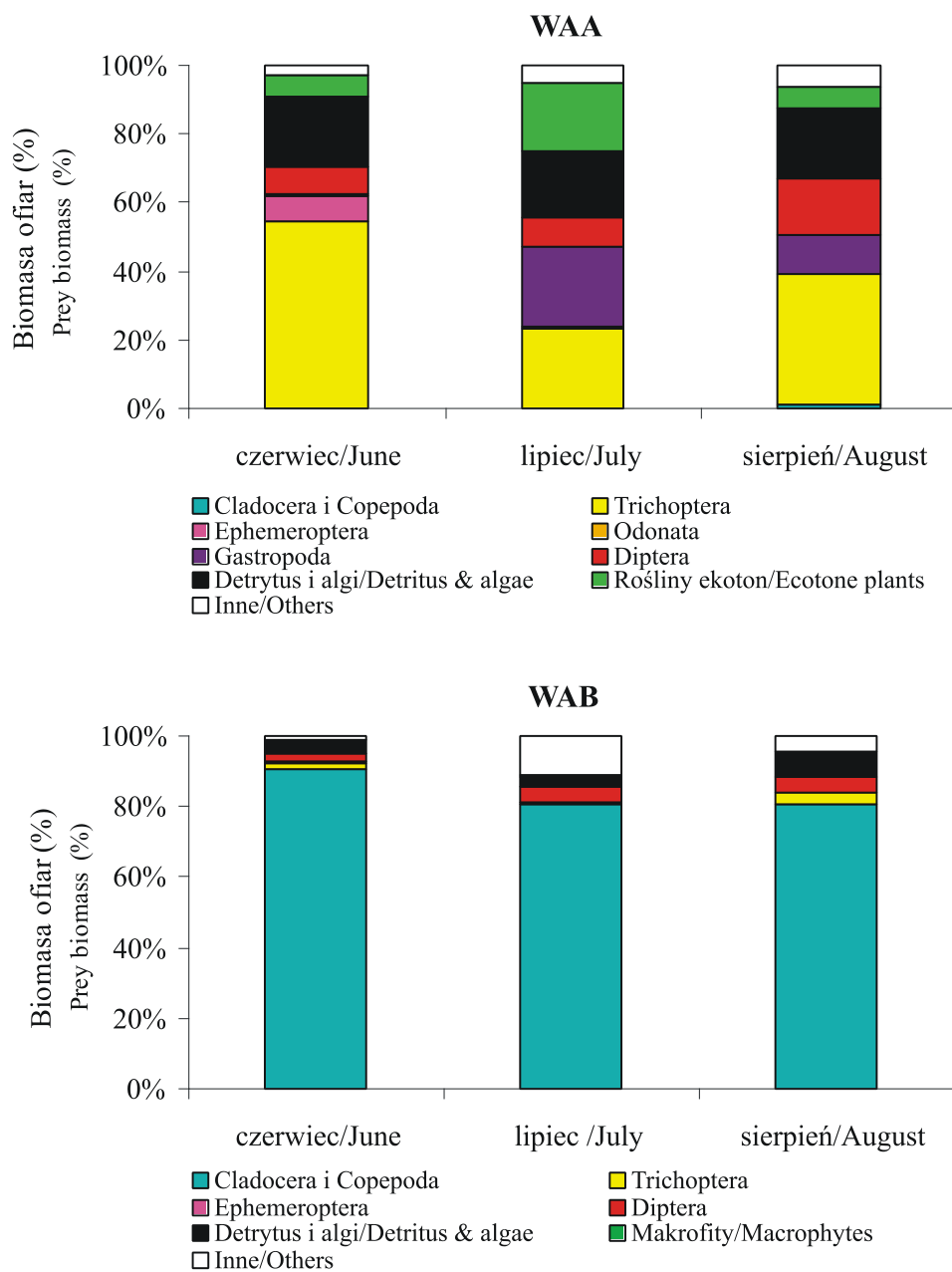


Fot. 1. Wioślarki z przewodu pokarmowego płoci, z Warty poniżej tamy Zbiornika Jeziorsko: A) *Daphnia* sp. B) *Bosmina* sp.

Photo 1. Cladocera from gut contents of roaches caught in the Warta River below the dam of the Jeziorsko Reservoir: A) *Daphnia* sp. B) *Bosmina* sp.

Dieta płoci

Badana zawartość przewodów pokarmowych płoci wykazała, iż ryby korzystały z zasobów pokarmowych trzech zespołów ekologicznych: zooplanktonu, epifitonu i zoobentosu.

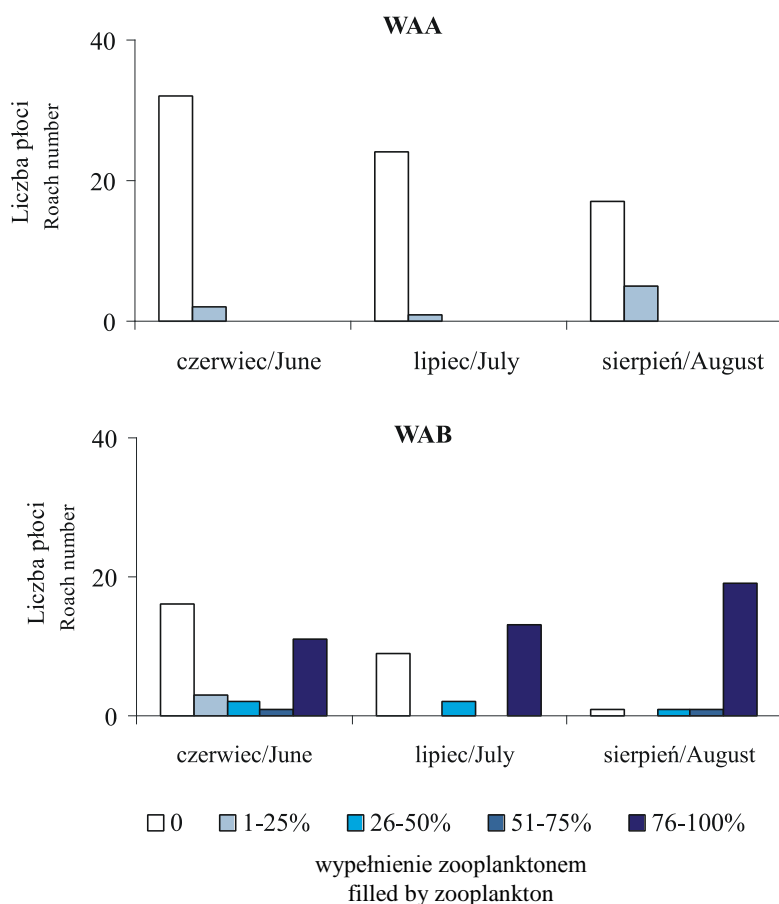


Rys. 4. Biomasa dominujących składników diety płoci (%) w Warcie na stanowisku powyżej (WAA) i poniżej (WAB) zbiornika Jeziorsko.

Fig. 4. The biomass of the dominant components of the roach diet (%) in the Warta River in the study site above (WAA) and below (WAB) the Jeziorsko Reservoir.

Dieta płoci żerujących w rzece powyżej zbiornika zaporowego charakteryzowała się większym zróżnicowaniem ofiar. W analizowanych przewodach pokarmowych najwyższą biomasę w treści pokarmu osiągały larwy Trichoptera (34,9%), Gastropoda (10,5%) oraz Diptera (głównie Chironomidae i Simuliidae, 9,7%). Dieta uzupełniana była przez rośliny naczyniowe ze strefy ekotonowej (9,8%) oraz detrytus i glony (18,1%) (Rys. 4).

Na stanowisku WAB zaznacza się wyraźna dominacja zooplanktonu w diecie płoci – ze średnim udziałem w masie pokarmu – 84,1% (dla porównania na WAA – 0,3%). Pozostałe składniki diety stanowiły łącznie średnio 15,9% biomasy pokarmu i reprezentowane były głównie przez chruściki i ohotki (Rys. 4).



Rys. 5. Udział procentowy zooplanktonu w przewodach pokarmowych płoci w Warcie na stanowisku powyżej (WAA) i poniżej (WAB) zbiornika Jeziorsko.

Fig. 5. Percentage share of zooplankton in digestive tracts of roach from the Warta River in the study site above (WAA) and below (WAB) the Jeziorsko Reservoir.

Różnice w diecie płoci pomiędzy stanowiskami stwierdzono na podstawie biomasy zooplanktonu w przewodach pokarmowych (Rys. 5). Dla ryb pozyskanych w naturalnym odcinku rzeki udział zooplanktonu był niewielki; jedynie dla 8 osobników stanowił on 1–25% całkowitej biomasy zjedzonego pokarmu. Na stanowisku WAB, 43 płocie miały przewody pokarmowe wypełnione zooplanktonem w 75–100% (Rys. 5).

5. Dyskusja

Zooplankton w ekosystemach lotycznych

Zooplankton pełni kluczową rolę w przemianie materii i przepływie energii w ekosystemach lenitycznych, stanowiąc jedno z głównych ogniw kaskady troficznej 'top down' i 'bottom up' (Griffin i Rippingale 2001, Jack i Thorp 2002, Adamczuk i Mieczan 2013).

U organizmów planktonowych pojawiło się szereg adaptacji umożliwiających zarówno efektywną kolonizację różnych typów ekosystemów (głównie lenitycznych), i wykorzystanie dostępnych w nich zasobów (Alcaraz i Calbet 2009), jak również osłabienie presji drapieżników. Do tych pierwszych należy unoszenie w toni wodnej, które ułatwia im ciężar właściwy, zbliżony do ciężaru właściwego wody (około 1,05 g/ml) oraz obecność różnego rodzaju wyrostków, lekkich delikatnych pancerzyków, wytwarzanie galaretowatych otoczek (niektóre wiosłarki i wrotki), czy wysoki udział ciała tłuszczowego (pierwotniaki i widłonogi). Do mechanizmów obronnych można zaliczyć znaczną przezroczystość ciała, obecność wodniczek gazowych oraz wici, rzęsek, odnóży umożliwiających pionowe wędrówki w toni wodnej, czy też przemodelowanie proporcji ciała (cyklomorfoza) (Dawidowicz 1999, Burks i inni 2001, Grzybkowska 2007, Rybak i Błędzki 2010). Zooplankton, ze względu na masowe występowanie, stanowi główny składnik pokarmu wielu grup bezkręgowców (Gergs i Ratte 2009), włączając w to stułbiopławy *Hydra* sp. (Dukowska i inni 2005) oraz narybek i młode ryby. Presja ze strony drapieżników ma istotny wpływ na parametry populacyjne zooplanktonu (Rybak i Błędzki 2010, Adamczuk i Mieczan 2013, Karus i inni 2014).

Ze względu na rozmiar, ciężar ciała oraz ograniczone zdolności motoryczne Cladocera preferują siedliska stagnujące, szczególnie wśród roślin i makroglonów strefy przybrzeżnej (Van Donk i Van de Bund 2002, Rybak i Błędzki 2010, Adamczuk i Mieczan 2013, Adamczuk 2014). Tego rodzaju siedlisko wpływając na zwiększenie mozaikowości dna stanowi również refugium umożliwiające zmniejszenie presji drapieżników (Grabowska i inni 2013, Adamczuk 2014).

Obecność organizmów planktonowych w silnie zmodyfikowanych odcinkach rzek jest najczęściej efektem ich znoszenia z jezior przepływowych oraz zbiorników zaporowych (Grzybkowska i inni 1996, Spaink i inni 1998, Lair 2006, Chang i inni 2008, Grabowska i Mazur-

Marzec 2011). Biomasa osobników spływających ze zbiornika może osiągać nawet kilkaset kilogramów na dobę (Czerniawski 2004). Drobne skorupiaki i wrotki mogą pochodzić także z obszaru zlewni, dopływów, okolicznych stawów, terasy zalewowej oraz strefy ekotonowej, przedostając się do wód rzecznych na skutek zjawisk powodziowych i/lub roztopów (Czerniawski i Domagała 2013, Grabowska i inni 2013). Skład gatunkowy zooplanktonu w rzece poniżej tamy, jest zazwyczaj odzwierciedleniem różnorodności gatunkowej w zbiorniku (Grabowska i inni 2013).

Sprzyjające dla przeżycia zooplanktonu siedlisko rozwinęło się także w odcinku Warty poniżej tamy, gdzie dno, na skutek utrzymywania przez zarządców zbiornika niewielkiego przepływu w okresie od czerwca do sierpnia, pokryte jest obficie zanurzoną roślinnością naczyniową (Grzybkowska i inni 2003, Dukowska i inni 2013, 2014, Dukowska i Grzybkowska 2014, Lik i inni 2014). Biocenoza ta umożliwia przeżycie masowo spływającemu z Jeziorska zooplanktonowi (Grzybkowska i inni 1996). Woda Warty płynąca w sezonie letnim z prędkością niższą niż $0,4 \text{ m s}^{-1}$ także sprzyjała utrzymaniu się w zgrupowaniu wioślarek (Reckendorfer i inni 1999).

Niewielkie rozmiary większości Cladocera w Warcie poniżej tamy mogą wynikać z selektywnego wyżerania przez ryby większych osobników (np. *Daphnia galeata* Sars, *Leptodora kindtii* Focke), a pomijania tych mniejszych (np. *Bosmina longirostris* O. Müller, *Ceriodaphnia* sp.) (Karus i inni 2014), co potwierdza strategię optymalnego żerowania. Inną przyczyną jest możliwość uszkodzenia ciała dużych osobników bezpośrednio podczas upustów wody (Gliwicz i Lampert 1990, Grabowska i inni 2013).

Zdecydowanie mniej licznie zooplankton występuje w naturalnych czy podlegających słabej antropopresji odcinkach rzek, ale zdaniem Jack'a i Thorp'a (2002) oraz Zhou i innych (2008) stopień poznania czynników determinujących obfitość i skład gatunkowy zooplanktonu rzecznoego jest wciąż niewystarczający. Co więcej, jak twierdzi Starmach i inni (1978), nie istnieją gatunki charakterystyczne i typowe wyłącznie dla rzek. Przyjmuje się, że mniejsza zasobność zooplanktonu w ciekach w porównaniu do wód lenitycznych uwarunkowana jest odmiennymi wartościami parametrów abiotycznych tych ekosystemów, takimi jak mniejsza głębokość i szerokość rzeki, czy niższa temperatura wody (Jack i Thorp 2002, Czerniawski i Czerniejewski 2003). Do innych ważnych czynników ograniczających należy wielkość przepływu i szybkość prądu (Lair 2006, Grabowska i inni 2013).

Pokarm płoci

Płocę uznawana jest za najpospolitszy gatunek ryb karpiowatych w ekosystemach słodkowodnych Europy Środkowej (Młyniec 2000, Holker

i Breckling 2001, Linløkken i inni 2010, Hayden i inni 2014, Juza i inni 2014).

W literaturze podkreśla się brak wyraźnej preferencji płoci do konkretnych siedlisk, i w konsekwencji, ofiar, co świadczy o jej dużej plastyczności. W jeziorach ryby te mogą przemieszczać się z płytkich stref litoralu do pelagialu na skutek poszukiwania pokarmu i/lub unikania drapieżników (Juza i inni 2014), a częstotliwość tych migracji jest uzależniona od możliwości znalezienia refugium i/lub dostępnych zasobów (Juza i inni 2014, Hayden i inni 2014).

Płoc dominuje także w wielu odcinkach polskich rzek, niezależnie od stopnia presji człowieka na te ekosystemy lotyczne. Przykładem jest Warta, której badane odcinki, zarówno powyżej, jak i poniżej zbiornika Jeziorsko, różnią się pod względem parametrów abiotycznych i biotycznych (Przybylski 1993, Penczak i inni 1998, 2012, Kruk 2007, Głowacki i inni 2011). Poniżej tamy stwierdzono także wyższe zagęszczenia tego eurytopowego gatunku. Zdaniem ichtologów wynika to ze znoszenia narybku i młodych płoci ze zbiornika, w którym odbywa się ich rozród, co prowadzi do przegęszczenia populacji poniżej tamy (Głowacki i inni 2011, Penczak i inni 1998, 2012). Młode osobniki trafiają do siedliska zanurzonych makrofitów, gdzie nie tylko unikają drapieżników, ale także korzystają z bardzo zróżnicowanych zasobów pokarmowych: fito- i zooplanktonu, fauny naroślinnej, bentosu oraz detrytusu (Dukowska i inni 2012, 2013, 2014, Dukowska i Grzybkowska 2014, obecne badania). Aktywność pokarmowa tak licznych młodych płoci z jednej kohorty (0+), może znacząco wpływać na redukcję biomasy zooplanktonu, zwłaszcza w okresie letnim, i w dalszej konsekwencji doprowadzić do zubożenia bazy pokarmowej (Nicolle i inni 2011).

W literaturze przedmiotu trwa dyskusja czy płoc należy do gatunków zmieniających spektrum pokarmowe w rozwoju ontogenetycznym, czy jest to tylko modyfikacja (Nurminen i inni 2014). Zdaniem Grzybkowskiej (1988), Holkera i Brecklinga (2001) oraz Kahla i innych (2001), płoc w dużym stopniu zmienia preferencje pokarmowe w miarę wzrostu, co zdeterminowane jest morfologią m.in. zwiększeniem otworu gębowego i możliwością miażdżenia ofiar (mięczaki) przez zęby gardłowe. Dieta młodych osobników opiera się głównie na zooplanktonie, wioślarkach (60–90%), podczas gdy larwy owadów stanowią od 10 do 40% (Holker i Breckling 2001, Boros i inni 2012, Dukowska i inni 2014, Dukowska i Grzybkowska 2014). Ofiarami płoci są zazwyczaj większe formy wioślarek, natomiast widłonogi nie są preferowanym pokarmem ze względu na liczne mechanizmy obronne (Nicolle i inni 2011, Karus i inni 2014). Wraz ze wzrostem ryb zwiększa się udział larw owadów (30%) i mięczaków (40%). Jest to kompensacja rosnącego wraz z wielkością ciała zapotrzebowania na energię (Holker i Breckling 2001), a możliwego w wyniku wzrostu

mobilności większych osobników i migracji na znaczne odległości w poszukiwaniu dogodnych żerowisk (Holker i Breckling 2001).

Kiedy zasoby zooplanktonu są niewystarczające (mniej niż 40 osobników na litr) płoć włącza do diety większe ilości bentosu lub innych składników, takich jak makrofity i detrytus (Kahl i inni 2001, Boros i inni 2012, Zapletal i inni 2014). Taką strategię zaobserwowano u płoci w Bautzen Reservoir, na początku czerwca 1998, kiedy nastąpiło załamanie populacji *Daphnia*. Przy braku wioślarek płocie żerowały na larwach ochotkowatych oraz mięczakach (Kahl i inni 2001). Podobne preferencje pokarmowe stwierdzono w naturalnym odcinku Warty, w którym zooplankton występował nielicznie, co odnotowała we wcześniejszych badaniach Marszał i inni (1996). Płocie włączały do diety alternatywne składniki, głównie bentos: larwy Trichoptera, Ephemeroptera i Diptera (Chironomidae). Korzystały także z detrytusu, glonów oraz roślin strefy ekotonowej. Z uwagi na niewielką wartość kaloryczną, dieta z przewagą składników roślinnych wymaga przyswajania ich dużej biomasy, a długotrwałe odżywianie się roślinami obniża tempo wzrostu (Kahl i inni 2001).

Oprócz płoci, także młodsze okonie, intensywnie odżywiają się zooplanktonem, podczas gdy starsze osobniki stają się bentoso i/lub rybożerne (Kahl i inni 2001, Dukowska i inni 2013, Dukowska i Grzybkowska 2014). W warunkach współwystępowania tych dwóch gatunków, zooplankton jest głównie eksploatowany przez płoć. Wymaga to od okonia włączenia do diety zasobów bentonicznych na wcześniejszym etapie ontogenezy (Linløkken i inni 2010). Strategia generalisty może prowadzić do konkurencji nie tylko z okoniem, ale także z jazgarzem i leszczem (Grzybkowska i Zalewski 1983, Holker i Breckling 2001, Linløkken i inni 2010, Hayden i inni 2014, Nurminen i inni 2014).

Preferencja płoci do zooplanktonu ujawnia się nawet w warunkach ograniczonej widoczności (Nurminen i inni 2014). Poza przezroczystością wody, istotny wpływ na wzrost ryb ma także temperatura wody (Linløkken i inni 2010, Hayden i inni 2014). U płoci szybkość pływania nie wykazuje związku z temperaturą otoczenia, podczas gdy okonie ogranicza swoją mobilność w okresie zimowym; adaptacja ta potwierdza przewagę konkurencyjną płoci (Linløkken i inni 2010).

Ryby karpiowate znacząco wpływają na jakość wody, nie tylko przez wyżeranie zooplanktonu, ale i penetrację osadów dennych oraz uwalnianie biogenów do toni wodnej – bioturbacja (Adámek i Maršálek 2013). Wydalają także znaczne ilości produktów przemiany materii. Ploć zatem pełni kluczową rolę w środowiskach o podwyższonej trofii dominując w wodach eutroficznych i hipertroficznych (Kahl i inni 2001).

Wyjątkowa plastyczność płoci i umiejętność dostosowania diety do oferty siedliska ułatwia rozdział zasobów pokarmowych osłabiając konkurencję międzygatunkową, szczególnie z innymi rybami karpiowatymi

(Zapletal i inni 2014). W przypadku osobników zasiedlających zmodyfikowany piętrzeniem odcinek Warty dodatkowa pula zasobów pokarmowych, spływająca masowo ze zbiornika, może stanowić alternatywne źródło pokarmu, a co za tym idzie niwelować efekty konkurencji wewnątrzgatunkowej w silnie przegęszczonym odcinku rzeki (Kruk 2007, Penczak i inni 2012). Utrzymanie się licznej populacji płoci poniżej tamy zapewniają także specyficzne warunki siedliskowe oraz adaptacje fizjologiczne takie jak strategia rozrodcza płoci, oparta na wysokiej płodności i wczesnym dojrzewaniu osobników (Hayden i inni 2014) lub stosowanie mechanizmów obronnych w odpowiedzi na konkretnego drapieżnika. W przypadku szczupaka, który poluje z zasadzki (polega na zmyśle wzroku i węchu), płoć wypływa na otwarte wody, natomiast reakcją na okonia jest poszukiwanie refugium w kompleksowych siedliskach (Martin i inni 2010).

Badania nad preferencjami siedliskowymi poszczególnych gatunków oraz wykorzystaniem dostępnych zasobów pokarmowych przez konsumentów wyższych rzędów, mimo, iż bardzo praco- i czasochłonne, dają obraz powiązań troficznych w ekosystemach lotycznych. Wydają się być niezwykle cenne dla poznania ich złożoności oraz wdrażania efektywnych działań ochronnych.

PODZIĘKOWANIA

Badania te były częściowo finansowane przez Zarząd Główny PZW (2014 rok), oraz z dotacji celowej dla młodych naukowców i uczestników studiów doktoranckich Uniwersytetu Łódzkiego (umowa nr: 1413, 2014 r.). Dr hab. Łukaszowi Głowackiemu dziękujemy za weryfikację językową tekstu angielskiego.

6. SUMMARY

This study describes the role of zooplankton in the diet of roach inhabiting a Warta River section that was strongly disturbed by the impoundment of the Jeziorsko Reservoir.

Samples of animals (fishes and zooplankton) were collected from June to August, at fortnight intervals (comparisons are presented at monthly intervals). The study area consisted of two sites: WAB – below the reservoir (disturbed) and WAA – a reference (with a natural riverine regime) (Fig. 1). Each time basic physico-chemical (temperature, pH, dissolved oxygen in the water) and hydromorphological (width, depth of the river and the surface index (SI)) parameters were measured. Moreover, the biomass values of benthic coarse (BCPOM), fine (BFPOM) and transported (TPOM) particulate organic matter were calculated (Tab. 1). Both zooplankton and fish individuals were identified to the lowest level of taxonomy and their population parameters (density and/or biomass) were calculated.

More diverse and abundant fish fauna, excluding August, was observed in the river section above the Jeziorsko Reservoir (Fig. 2). The dominant species was roach (*Rutilus rutilus* L.), which achieved about 26,4% of the total fish density there. In WAA, also high densities of perch (*Perca fluviatilis* L., 23,0%) and white bream (*Blicca bjoerkna* L., 20,6%) were noticed. In July in WAB, roach even achieved 64,2% of the fish assemblage. This high value of the density can be a result of young individuals escaping from the reservoir. Other abundant species were ruffe (*Gymnocephalus cernuus* L.) and perch (Fig. 2) there.

In WAB, the biomass of the zooplankton was about one hundred times higher than in the natural section (Fig. 3). The structure of biocenosis included individuals from two groups of zooplankton: Cladocera and Copepoda. The dominants in WAA were *Disparalona* sp., *Acanthocyclops* sp. and *Mesocyclops* sp., while in WAB mainly *Bosmina* sp., *Daphnia* sp., *Eudiaptomus* sp., *Acanthocyclops* sp., *Thermocyclops* sp. (Photo 1).

Because of roach dominance in the fish assemblages of the Warta River and possibly strong competitive interactions between individuals among the caught species, 160 roach individuals were selected to analyze their gut contents (Fig. 4).

Roach from the tailwater of the Jeziorsko Reservoir fed especially on zooplankton (Cladocera and Copepoda), the abundance of which is unusually low in a lotic ecosystem. The greater abundance and body size of crustaceans below the dam occurred owing to the Jeziorsko Reservoir, where they reproduced and then floated down to the Warta River. Roach living above the dam used different diet components because of the lack of zooplankton. They foraged mainly on zoobenthos (Trichoptera, Ephemeroptera, Gastropoda, Fig. 4). The possibility of using zooplankton as an alternative source of food by roach below the dam can also be supported by the number of roach with guts filled with zooplankton (Fig. 5).

In WAA, only eight roach individuals had their digestive tracts filled with zooplankton in 1–25%. In WAB, 43 roach individuals had their guts filled with zooplankton in at least 75% (Fig. 5). Zooplankton available below the dam as an alternative source of food for young roach individuals can be considered as a factor limiting the competition between fish individuals. The food base for fish is also enriched there by epiphytic fauna developed among macrophytes. This kind of habitat is also quite unique for the seventh order stream section of the large lowland river. It appears there as an effect of maintaining flow stabilized at a low level in the river by managers of water resources of the Jeziorsko Reservoir in summer. The strong dominance of roach in the modified by the dam section of the Warta River is made possible not only by an abundant food base but also by an extraordinary range of adaptive ability of this species.

7. LITERATURA

- Adamczuk M. 2014. Niche separation by littoral-benthic Chydoridae (Cladocera, Crustacea) in a deep lake – potential drivers of their distribution and role in littoral-pelagic coupling. *J. Limnol.*, 73, 490–501.
- Adamczuk M., Mieczan T. 2013. Spatial distribution of brood-bearing females of limnetic species of Cladocera. *C. R. Biol.*, 336, 457–465.
- Adámek Z., Maršálek B. 2013. Bioturbation of sediments by benthic macroinvertebrates and fish and its implication for pond ecosystems: a review. *Aquacult. Int.*, 21, 1–17.
- Alcaraz M., Calbet A. 2009. Large zooplankton: its role in pelagic food webs. ss. 263–266 (W: *Encyclopedia of Life Support Systems*. Red. P. Safran). Fisheries & Aquaculture. Eolss Publishers Co. Ltd., Oxford, v. 5.
- Bernot R.J., Dodds W.K., Quist M.C., Guy C.S. 2004. Spatial and temporal variability of zooplankton in a great plains reservoir. *Hydrobiologia*, 525, 101–112.
- Boros G., Jyvasjarvi J., Takacs P., Mozsar A., Tatrai I., Søndergaard M., Jones R.I. 2012. Between-lake variation in the elemental composition of roach (*Rutilus rutilus* L.). *Aquat. Ecol.*, 46, 385–394.
- Burks R.L., Jeppesen E., Lodge D.M. 2001. Littoral zone structures as *Daphnia* refugia against predators. *Limnol. Oceanogr.*, 46, 230–237.
- Chang K.H., Doi H., Imai H., Gunji F., Nakano S.I. 2008. Longitudinal changes in zooplankton distribution below the reservoir outfall with reference to river planktivory. *Limnology*, 9(2), 125–133.
- Cummins K.W. 1962. An evaluation of some techniques for the collection and analysis of benthic samples with special emphasis on lotic waters. *Am. Midl. Nat. J.*, 67, 477–504.
- Czerniawski R. 2004. Zooplankton exported from Lake Adamowo by the River Drawa. *Zool. Pol.*, 49, 129–147.
- Czerniawski R., Czerniejewski P. 2003. Budowa i ważniejsze aspekty biologiczne zooplanktonu – podstawowego składnika diety młodocianych stadiów ryb. *Magazyn Przemysłu Rybnego*, 1, 34–37.
- Czerniawski R., Domagała J. 2013. Reduction of zooplankton communities in small lake outlets in relations to abiotic and biotic factors. *Oceanol. Hydrobiol. Stud.*, 42(2), 123–131.
- Van Donk E., Van de Bund W.J. 2002. Impact of submerged macrophytes including charophytes on phyto- and zooplankton communities: allelopathy versus other mechanisms. *Aquat. Bot.*, 72, 261–274.
- Dawidowicz P. 1999. Dobowe migracje pionowe zooplanktonu: przyczyny, koszty i konsekwencje. *Kosmos*, 48, 441–449.
- Demetraki-Paleolog A. 2007. Wrotki (Rotifera) planktonowe rzek Zachodniej Lubelszczyzny. *Wyd. Akademii Rolniczej, Lublin*, ss. 124.
- Dukowska M., Grzybkowska M. 2014. Coexistence of fish species in a large lowland river: food niche partitioning between small-sized percids, cyprinids and sticklebacks in submersed macrophytes. *PLoS one* 9(11), e109927.
- Dukowska M., Grzybowska M., Folcholc I., Tsydel M., Szczerkowska E. 2005. Predation of *Hydra* sp. on epiphytic fauna and zooplankton in a disturbed lowland river. *Teka Kom. Ochr. Kszt. Środ. Przyr.*, 2, 48–57.

- Dukowska M., Grzybkowska M., Lik J., Jurasz W. 2012. Percid occupation of submersed riverine macrophytes: food resource partitioning between perch (*Perca fluviatilis* L.) and ruffe (*Gymnocephalus cernuus* (L.)). *Oceanol. Hydrobiol. St.*, 41(1), 12–21.
- Dukowska M., Grzybkowska M., Kruk A., Szczerkowska-Majchrzak E. 2013. Food niche partitioning between perch and ruffe: combined use of a self-organising map and the IndVal index for analysing fish diet. *Ecol. Model.*, 265, 221–229.
- Dukowska M., Kruk A., Grzybkowska M. 2014. Diet overlap among two cyprinids: eurytopic roach and rheophilic dace in tailwater submersed macrophyte patches. *Ecol. Inform.*, 24, 112–123.
- Dumont H.J., Van de Velde I., Dumont S. 1975. The dry weight estimate of biomass in a selection of Cladocera, Copepoda and Rotifera from the plankton, periphyton and benthos of continental waters. *Oecologia*, 19, 75–97.
- Gergs A., Ratte H.T. 2009. Predicting functional response and size selectivity of juvenile *Notonecta maculata* foraging on *Daphnia magna*. *Ecol. Model.*, 220, 3331–3341.
- Gliwicz Z.M., Lampert W. 1990. Food thresholds in *Daphnia* species in the absence and presence of blue-green filaments. *Ecology*, 71, 691–702.
- Głowacki Ł., Grzybkowska M., Dukowska M., Penczak T. 2011. Effects of damming a large lowland river on chironomids and fish assessed with (multiplicative partitioning of) true/Hill biodiversity measures. *River Res. Appl.*, 27, 612–629.
- Grabowska M., Mazur-Marzec H. 2011. The effect of cyanobacterial blooms in the Siemianówka Dam Reservoir on the phytoplankton structure in the Narew River. *Oceanol. Hydrobiol. Stud.*, 40, 19–26.
- Grabowska M., Ejsmont-Karabin J., Karpowicz M. 2013. Reservoir-river relationships in lowland, shallow, eutrophic systems: an impact of zooplankton from hypertrophic reservoir on river zooplankton. *Pol. J. Ecol.*, 61(4), 759–768.
- Griffin S.L., Ripplingale R.J. 2001. Zooplankton grazing dynamics: top-down control of phytoplankton and its relationship to an estuarine habitat. *Hydrol. Process.*, 15(13), 2453–2464.
- Grzybkowska M. 1988. Pokarm płoci w rzece Widawce. *Acta Univ. Lodz., Folia limnol.*, 3, 85–100.
- Grzybkowska M. 2007. Zależności troficzne w wodach słodkich. ss. 213–231 (W: Bory Tucholskie i inne obszary leśne. Ochrona, monitoring, edukacja. Red. K. Gwoździński). Wyd. UŁ, Łódź.
- Grzybkowska M., Zalewski M. 1983. Pokarm płoci, leszcza i krapia w Sulejowskim Zbiorniku Zaporowym. ss. 71–72 (W: Streszczenia referatów. Zjazd Polskiego Towarzystwa Hydrobiologicznego). Lublin.
- Grzybkowska M., Temech A., Najwer I. 1996. Seston, (particles >400 μm) of the Warta River downstream from the new reservoir of Jeziorsko. *Acta Univ. Lodz., Folia limnol.*, 6, 47–61.
- Grzybkowska M., Dukowska M. 2002. Communities of Chironomidae (Diptera) above and below a reservoir on a lowland river: long-term study. *Ann. Zool. Fenn.*, 52, 235–247.
- Grzybkowska M., Dukowska M., Takeda M., Majecki J., Kucharski L. 2003. Seasonal dynamics of macroinvertebrates associated with submersed macrophytes in a lowland river downstream of the dam reservoir. *Ecohydrol. Hydrobiol.*, 3, 399–408.

- Hayden B., Massa-Gallucci A., Harrod C., O'Grady M., Caffrey J., Kelly-Quinn M. 2014. Trophic flexibility by roach *Rutilus rutilus* in novel habitats facilitates rapid growth and invasion success. *J. Fish Biol.*, 84, 1099–1116.
- Helmus M.R., Mercado-Silva N., Jake M., Zanden V. 2013. Subsidies to predators, apparent competition and the phylogenetic structure of prey communities. *Oecologia*, 173, 997–1007.
- Holker F., Breckling B. 2001. An individual-based approach to depict the influence of the feeding strategy on the population structure of roach (*Rutilus rutilus* L.). *Limnologia*, 31, 69–78.
- Hoseinifar S.H., Khalili M., Rostami H.K., Esteban M.A. 2013. Dietary galactooligosaccharide affects intestinal microbiota, stress resistance, and performance of Caspian roach (*Rutilus rutilus*) fry. *Fish Shellfish Immun.*, 35, 1416–1420.
- Jack J.D., Thorp J.H. 2002. Impacts of fish predation on an Ohio River zooplankton community. *J. Plankton Res.*, 24(2), 119–127.
- Juza T., Vasek M., Michal Kratochvil M., Blabolil P., Cech M., Drastik V., Frouzova J., Milan Muska M., Peterka J., Prchalova M., Riha M., Tuser M., Kubecka J. 2014. Chaos and stability of age-0 fish assemblages in a temperate deep reservoir: unpredictable success and stable habitat use. *Hydrobiologia*, 724, 217–234.
- Kahl U., Dorner H., Radke R.J., Wagner A., Benndorf J. 2001. The roach population in the hypertrophic Bautzen Reservoir: structure, diet and impact on *Daphnia galeata*. *Limnologia*, 31, 61–68.
- Kahl U., Radke J.R. 2006. Habitat and food resource use of perch and roach in a deep mesotrophic reservoir: enough space to avoid competition? *Ecol. Freshw. Fish*, 15, 48–56.
- Karus K., Paaver T., Agasild H., Priit Zingel P. 2014. The effects of predation by planktivorous juvenile fish on the microbial food web. *Eur. J. Protistol.*, 50, 109–121.
- Kruk A. 2007. Role of habitat degradation in determining fish distribution and abundance along the lowland Warta River, Poland. *J. Appl. Ichthyol.*, 23, 9–18.
- Lair N. 2006. A review of regulation mechanisms of metazoan plankton in riverine ecosystems: aquatic habitat versus biota. *River. Res. Appl.*, 22(5), 567–593.
- Lik J., Leszczyńska J., Dukowska M., Szczerkowska-Majchrzak E., Grzybkowska M. 2014. Biocenoza zanurzonych makrofitów w Warcie poniżej tamy. *Rocz. Nauk. PZW*, 27, 103–128.
- Linløkken A.N., Bergman E., Greenberg L. 2010. Effect of temperature and roach *Rutilus rutilus* group size on swimming speed and prey capture rate of perch *Perca fluviatilis* and *R. rutilus*. *J. Fish Biol.*, 76, 900–912.
- Marszał L., Grzybkowska M., Penczak T., Galicka W. 1996. Diet and feeding of dominant fish populations in the impounded Warta River, Poland. *Pol. Arch. Hydrobiol.*, 43, 185–202.
- Martin C.W., Fodrie F.J., Heck Jr.K.L., Mattila J. 2010. Differential habitat use and antipredator response of juvenile roach (*Rutilus rutilus*) to olfactory and visual cues from multiple predators. *Oecologia*, 162, 893–902.
- Młyniec B. 2000. Płoc. *Rutilus rutilus* (Linnaeus, 1758). ss. 273–278 (W: Freshwater fishes of Poland. Red. M. Brylińska). PWN, Warszawa.

- Nicolle A., Hansson L.A., Brodersen J., Nilsson P.A., Bronmark C. 2011. Interactions between predation and resources shape zooplankton population dynamics. *PloS one*, 6, e16534.
- Nurminen L., Estlander S., Olin M., Lehtonen H. 2014. Feeding efficiency of planktivores under disturbance, the effect of water colour, predation threat and shoal composition. *J. Fish Biol.*, 84, 1195–1201.
- Penczak T., Głowacki Ł., Galicka W., Koszaliński H. 1998. A long-term study (1985–1995) of fish populations in the impounded Warta River, Poland. *Hydrobiologia*, 368, 157–173.
- Penczak T., Głowacki Ł., Kruk A., Galicka W. 2012. Implementation of a self-organizing map for investigation of impoundment impact on fish assemblages in a large, lowland river: Long-term study. *Ecol. Model.*, 227, 64–71.
- Petersen R.C., Cummins K.W., Ward G.M. 1989. Microbial and animal processing of detritus in a woodland stream. *Ecol. Monogr.*, 59, 21–39.
- Przybylski M. 1993. Longitudinal pattern in fish assemblages in the upper Warta River, Poland. *Arch. Hydrobiol.*, 126, 499–512.
- Quinn J.M., Hickey C.W. 1990. Magnitude of effects of substrate particle size, recent flooding, and catchment development on benthic invertebrates in 88 New Zealand rivers. *N. Z. J. Mar. Freshwat. Res.*, 24, 387–409.
- Reckendorfer W., Keckejs H., Winkler G., Schiemer F. 1999. Zooplankton abundance in the River Danube, Austria: the significance of inshore retention. *Freshwater Biol.*, 41, 583–591.
- Rzóska J. 1978. On the nature of rivers. W. Junk, Haga.
- Rybak J.I., Błędzki L.A. 2010. Słodkowodne skorupiaki planktonowe, klucz do oznaczania gatunków. Wyd. UW, ss. 367.
- Spaink P.A., Ietswaart T., Roijackers R. 1998. Plankton dynamics in a dead arm of the River Waal: A comparison with the main channel. *J. Plankton Res.*, 20, 1997–2007.
- Starmach K., Wróbel S., Pasternak K. 1978. *Hydrobiologia*. PWN, Warszawa.
- Statistica for Windows. 2011. StatSoft Polska, Kraków.
- Strahler A.N. 1957. Quantitative analysis of watershed geomorphology. *Trans. Am. Geophys. Union*, 38, 913–920.
- Tyokumbur E.T., Okorie T. 2013. Studies on the distribution and abundance of plankton in Awba stream and reservoir. *Open J. Ecol.*, 3, 273–278.
- Zapletal T., Mareš J., Jurajda P., Všeticková L. 2014. The food of roach, *Rutilus rutilus* (Actinopterygii: Cypriniformes: Cyprinidae), in a biomanipulated water supply reservoir. *Acta Ichthyol. Pisc.*, 44 (1), 15–22.
- Zhou S., Tang T., Wu N., Fu X., Cai Q. 2008. Impacts of a small dam on riverine zooplankton. *Internat. Rev. Hydrobiol.*, 93, 297–311.

Deklaracja autorów o udziale w przygotowaniu publikacji:

Wszyscy współautorzy niniejszej publikacji przyczynili się, choć w różnym stopniu do: A – przygotowania projektu badań i programu pracy, B – zbierania danych i prowadzenia badań; C – przeprowadzenia analizy statystycznej; D – interpretacji wyników; E – opracowania manuskryptu; F – wyszukiwania literatury. Sumaryczny udział poszczególnych współautorów wynosił: LJ – 30%, AM – 20%, DM – 15%, GM – 15%, LJ – 15%, SME – 5%. Pomiedzy żadnymi współautorami nie istnieje konflikt interesów. Praca nie posiada autorów nieujawnionych.