

## **Bakalářská práce**



### **Environmentální gradienty v korytovitých přehradních nádržích**

Environmental gradients in canyon-shaped reservoirs

**Jakub Stodola**

Katedra ekologie

Přírodovědecká fakulta Univerzity Karlovy v Praze

Školitel: doc. RNDr. Adam Petrusek, Ph.D.

srpen 2010

Děkuji svému školiteli doc. RNDr. Adamu Petruskovi, Ph.D. za rady, pomoc a trpělivost při zpracování této práce.

Prohlašuji, že jsem tuto práci vypracoval samostatně a uvedl jsem veškeré použité prameny a literaturu.

V Preze dne 13.8.2010

.....

## Abstrakt

Výskyt environmentálních gradientů v korytovitých přehradních nádržích je ovlivněn především velikostí nádrže a dobou zdržení vody v ní. Aby se v nádrži mohly gradienty vyskytovat, musí se jednat o dostatečně velkou a dostatečně hlubokou nádrž. V takovéto nádrži pak nalézáme vertikální a horizontální gradienty. Vertikální gradienty jsou poměrně běžné i v jezerech, naproti tomu většina horizontálních gradientů se vyskytuje především v hlubokých korytovitých nádržích. Přehradní nádrže mají několik typických horizontálních gradientů, jako je například gradient živin, kterých směrem od přítoku k hrázi ubývá. Vertikální abiotické gradienty jsou stejné jak pro nádrže, tak pro jezera. Jedná se především o gradienty světla, tepla a rozpuštěného kyslíku. Některé horizontální abiotické gradienty mohou být společné jak pro nádrže, tak jezera. Abiotické gradienty mnohdy ovlivňují i gradienty biotické. Například gradient živin ovlivňuje gradient všech organismů v nádrži. Jednotlivé druhy organismů, žijící v nádržích, preferují určité podmínky prostředí. Ty mohou být dány kombinací těchto gradientů. Preferované oblasti jednotlivých druhů perlooček se mohou značně překrývat. V těchto místech se tedy vyskytují oba rodičovské druhy. Vznikají tak hybridní zóny, kde se mohou křížit příbuzné druhy perlooček komplexu *Daphnia longispina* a jejich hybridů dokážou využít přechodných podmínek prostředí mnohdy lépe, než rodičovské linie. V současné době předpokládáme, že hlavní dva gradienty, které dokážou hybridní zóny perlooček vytvořit, jsou gradient predace a gradient potravy. Zda vznik zón mohou podpořit i jiné faktory bude předmětem dalšího zkoumání.

## Abstract

The occurrence of environmental gradients in canyon-shaped reservoirs is influenced mainly by the size of reservoir and water retention time. The reservoir must be large and deep enough for environmental gradients to occur there. In such reservoirs vertical and horizontal gradients can be found. Presence of vertical gradients in lakes is relatively common, whereas horizontal gradients abound in deep canyon reservoirs. An example is the gradient of nutrients, the quantity of which decreases in the direction from the inflow towards the dam. Vertical abiotic gradients are the same for reservoirs and lakes. These are mainly gradients of light, heat, dissolved and oxygen. Some abiotic horizontal gradients may be present in both to reservoirs and lakes. The abiotic gradients also often affect the biotic ones. For example the gradient of nutrients affects the gradient of all organisms in the reservoir. Each species living in the reservoir prefers different type of environmental conditions, which may be given by a combination of these gradients. The areas preferred by particular cladoceran species can overlap quite extensively. In the *Daphnia longispina* species complex, co-occurrence of parental species may result in interspecific hybridization, and possibly formation of hybrid zones. The hybrids can often exploit the temporary environmental conditions much better than the parental lines. Recently

it has been assumed that the main two gradients, which can create a hybrid zone, are the gradient of predation and food availability. Whether these zones may be also influenced by other factors will be a subject of further investigation.

Klíčová slova: údolní nádrže, vertikální a horizontální gradienty, abiotické a biotické gradienty, prostorová distribuce druhů, hybridní zóny

Key words: canyon-shaped reservoirs, vertical and horizontal gradients, abiotic and biotic gradients, spatial distribution of species, hybrid zones

## Obsah:

Úvod.....	6
1. Charakteristika přehradních nádrží .....	8
2. Abiotické gradienty.....	10
2.1 Vertikální gradienty.....	11
2.2 Horizontální gradienty.....	13
3. Biotické gradienty.....	15
3.1 Gradient bakterioplanktonu a heterotrofních prvoků .....	15
3.2 Gradient fytoplanktonu.....	18
3.3 Gradient zooplanktonu .....	21
3.4 Gradient ryb.....	24
4. Vliv gradientů na hybridizaci perlooček rodu <i>Daphnia</i> .....	26
Závěr.....	29
Seznam citované literatury: .....	30

## Úvod

Přehradní nádrže vznikají na Zemi již velkou řadu let. Nádrže zadržují nejenom vodu, ale i další materiál, který je obsažen ve vodě. V nádržích se pak vyskytují různé gradienty. Může se jednat jak o vertikální průběh gradientu, tedy od hladiny ke dnu, tak horizontální, od přítoku ke hrázi. V těchto směrech se mění mnoho faktorů. Je to například ubývající množství světla s narůstající hloubkou nebo vzrůstající hloubka od přítoku ke hrázi. Takovýchto gradientů je mnohem více a nejsou to jen gradienty abiotických, ale i biotických podmínek. Typickým biotickým gradientem může být i pouhým okem dobře pozorovatelné množství sinic a řas u přítoku do nádrže a jejich postupný úbytek směrem ke hrázi. To může být způsobeno ubývajícím množstvím fosforu a dusíku od přítoku ke hrázi, tedy gradientem těchto dvou klíčových živin.

Přehradní nádrže vytvářejí zcela nové prostředí pro živočichy, kteří původně obývali říční habitaty. Vytváří se nové habitaty, které jsou ovlivněny jinými gradienty, než byly v řece. Původní společenstvo bývá většinou nahrazeno novým. Nejvíce zasaženy jsou migrující druhy a druhy vázané na mělké tekoucí vody. Přehradní nádrže jsou poměrně dobrým prostředím pro studium vlivu gradientů. Ty totiž ovlivňují výskyt jednotlivých druhů, které pak preferují různé oblasti nádrže.

Ve své práci se nejdříve zabývám rozdíly mezi korytovitými přehradními nádržemi a jezery. Nádrže se zdánlivě velmi podobají jezerům, ale při bližším zkoumání zjistíme, že mají poněkud odlišné vlastnosti. Nalezneme u nich jen několik málo stejných gradientů, většina však bude charakteristická jen pro nádrže. Gradienty v jezerech jsou prozkoumány mnohem důkladněji než gradienty v nádržích. Přehradních nádrží je velké množství a ne na všech se vyskytují gradienty. Ve své práci se tedy zabývám nádržemi, které svou velikostí a hloubkou umožňují vznik environmentálních gradientů.

Environmentální gradienty v nádržích nevznikají náhodně, obvykle mají nějakou zákonitost. Typickým gradientem je množství přinášeného materiálu do nádrže, který způsobuje v přítocích zákal a postupně tohoto materiálu v nádrži ubývá a viditelnost v nádrži vzrůstá. Abiotické gradienty, jako je množství živin, mohou významně ovlivnit distribuci organismů v nádrži. Biotických gradientů je velké množství, takže každý druh podléhá svým výskytem nějakému gradientu. Je ale mnohem hůře předpověditelné, který gradient je ten hlavní, který ovlivňuje výskyt daného druhu nejpodstatněji. Jednotlivé biotické gradienty jsou nezdědka ovlivněny i abiotickými gradienty. Například výskyt jednotlivých skupin

fytoplanktonu závisí nejenom na přítomnosti živin a predátora, ale i na dostupnosti světla, které je ovlivněno gradientem zákalu.

V neposlední řadě se budu věnovat vlivu environmentálních gradientů na hybridizaci perlooček rodu *Daphnia*. Environmentální gradienty mohou vytvářet na malé ploše značné rozdíly v podmínkách prostředí, což může umožnit výskyt druhů s odlišnými požadavky na prostředí v těsné blízkosti. V důsledku podobného výskytu pak mohou spolu hybridizovat příbuzné druhy, které by se v jezerech setkávali mnohem méně, než je tomu v přehradách. To, jaké gradienty ovlivňují prostorovou distribuci perlooček, není úplně zřejmé. Mezi tyto gradienty řadíme gradient predace a gradient potravy. Další faktory, jako je kvalita potravy či parazitismus, by mohly tvořit taktéž gradienty a ovlivňovat distribuci perlooček.

Environmentální gradienty přehradních korytovitých nádrží dokážou tedy významně ovlivnit jak samotnou kvalitu vody, tak druhové složení organismů v nádržích. Umožňují nám pochopit, proč se určité druhy vyskytují jen v dané lokalitě nádrže a čím jsou limitovány.

# 1. Charakteristika přehradních nádrží

Přehradní nádrže se v Čechách, stejně jako kdekoliv jinde, budují již po velmi dlouhou dobu. Nejstarší vodní nádrž ve střední Evropě se nazývá Jordán, nachází se v Táboře, literární prameny uvádí rok vzniku 1492. Naši nejhlubší nádrží jsou Dalešice, které leží na řece Jihlavě. Maximální hloubka je 85 metrů. Zároveň mají Dalešice nejvyšší hráz, a to téměř 100 metrů. Největší objem má ale nádrž Orlik, ležící na vltavské kaskádě (Broža a kol., 2005). Primární účely nádrží jsou stále stejné, zadržovat vodu, a to buď jako pitnou nebo na zavlažování, nebo byly budovány jako chovné rybníky, později pak jako zdroj energie a v neposlední řadě pro rekreaci (Straškraba a Tundisi, 1999). Nejprve bych upřesnil, co je to přehradní nádrž. Za nádrž laická veřejnost považuje od sudů na dešťovou vodu přes návesní požární nádrže až po chovné rybníky a nakonec samotné velké nádrže. Podle definice ICOLD (International Commission on Large Dams) je za velkou nádrž považováno vodní dílo, které má hráz vysokou alespoň 15 metrů, plochu minimálně 1 km<sup>2</sup> a nezáleží na tom, kolik vody zadržuje. Nejmenší nádrže podle této definice mívají minimální objem kolem 10<sup>6</sup> m<sup>3</sup> zadržené vody (Straškraba a Tundisi, 1999). Takovýchto nádrží se v České republice nachází 141 (Pokorný, 2006). Nejčastější typ nádrží je říční, který vznikne přehrazením řeky. Nádrže proto často svým tvarem stále připomínají původní koryto řeky, samotné podmínky v nich jsou ale bližší jezerům (Straškraba, 1998).

Údolní přehradní nádrže se od jezer a ostatních nádrží poměrně významně liší. Asi největším rozdílem oproti jezerům je gradient hloubky, kdy se hloubka od přítoku ke hrázi zvětšuje (Straškraba, 1998). Největší hloubku tedy nacházíme až u samotné hráze nádrže. U jezer se největší hloubka vyskytuje spíše kolem středu jezera než u jeho odtoku (Straškraba, 1998). Odtok z jezera bývá většinou povrchový, u většiny nádrží je naopak voda odpouštěna téměř ode dna. Samotný odtok z nádrží bývá navíc často rozdílný podle denní doby. Je to způsobeno ekonomickým využitím většiny velkých nádrží k výrobě elektrické energie. Samotný tok vody v nádrži je nejčastěji jedním směrem, a to od přítoku ke hrázi. U jezer nebývá průtok vody tak velký a tak tok vody bývá zpravidla kontrolován větrem a voda v jezeře spíše cirkuluje, než že by v něm převládal jeden směr toku (Straškraba, 1998).

Většinu gradientů v nádrži vytváří, nebo alespoň ovlivňuje, přitékající řeka. Řeka přináší do nádrže zpravidla velké množství suspendovaného materiálu a rozpuštěných látek (Hejzlar a Vyhnálek, 1998). Jedná se jak o sloučeniny biogenních prvků, jako jsou sloučeniny

fosforu a dusíku, tak o nerozpuštěné částice i samotné organismy. V přítoku do nádrže proto bývá velké množství živin, ale i částic způsobujících zákal (Straškraba, 1998). V přítoku dochází k výraznému zpomalení toku, což má za následek zvýšení sedimentace v horní části nádrže a směrem ke hrázi sedimentace ubývá. Voda při zpomalení totiž ztratí unášecí schopnost a velké částice klesají z vodního sloupce ke dnu (Sloff, 1997). To významně ovlivňuje produkci fytoplanktonu, neboť je zde najednou velké množství živin a zároveň dostupnost světla, která blíže přítoku kvůli zákalu nebyla (Sobolev a kol., 2009). Tímto je podstatně ovlivněno celé společenstvo nádrže, protože distribuci fytoplanktonu zpravidla následuje zooplankton a ten ryby (Sed'a a kol., 2007).

S průtokem vody v nádrži a gradientem hloubky je spjat jiný faktor, a to doba zdržení. Doba zdržení závisí na množství přitékající vody a objemu nádrže. Čím je doba zdržení větší, tím spíše se budou moci vyvinout teplotní stratifikace nádrže. Doba zdržení je u nádrží mnohem kratší než u většiny jezer (Straškraba, 1998). Doba zdržení může ovlivňovat například množství fytoplanktonu. To zpravidla vzrůstá v nádržích až do doby zdržení kolem 100 dní. Pokud má nádrž dobu zdržení větší, dojde zde k vytvoření oblasti, kde bude fytoplanktonu nejvíce, a pak ho začne směrem k hrázi ubývat (Straškraba, 1998). Tak tomu je u nádrží, které se vyskytují mimo horské oblasti a jejichž povodí prochází alespoň z části skrz zemědělskou oblast. Nádrže, které by se vyskytovaly v horských oblastech, budou mít přítoky velmi chudé na živiny a množství unášených částic bude taktéž velmi malé. V důsledku malého přísunu živin bude gradient fytoplanktonu velmi slabý a tak může být distribuce zooplanktonu jiná, než v eutrofních nádržích (Pont a Amrani, 1990).

Doba zdržení také podstatně ovlivňuje kvalitu vody v podélném profilu. Jak jsem již uvedl výše, voda v přítoku obsahuje velké množství unášeného materiálu, který se zpomalením proudu začne klesat ke dnu. To, kolik se ho dostane z vodního sloupce do sedimentů, tedy závisí, krom velikosti částic a míchání, právě i na době zdržení. Doba zdržení ale také ovlivňuje to, kolik času mají organismy na zpracování živin. Čím delší bude doba zdržení, tím spíše bude docházet k jejich vyčerpání. Má-li tedy nádrž velkou dobu zdržení, bude se u hráze nacházet podstatně čistší voda než v přítoku. Na tomto principu funguje většina nádrží na pitnou vodu. Například vodní nádrž Švihov (běžně označovaná jako Želivka), která zásobuje vodou Prahu, má dobu zdržení až 475 dní (Hejzlar a Růžička, 2003). Co podstatně ovlivňuje množství látek přinášených do nádrže, je velikost povodí. Tím se podstatně liší jezera od přehrady. Přehrady mívají mnohem větší povodí než jezera, a to v průměru až 14 krát (Thornton a kol., 1990, podle Straškraba, 1998).

Další gradient, který doba zdržení ovlivňuje, je teplotní stratifikace nádrže. Teplotní stratifikace se vytváří v nádržích, které mají dobu zdržení alespoň deset dnů (Straškraba, 1998). Je to proto, že deset dnů představuje minimální dobu pro uklidnění vodní masy. I pokud má nádrž dobu zdržení alespoň deset dní, neznamená to, že se v ní musí stratifikace nutně vytvořit. Ta je totiž závislá na hloubce nádrže a v našich podmínkách i na roční době. Je-li nádrž příliš mělká, dokáže vítr míchat celý vodní sloupec (Straškraba a Tundisi, 1999). Ke stratifikaci našich nádrží dochází především v letních měsících. Stratifikace se tedy vytváří až po dostatečném uklidnění vodního sloupce. K tomuto uklidnění dochází v nádrži často až v takzvané jezerní části. V přítoku do nádrže, nazývaném jako říční či horní část nádrže, je totiž stále příliš silný proud. V místě, kde dojde ke zpomalení toku, dojde i k míchání vody z řeky a nádrže. Až za tímto místem, většinou označovaným jako přechodová zóna, se může tvořit teplotní stratifikace. V jezerní části se díky této stratifikaci utvoří teplotní gradient, kdy povrchová vrstva nádrže, označovaná jako epilimnion, je v letních měsících nejteplejší a teplo přes metalimnion klesá ke dnu, hypolimniu (Prchalová a kol., 2009). Na tento gradient reagují například ryby, které se nejhojněji vyskytují právě v epilimniu (Prchalová a kol., 2008), nebo perloočky jako je *Daphnia galeata* (Petrušek a kol., 2008), případně některé skupiny fytoplanktonu (Chien a kol., 2009). Nádrže, kde se tyto teplotní stratifikace již vyskytují, označujeme jako hydrologicky hluboké (Straškraba, 1998).

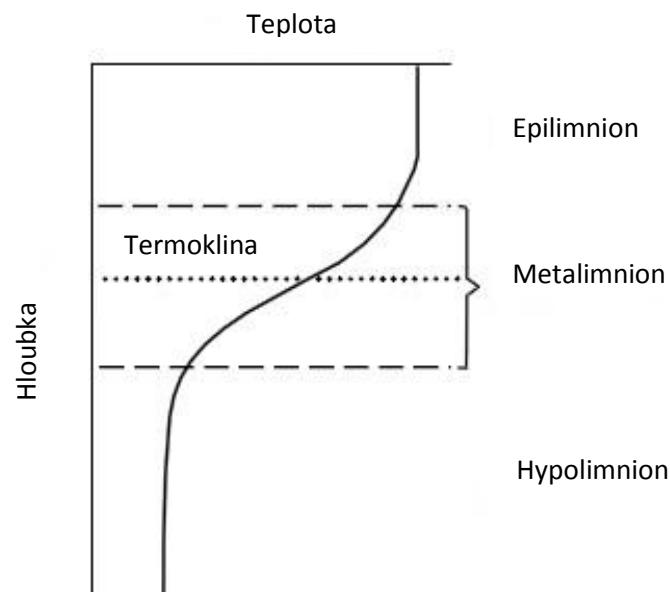
## 2. Abiotické gradienty

Abiotické gradienty se vyskytují jak v jezerech, tak nádržích. Můžeme si je pro přehlednost rozdělit na vertikální a horizontální. Vertikální abiotické gradienty jezer se od gradientů nádrží příliš neliší. Vyskytují se zde tradiční gradienty světla, teploty a množství rozpuštěného kyslíku. V čem se jezera a nádrže liší, jsou horizontální gradienty. Nádrže mají oproti jezerům typický gradient hloubky, či zákalu. Tyto horizontální gradienty dokážou efektivně rozdělit společenstvo nádrží do jednotlivých oblastí.

## 2.1 Vertikální gradienty

Vertikální abiotické gradienty jsou velmi dobře prozkoumané. Jsou to totiž gradienty, které se vyskytují jak v jezerech, tak přehradách. Nejvýznamnějšími vertikálními gradienty jsou bez pochyby gradienty teploty, světla a kyslíku. V eutrofních nádržích, které se v Čechách hojně vyskytují, bývá v období letní stratifikace nejvíce tepla, světla a kyslíku u hladiny a zpravidla směrem ke dnu jich ubývá.

Gradient teploty se vyskytuje u většiny nádrží a jezer. Záleží však na charakteru nádrže, zda se tento teplotní gradient vyskytuje v nádrži po celý rok či jen po jeho určité části. V našich podmínkách se vyskytují dimiktické nádrže, tedy nádrže, které se míchají dvakrát ročně, případně monomiktické nádrže, které se míchají v zimním období (Hejzlar a Růžička, 2003). Míchání probíhá na jaře a na podzim, a to v období, kdy dojde k dlouhodobějšímu vyrovnání teplot mezi vzduchem a vodou v nádrži. Po jarním míchání nastává období letní stratifikace, které je časově mnohem delší než zimní stratifikace. Během letní stratifikace bývá nejteplejší voda v nádrži až u hladiny a směrem ke dnu teplota klesá.



Obr. 1: Typický letní vertikální profil teplotně stratifikované nádrže. Upraveno dle Lampert a Sommer, 2007

Klesání teploty však není lineární. Horní teplá vrstva se většinou částečně míchá, a tak nacházíme v horních pár metrech velmi podobnou teplotu. Tuto vrstvu obecně nazýváme

epilimnion. Nejnižší teplotu naopak nacházíme v nejhlubší části nádrže. Tuto vrstvu nazýváme hypolimnion. Mezi těmito dvěma vrstvami se nachází poslední, třetí vrstva, kde se poměrně výrazně mění teplota. Tuto vrstvu nazýváme metalimnion. V metalimniu se nachází i takzvaná termoklina. Je to hloubka, kde dochází k největší změně teploty na jednotku hloubky (Lampert a Sommer, 2007). Gradient teploty ovlivňuje celé společenstvo. Teplota přímo ovlivňuje viskozitu vody, takže pomocí měnící se teploty dochází k ovlivnění vzplývavosti fytoplanktonu ve vodním sloupci. Teplejší vrstvy vody pak preferují některé organismy, například ryby.

Gradient světla taktéž velmi ovlivňuje biotu v nádrži (Longhi a Beisner, 2009). Asi nejcitlivěji reaguje na změnu intenzity světla fytoplankton. Nejvíce světla se v nádržích i jezerech vyskytuje u hladiny a směrem ke dnu ho ubývá. Záleží především na množství částic ve vodním sloupci. Vodní prostředí ovlivňují především dvě složky světla. Jednak je to viditelné spektrum světla, které ovlivňuje orientaci organismů a především produkci fytoplanktonu, a dále je to infračervená složka světla, která způsobuje ohřívání vody. Ve vodním prostředí pak rozlišujeme dvě zóny. V první z nich je dostatek světla a nazývá se eufotickou zónou. Druhá z nich, ve které je světla nedostatek a produkce je menší než respirace, se nazývá afotická zóna (Lampert a Sommer, 2007). Na množství světla může záviset i distribuce fytoplanktonu. Jednotlivým skupinám vyhovuje rozdílná intenzita světla, což ve velmi čistých jezerech, která zrovna nepodléhají míchání, může vést až k distribuci fytoplanktonu na základě rozdílných intenzit a druhu světla v různých hloubkách (Longhi a Beisner, 2009). Množství světla pak dále může ovlivňovat například vertikální migraci zooplanktonu v jezerech nebo vizuálně lovicí dravce. Zooplankton v jezerech se během dne vyskytuje v chladném hypolimniu, které je chudé na živiny. S poklesem intenzity světla, tedy v noci, stoupá zooplankton ke hladině, kde je dostatek potravy (Lampert, 1989). Vizuálně lovicí dravé ryby se v nádržích vyskytují většinou až v jezerní části, kde je lepší viditelnost, nežli v přítocích. Naopak menší viditelnosti v přítocích využívají malé druhy ryb, které se tak chrání před dravci, jako je například štika (Gido a kol., 2002).

Poslední významný abiotický vertikální gradient je gradient kyslíku. Kyslík potřebuje většina organismů pro jejich metabolické pochody. V Čechách se většinou vyskytují eutrofní nádrže a tomu odpovídá i jejich charakteristická distribuce kyslíku. Ta se řídí podle klinográdní křivky, kdy nejvíce kyslíku se vyskytuje u hladiny a směrem ke dnu ho ubývá (Lampert a Sommer, 2007). Do vody se dostává výměnou s atmosférickým kyslíkem na hladině a díky autotrofům. Do hloubky se pak dostává pomocí jarního a podzimního míchání,

případně s přítoky (Lampert a Sommer, 2007). Jeho ubývání směrem ke dnu může způsobovat to, že se organismy vyhýbají anoxickým vrstvám. To ale neznamená, že by se tam život nevyskytoval. Mnohé druhy se v téměř anoxickém prostředí mohou dočasně vyskytovat (Prchalová a kol., 2009).

## 2.2 Horizontální gradienty

Pro údolní přehradní nádrže jsou charakteristické zejména horizontální gradienty. Některé horizontální abiotické gradienty, především gradient mezi litorálem a pelagiálem, se v jezerech vyskytují také, ale nejsou zdaleka tak výrazné jako v nádržích. Jedním z nejtýpějších horizontálních gradientů je gradient hloubky (Straškraba, 1998). V přítoku je hloubka nejmenší a směrem ke hrázi se zvětšuje. Dalším charakteristickým znakem nádrží je přítok, který přináší velké množství materiálu, ať už živin, či jen nerozpuštěných anorganických částic. Živiny i zákal jsou dalšími významnými gradienty charakteristickými právě pro přehrady.

Gradient hloubky je v nádržích jasně patrný. V přítoku je hloubka nejmenší a u hráze naopak největší (Straškraba, 1998). Je to tím, že nádrže postavené přehrazením řeky kopírují její původní tok, který byl po gravitačním spádu. Gradient hloubky přímo ovlivňuje mnoho dalších gradientů a faktorů. S narůstající hloubkou ubývá světla v nádrži. Pokud se tedy v přítoku na dně vyskytují fototrofní organismy, brzy se může hloubka zvětšit natolik, že světla bude na dně nedostatek (Caputo a kol., 2008). S narůstající hloubkou se zvětšuje i velikost vodního sloupce a s ním klesá teplota a v eutrofních nádržích zpravidla i množství kyslíku (více v kapitole o vertikálních abiotických gradientech). V neposlední řadě gradient hloubky sledují i ryby, jejichž největší množství nalézáme v horních částech nádrže, kde je malá hloubka (Prchalová a kol., 2008).

Většina přehradních nádrží má zpravidla jeden hlavní přítok. S ním se do nádrže dostávají i živiny včetně sloučenin fosforu a dusíku. Od přítoku směrem ke hrázi pak živin ubývá a jejich úbytek tak představuje gradient (Hejzlar a Vyhnálek, 1998, Caputo a kol., 2008). Tento gradient živin nejvíce ovlivňuje bakterioplankton a fytoplankton, který má své největší hustoty v horní části nádrže (Gasol a kol., 2002, Caputo a kol., 2008). To, jaké množství živin se dostane do nádrže, záleží na tom, kudy řeka protéká před jejím

vstupem do nádrže. Protéká-li městy nebo zemědělskými oblastmi, zatížení živinami bude pravděpodobně značné. Naopak u řek, které přitékají například z hor, nebude zatížení živinami velké, takže se i samotný gradient živin nemusí v nádrži vyskytnout (Pont a Amrani, 1990).

Krom živin se do nádrží s přítokem dostává i velké množství nerozpuštěných částic, které tvoří zákal. U nádrží, které jsou hluboké natolik, že se při expozici větru nemíchá celý vodní sloupec včetně sedimentů, je nejvyšší zákal opět v přítoku (Hart, 1990). Množství unášených nerozpuštěných anorganických látek pak směrem ke hrázi ubývá. Úbytek částic je způsoben zejména sedimentací. Zákal ovlivňuje především prostupnost světla vodním prostředím. Částice, které voda unáší, způsobují pohlcení světla, a to se pak dostane do mnohem menší hloubky, než kdyby zákal nebyl (Lampert a Sommer, 2007). V extrémních případech některých afrických přehrad je zákal tak vysoký, že průhlednost vody v 70 kilometrů dlouhé nádrži je i u hráze pouhých 30 centimetrů (Hart, 1990). Takovýto zákal dokáže negativně ovlivnit většinu organismů společenstva nádrže. Jedna z mála skupin organismů, která dokáže profitovat v prostředí s vysokým zákalem a vysokým množstvím živin, jsou bakterie (Comerma a kol., 2001). Ty zřejmě zákal nijak významně nelimituje. Zákal ale nemusí být představována jen anorganickými nerozpuštěnými částicemi, ale například i fytoplanktonem. Zákal způsobený fytoplanktonem je v letních měsících v horních oblastech českých nádrží velmi častý.

Jak jsem již výše zmínil, úbytek anorganických částic, které mohou způsobovat zákal, je způsoben sedimentací. A právě sedimentace v nádržích představuje další gradient. Sedimentace je nejsilnější v přítocích a horních oblastech nádrže, v místech, kde dochází ke zpomalení toku. Zde se bude hromadit nejvíce materiálu a dále směrem ke hrázi bude sedimentace ubývat (Sloff, 1997). Množství sedimentů může rovněž významně ovlivňovat biotu v nádrži. Například se jedná o vaječné banky, respektive o dormantní stadia různých organismů, která se ukládají na dno. Pokud jsou tato dormantní stadia zanesena sedimenty, nebudou nikdy moci přirozeně pokračovat ve svém vývoji. Toto může nastat například u dormantních stadií perlooček v efipiích (Vaníčková a kol., 2010).

Mezi přítokem a hrázi se často liší i pH (Gasol a kol., 2002). To dokáže významně ovlivnit například výskyt jednotlivých skupin bakterií, které preferují rozdílné pH (Zeng a kol., 2009). Horizontální gradienty mohou tedy výrazně ovlivnit distribuci organismů

v podélné ose nádrže. Nejvýznamnějším horizontálním gradientem se ukázal být gradient živin, který dokáže přímo či nepřímo ovlivnit všechny trofické úrovně.

### 3. Biotické gradienty

Biotické gradienty jsou mnohdy závislé na abiotických. Jednotlivé druhy často kopírují svým výskytem určitý abiotický gradient. Nejčastěji tak sledují gradient živin. Nejsilnějším biotickým gradientem pak bývá gradient predace. Predátoři poměrně efektivně rozdělují jednotlivé druhy do oblastí nádrže podle jejich velikosti (u vizuálně lovicích predátorů). Klasicky se může jednat o distribuci zooplanktonu v závislosti na predaci ze strany ryb.

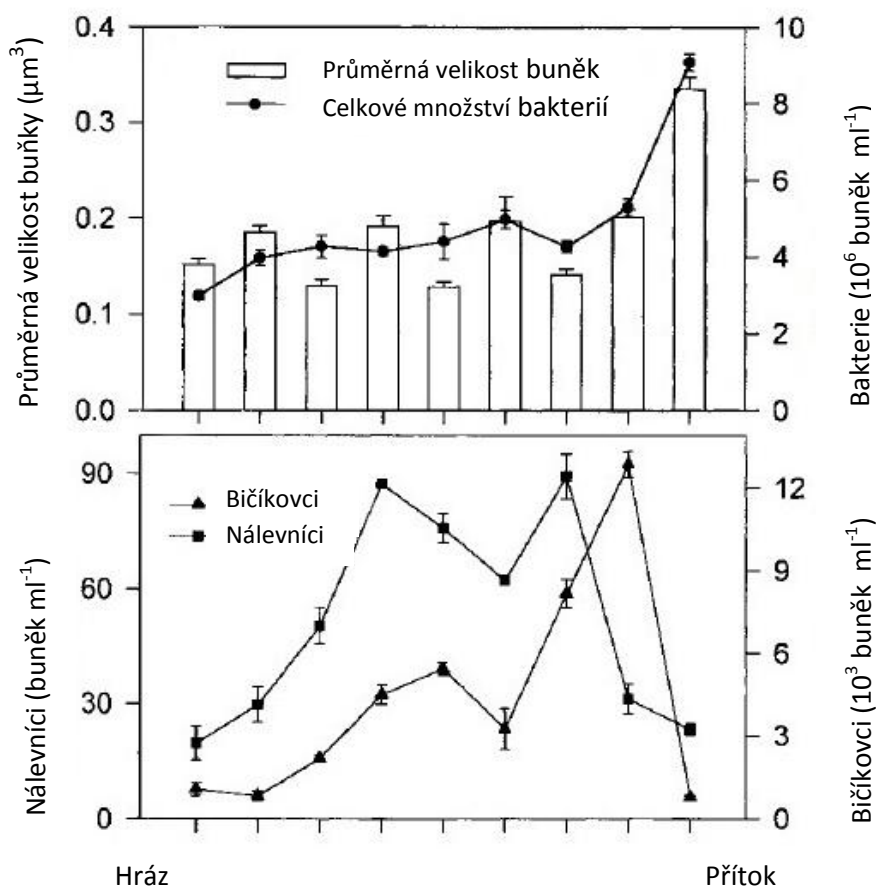
#### 3.1 Gradient bakterioplanktonu a heterotrofních prvků

Bakterioplanktonní společenstva dokážou velmi rychle růst a ke svému růstu potřebují velké množství živin. To zapříčiní, že dokážou poměrně významně ovlivnit dostupnost rozpuštěných živin ve vodě (Sanders a kol., 1992). Hlavním zdrojem těchto látek v nádržích je řeka, která především přináší množství organické hmoty, dusík a rozpuštěný reaktivní fosfor. Těchto látek bývá dostatek v přítoku do nádrže, naopak u samotné hráze jich bývá nedostatek. Tento podélný úbytek živin představuje pro bakterie podstatný gradient (Gasol a kol., 2002). Většina bakteriálních kmenů preferuje přítoky právě kvůli množství živin. Bakterie zde dokážou využít alochtonních zdrojů, mají větší průměrnou velikost buňky, rychlejší růst, větší hustotu a vyšší obsah uhlíku v buňce (Šimek a kol., 2001, Gasol a kol., 2002, Comerma a kol., 2001). Ve spojení velkého množství živin a vysoké turbidity může v přítocích dominovat heterotrofní bakteriální produkce nad primární produkcí autotrofů. V takových podmínkách má fytoplankton sice dostatek živin, ale je limitován světlem. Jeho produkce prudce vzroste až s poklesem turbidity (Mašín a kol., 2003, Comerma a kol., 2001, Hart, 1990).

To, jestli se bakteriím v přítoku daří obecně lépe než v samotné nádrži, je do značné míry ovlivněno dobou zdržení vody v nádrži. Pokud je tato doba krátká, přínos organické

hmoty řekou je dostatečný v celé nádrži. Pokud je ale doba zdržení velká, dobře dostupné alochtonní zdroje uhlíku se vyčerpají a v jezerní části začne dominovat autochtonní produkce uhlíku. Tato změna zdroje organického uhlíku může způsobit i změnu ve složení a celkovém množství bakterioplanktonu (Mašín a kol., 2003, Jezbera a kol., 2003). Od místa, kde začne být hlavním zdrojem autochtonně produkovaný organický uhlík, se zpravidla vyskytuje menší bakterioplankton s nižší růstovou rychlostí (Gasol a kol., 2002).

Jako hlavní složka živin, která dokáže ovlivňovat množství bakterioplanktonu v jezerní části nádrže, se ukázal být rozpuštěný reaktivní fosfor. Ostatní složky, jako je celkový obsah fosforu či dostupnost organického uhlíku, ovlivňují jen dílčí skupiny bakterioplanktonu, a to podstatně méně, než samotný rozpuštěný reaktivní fosfor (Šimek a kol., 2006). Nedá se ale říci, že je to dominantní faktor v celé nádrži. V říční části totiž nemá tak velký vliv na množství bakterioplanktonu dostupnost živin, ale spíše predace.



Obr. 2: Podélné složení bakterioplanktonu (a) a predátorů bakterioplanktonu (b) během letní stratifikace ve Španělské nádrži Sau. Převzato z Comerma a kol., 2001

Nálevníci a heterotrofní bičíkovci představují v nádrži, kde je dostatek živin, hlavní konzumenty bakterioplanktonu. Nejintenzivnější predaci bakterií v říční části nádrže způsobují heterotrofní bičíkovci, kteří jsou směrem ke hrázi nahrazováni nálevníky (Comerman a kol., 2001, obr. 1). Směrem ke hrázi predace slábne. Největší celkový predací tlak vytváří nálevníci, i když se může v určitých částech nádrže objevit vyšší predace ze strany heterotrofních bičíkovců. Celkový tlak na bakterioplankton je největší v říční části nádrže. V těchto místech může být až 75% produkce bakterioplanktonu spaseno prvoky. Ve středu nádrže je tlak ze strany prvoků zhruba 50% a za středem nádrže poměrně rychle klesá. Náhlý pokles intenzity predace na bakterioplanktonu může být způsoben tím, že samotní prvoci jsou vystaveni většímu predacímu tlaku, a to ze strany zooplanktonu (Comerma a kol., 2001). To, kde je predace v daný okamžik v nádrži nejintenzivnější, závisí i na ročním období. V mezotrofních nádržích s dlouhou dobou zdržení bývá v jarních měsících největší predací tlak u samotné hráze a naopak k přítoku slábne (Jezbera a kol., 2003). Dá se uvažovat, že společenstvo bakterioplanktonu je ovlivňováno zdola nedostatkem rozpustného reaktivního fosforu a shora predací, uplatňuje se tedy „top-down i bottom-up regulace“ (Gasol a kol., 2002).

Dalším významným faktorem ovlivňujícím množství bakterioplanktonu mohou být virové infekce. Virů a virových nákaz se více vyskytuje v prostředí s větším množstvím živin, tedy zpravidla i tam, kde bývá vyšší predace prvoky. Dokonce se ukazuje, že virové infekce jsou přímo ovlivněny spásáči. V prostředí, kde se spásáči vyskytovali, byla míra virové nákazy větší než v identických podmínkách bez spásáčů (Weinbauer a kol., 2003). Virové infekce mají dokonce v přítoku větší vliv na mortalitu bakterií, než samotní spásáči. Níže v přehradě, kde již není tolik organického materiálu, účinnost virů klesá (Šimek a kol., 2008, Wienbauer a kol., 2003).

Ukázalo se, že složení bakteriálního společenstva může ovlivnit doba zdržení, roční období, spásáči, složení a množství rozpuštěných látek přitékajících v říční vodě do nádrže nebo třeba viry způsobující mortalitu bakterií. Některá díla si zdánlivě protirečí. Na přehradě Sau, která leží na severu Španělska, bylo největší množství bakterioplanktonu těsně za přítokem do nádrže (Šimek a kol., 2001). Ale například na Římovské přehradě bylo rozložení bakterioplanktonu v jarních a podzimních měsících přesně opačné (Šimek a kol., 2008, Jezbera a kol., 2003). Jedním z faktorů, který mohl zřejmě výslednou distribuci ovlivnit, je rozdílné druhové složení a množství zooplanktonu.

## 3.2 Gradient fytoplanktonu

Environmentální gradienty, které ovlivňují výskyt a množství fytoplanktonu v nádržích, jsou jak horizontální, tak vertikální. Jako nejvýznamnější horizontální gradienty se ukazují dostupnosti živin, jako je dostupnost dusíku a fosforu. Gradient živin těsně souvisí s přítékající řekou do nádrže, protože ta je zdrojem těchto látek. Čím se v nádrži nacházíme blíže přítoku, tím by mělo stoupat množství živin (Desortová, 1998, Hejzlar a Vyhnálek, 1998). Toto tvrzení je obecně platné pro nádrže, které jsou eutrofní a které mají jen jeden významný přítok přinášející živiny. Jiná situace by mohla nastat například u oligotrofních nádrží, kde řeky přinášejí jen velmi malé množství živin, a tak se vyskytuje v celé nádrži podobná koncentrace živin (Pont a Amrani, 1990). Z vertikálních gradientů ovlivňujících fytoplankton je jedním z nejvýznamnějších gradient světla, jehož dostupnost může velmi výrazně ovlivnit jeho taxonomické složení (Vanni a kol., 2006, Vrede a kol., 1999, Reynolds a kol., 2002). Jako poslední významný gradient bych zmínil gradient spásání (Barone a Naselli-Flores, 2003). Množství filtrátorů v různých částech nádrže do značné míry určuje, kde se jaký taxon fytoplanktonu bude vyskytovat. Tyto gradienty ale neovlivňují jednotně celkovou biomasu fytoplanktonu, protože fytoplankton je polyfyletická skupina organismů (Zohary a kol., 2009), kde každá skupina na jednotlivé gradienty reaguje jinak. V následujících řádcích se pokusím popsat, jaké gradienty nejvíce ovlivňují významné skupiny fytoplanktonu.

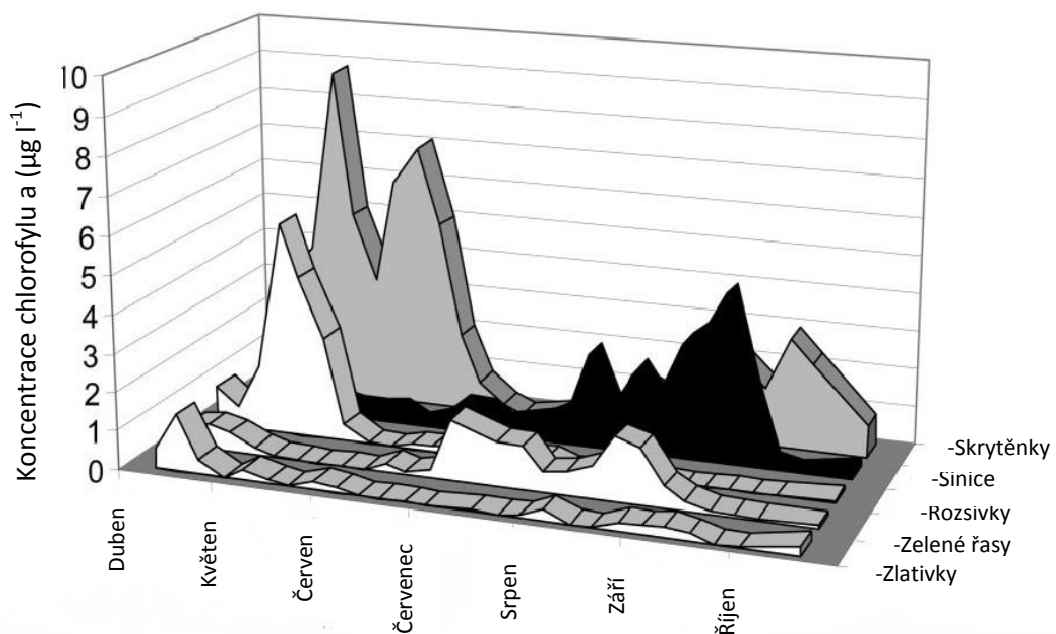
Voda v přítoku do nádrže obsahuje velké množství částic, které omezují prostupnost světla. Tyto částice od přítoku směrem ke hrázi sedimentují a tím se zvyšuje prostupnost světla. Tato změna intenzity světla v podélné ose nádrže představuje pro fytoplankton poměrně významný gradient (Caputo a kol., 2008, Sobolev a kol., 2009). Gradient turbidity významně ovlivňuje schopnost fytoplanktonu získávat sluneční energii. Je-li ve vodě obsaženo příliš částic, které pohlcují světlo, fytoplankton se s touto limitací nedokáže vypořádat a v oblasti zvýšeného zákalu se nebude vyskytovat. Jakmile zákal klesne, skokově se zvýší množství fytoplanktonu a tím koncentrace chlorofylu a. Toto skokové zvýšení produkce je způsobeno velkým množstvím živin, které se sice vyskytovaly i blíže přítoku, ale nebylo možné je díky limitaci světlem ze strany fytoplanktonu efektivně využít. V místě poklesu zákalu, kde se skokově zvýší množství fytoplanktonu, dosahují hodnoty produkce maximální výše (Sobolev a kol., 2009). Dostupnost světla ale nemusí být limitována jen

zákalem. Světla v nádržích přirozeně ubývá s narůstající hloubkou. Aby mohl fytoplankton autotrofně fixovat uhlík, musí být v hloubce s dostatečnou intenzitou světla po dostatečnou dobu. To, jaká intenzita světla a jaká doba je dostatečná, je druhově specifické (Naselli-Flores a Barone, 1998, Naselli-Flores a Barone, 2000). Jednotlivé druhy proto vytváří specifické adaptace, aby se v eufotické vrstvě udržely dostatečně dlouho. Významný vliv na fytoplankton má v této souvislosti gradient hloubky míchané vrstvy. Tento gradient dokáže ovlivnit to, zda daná skupina fytoplanktonu bude či nebude klesat ke dnu, respektive zda bude přítomna v eufotické zóně nebo ne. Na první pohled by se mohlo zdát, že jde jen o to udržet se stále v eufotické vrstvě. V této vrstvě je ale zpravidla málo živin. Větší množství živin než u samotné hladiny se vyskytuje hlouběji ve vodním sloupci, často až v afotické vrstvě. Proto se fytoplankton mnohdy snaží vyskytovat se mezi těmito dvěma vrstvami s rozdílnými zdroji nebo být na jejich rozhraní (Naselli-Flores a Barone, 1998, Naselli-Flores a Barone, 2000). Dobře adaptované na tuto situaci jsou bičíkaté organismy. Jedno z oddělení řas, které dokáže aktivně migrovat mezi těmito dvěma vrstvami právě díky bičíkům, jsou skrytěnky (Cryptophyta). Pomocí bičíků mohou skrytěnky aktivně migrovat skrz vodní sloupec, a tak se vyskytují jak v málo ozářené vrstvě s dostatkem živin, tak v hodně ozářené vrstvě chudé na živiny (Giroldo a Vieira, 1999). Velké obrněnky (Dinoflagellata) se také dokážou aktivně pohybovat. To jim umožňuje, stejně jako skrytěnkám, v případě nedostatku živin opustit horní, hojně osvětlenou vrstvu (Naselli-Flores a Barone, 2000). Kmeny, jako jsou rozsivky (Bacillariophyta) nebo kokální zelené řasy (Chlorococcales), se ale nijak aktivně nepohybují. Jejich přizpůsobení tkví maximálně v tom, že pomocí různých výběžků zpomalují proces sedimentace a tím klesání do afotické zóny (Naselli-Flores a Barone, 1998, Naselli-Flores a Barone, 2000).

Jak jsem již uvedl výše, v nádržích od přítoku ke hrázi klesá množství rozpuštěných látek, ubývá celkového fosforu a dusíku (Caputo a kol., 2008, Hejzlar a Vyhnálek, 1998, Desortová, 1998). Ubývající množství živin dokáže prokazatelně změnit druhové složení fytoplanktonu v nádrži. Nejvíce biomasy je přítomno v horní části nádrže v místech, kde již není velký zákal a směrem ke hrázi biomasy fytoplanktonu ubývá (Caputo a kol., 2008). Gradient živin ovlivňuje krom samotného množství fytoplanktonu i jeho taxonomické a morfologické složení. Změny ve složení skupin fytoplanktonu závisí především na rozdílných schopnostech získávat omezené zdroje živin v rozdílných podmínkách prostředí (Caputo a kol., 2008, Rhew a kol., 1999). Ve velkých nádržích se v závislosti na vzdálenosti od přítoku vyskytuje různá koncentrace živin, a tak můžeme pozorovat několik úrovní trofie

v jedné nádrži. S větším množstvím živin souvisí i větší produkce fytoplanktonu, obecně měřená jako množství chlorofylu a. V hypertrofních podmínkách se zpravidla vyskytují S a R strategové, v oligo a mesotrofních podmínkách C strategové (Caputo a kol, 2008).

Gradient, který ovlivňuje taxonomické složení fytoplanktonu v průběhu roku, je gradient predace. Největší ztráty působí filtrátoři v přítocích, kde se vyskytuje největší hustota fytoplanktonu. Predace je nejsilnější v jarním a letním období, kdy je hustota filtrujícího zooplanktonu největší, naopak v zimních měsících je v našich podmínkách velmi slabá (Barone a Naselli-Flores, 2003, Thys a kol., 2003). Gradient predace je poměrně dobře patrný jak na morfologických změnách fytoplanktonu, tak i na změně složení samotného společenstva (Naselli-Flores a Barone, 1998, Naselli-Flores a Barone, 2000, Thys a kol., 2003). V místech s velkou mírou predace se především v letních měsících vyskytují druhy s určitou mírou variability tvaru, které mohou tvořit kolonie, a tak jsou především pro filtrátory rodu *Daphnia* špatně zpracovatelné (Thys a kol., 2003). Takovou morfologickou změnu umí například rod *Sphaerocystis* z oddělení zelených řas (Porter, 1976). Skupiny fytoplanktonu, které jsou malé a nemají adaptace proti spásání, jsou vítanou složkou potravy filtrátorů. Vyskytují se tedy v podmínkách, kdy je predáčnická tlak malý. Jedná se zejména o



Obr. 3: Sezónní vývoj taxonomického složení základních skupin fytoplanktonu za přítomnosti filtrátorů, především rodu *Daphnia galeata*. Měření bylo prováděno v roce 2000 ve střední části mesotrofní nádrže Esch-sur-Sure v Lucembursku. Převzato z Thys a kol., 2003

oblasti kolem hráze nebo o zimní měsíce či jaro před obdobím takzvané čiré vody („clear-water phase“). Charakteristické druhy, které se v těchto měsících vyskytují, jsou rozsivky a skrytěnky (Barone a Naselli-Flores, 2003). To, že maximální výskyt skrytěnek v zimním období je důsledkem predace ze strany filtrátorů, prokazuje fakt, že v jezerech, kde jsou filtrátoři silně redukováni, tvoří skrytěnky maximální hustotu až v teplotně a světelně příznivějších letních měsících (Barone a Naselli-Flores, 2003).

Co výrazně méně ovlivňuje složení a množství fytoplanktonu, je gradient teploty. V letních měsících je nejteplejší vrstva vody nejbližší hladině a směrem ke dnu teplota klesá. Pokles teploty bývá ve stratifikovaných nádržích poměrně prudký. Samotná teplota má velmi malé přímé účinky na fytoplankton. Změnou teploty se v buňkách změní rychlost enzymatických reakcí a ty pak mohou nepřímo ovlivnit velikost samotné buňky. Nicméně se ukázalo, že teplota v tomto případě hraje podstatně menší roli, než třeba dostatek živin (Alam a kol., 2001).

Jako nejpodstatnější gradienty ovlivňující fytoplankton se tedy, jak již bylo uvedeno, ukázaly být gradient světla a gradient živin (Diehl a kol., 2002, Chen a kol., 2009). Popisované obecné zákonitosti mohou být ovlivněny různými jevy, jako jsou větší bouřky, přinášející do nádrží značné množství vody. Tato přívalová voda přináší do nádrží velké množství částic způsobujících vysoký zákal, ale i značné množství živin. Ustálené gradienty, které do té doby dominovaly v nádrži, mohou být jednoduše narušeny, případně může být celá nádrž vypláchnuta a gradienty se musí znovu vytvořit (Vanni a kol., 2006, Naselli-Flores a Barone, 2000).

### 3.3 Gradient zooplanktonu

Zooplankton se skládá z různorodých skupin organismů. Má zásadní význam pro koloběh živin v nádržích. Jako spásač fytoplanktonu mění energii získanou od autotrofů na energii dostupnou pro většinu organismů. Exkrementy zooplanktonu dokonce mohou tvořit mikroprostředí se zvýšeným obsahem živin (Lampert a Sommer, 2007). Jako nejvýkonnější zooplanktonní filtrátor v přehradách mírného pásma se ukazuje rod *Daphnia*. Mnoho prací popisuje svá pozorování právě na perloočkách. Perloočky se totiž vyskytují téměř ve všech typech vod, od čistých horských tůní, přes hypertrofní nádrže až po dočasné tůně typu

litotelmy. Navíc se jedná o organismy, které jsou malé, mají krátký životní cyklus, v jejich životním cyklu se vyskytuje partenogenetické množení a tak se poměrně snadno chovají i v laboratorních podmínkách (Lampert, 2006). Rod *Daphnia* je navíc často nejhojnějším planktonním herbivorem ve sladkovodních nádržích (Macháček a Sed'a, 2006, Pont a Amrani, 1990). Na zooplankton působí mnoho gradientů, které dokážou podstatně ovlivnit jeho rozmístění v nádrži. Mezi nejvýznamnější gradienty bych zařadil horizontální gradient potravy a predace.

Primární horizontální gradient v nádrži, který ovlivňuje celé společenstvo, je gradient živin, respektive související gradient přítoku. Zooplankton totiž sleduje gradient fytoplanktonu, kterého je právě nejvíce v horní části nádrže, kam přináší přítok živiny. V horní části nádrže se proto vyskytuje větší množství zooplanktonu, perloočky zde mají větší vaječné snůšky, větší produkci nových jedinců, kratší dobu dospívání. Samotní jedinci bývají ale menší, to je ale v důsledku predace. Naopak u hráze je tomu přesně naopak. V důsledku malého množství potravy zde vývoj nových jedinců trvá déle a je zde celkově méně zooplanktonu než v horních částech nádrže (Urabe, 1990). Takovéto rozmístění zooplanktonu se zpravidla vyskytuje v eutrofních nádržích. Pokud se bude jednat o oligotrofní nádrž, kde řeka nebude přinášet významnější množství živin, tak maximální hustota zooplanktonu bude až níže v přehradě (Pont a Amrani, 1990). V pokusech se ukázalo, že malé druhy rodu *Daphnia* by v mnohem chudších podmínkách na potravu, jako jsou u hráze, dlouhodobě ve stejném množství nepřežily (Gliwicz, 1990). Obecně můžeme říci, že hraniční koncentrace potravy potřebné k růstu a rozmnožování vztažené na jednotku biomasy je nižší pro velké organismy, než pro malé. Toto tvrzení platí hlavně pro stabilní podmínky v nádržích (Macháček a Sed'a, 2006, Gliwicz, 1990). Vyskytují-li se velké druhy perlooček ve vodním prostředí, dokážou poměrně výrazně limitovat ostatní organismy a stávají se dominantními v nádrži (Gliwicz, 2001). Jednotlivé druhy perlooček preferují různá množství potravy a tak se vyskytují v rozdílných oblastech v podélné ose nádrže. Každý druh má totiž jinou maximální filtrační rychlost. Některé druhy dosáhnou své maximální filtrační rychlosti dříve než jiné, a tak se mohou vyskytovat v nádrži v místech s menším množstvím potravy (Nandinin a Sarma, 2003). Toto může být jedna z příčin heterogenity rozmístění druhů perlooček v podélné ose nádrže.

Na velikost samotných jedinců v různých částech nádrže má vliv i jiný horizontální gradient, a to gradient predace. Planktonožravé ryby se vyskytují nejčastěji v mělčích

oblastech nádrže, především v přítoku (Prchalová a kol., 2009). V přítoku pak působí značný predanční tlak na zooplankton. Tento tlak je ještě selekčně zaměřen na velké druhy, jako jsou některé druhy rodu *Daphnia*. Ty jsou v tomto prostředí selekčně spásány, takže se v horní části nádrže s vysokou predací vyskytují v menších množstvích (Urabe, 1990). To naopak vyhovuje jiným, menším druhům zooplanktonu, například perloočkám rodu *Bosmina*, který se vyskytuje taktéž v přítocích, ale je spásán podstatně méně. Z žaludku planktonožravých ryb vyskytujících se v přítoku bylo zjištěno, že 90% potravy představovali zástupci rodu *Daphnia* a samotný rod *Bosmina* představoval jen 6% potravy (Urabe, 1990). Od přítoku směrem ke hrázi těchto ryb ubývá a predanční tlak se snižuje (Prchalová a kol., 2009). Proto můžeme někdy již ve střední části nádrže, ale téměř vždy v oblasti u hráze, najít velké druhy, které se v horní části nádrže nevyskytují (Pont a Amrani, 1990). Tento výskyt je podmíněn i časově, a to v závislosti s vývojem plůdku ryb. V zimním a jarním období je predanční tlak v horních částech nádrže slabý. S končícím jarem sílí a nejsilnější je během letních měsíců. Na začátku jara tedy můžeme nalézt v horních částech nádrže i poměrně velké druhy (Pont a Amrani, 1990). Zajímavé zjištění je, že nejsilnější predanční tlak ze strany planktonožravých ryb se vyskytuje stále v horní části nádrže, a to i v případě, že tam není maximum zooplanktonu. V oligotrofní až mesotrofní nádrži se maximum zooplanktonu nevyskytuje v horní části nádrže, ale až dále v přehradě. Přesto byl největší predanční tlak ze strany ryb v přítocích (Pont a Amrani, 1990). Gradient predace dokáže tedy velmi účinně ovlivňovat velikost zooplanktonu v horizontálním profilu nádrže.

Další gradient, který ovlivňuje prostorovou distribuci zooplanktonu je turbidita. Turbidita způsobená anorganickými částicemi ovlivňuje jak fytoplankton, tak zooplankton (Sed'a a Devetter, 2000). V místě, kde je vysoký zákal, se v důsledku limitace světlem vyskytuje fytoplankton jen velmi omezeně. Zooplankton proto v prostředí nemá dostatek potravy. Navíc jsou mnohé druhy zooplanktonu, především filtrátoři jako jsou perloočky, velmi citlivé ke zvýšenému zákalu (Hart, 1990, Sed'a a Devetter, 2000). Je to pravděpodobně kvůli účinnému filtračnímu aparátu, který zákal neúměrně zatěžuje zanášením. Druhy s filtračním aparátem na jiném principu, jako jsou například vířníci, se mohou vyskytovat i v prostředí s vyšším zákalu (Sed'a a Devetter, 2000). Proto můžeme vířníky v takovýchto nádržích nalézt v přítoku jako dominantní a až po opadnutí zákalu mohou být nahrazeni účinnějšími filtrátory (Hart, 1990).

Nejenom predace může mít vliv na populační dynamiku zooplanktonu, ale i parazitace. Množství nakažených hostitelů může v nádrži značně kolísat a tak by parazitismus mohl představovat významný gradient pro zooplankton. Tento gradient byl pozorován na perloočkách rodu *Daphnia* jak v horizontálním, tak vertikálním směru (Wolinska, nepublikovaný rukopis). Zda dokáže ovlivnit distribuci zooplanktonu, není zcela zřejmé. Mezi nejčastější parazity perlooček bych zařadil prvoky a oomycety (Wolinska, nepublikovaný rukopis, Duffy a Hall, 2008). Ve studii Wolinské (nepublikovaný rukopis) nevytvářeli paraziti napadající perloočky žádný společný gradient. Oomycety byly nejméně hojné v horní části nádrže s vysokou turbiditou. S ubývajícím zákalem a snižujícím se množstvím chlorofylu a, přibývalo oomycetů, což v nádržích zpravidla představuje směr od přítoku k hrázi. V oblasti hráze, kde jich bylo nejvíce, tvořily ještě vertikální gradient. Nejméně jich bylo v epilimniu a směrem k hypolimniu jich přibývalo. Jedním z možných vysvětlení je, že napadené perloočky podléhají zbarvení a tak se stanou pro vizuálně lovící dravce snadnou kořistí. Proto bychom největší množství oomycetů nacházeli právě v hypolimniu u hráze, jelikož je zde nejmenší predace ze strany ryb. Další možností je, že napadené perloočky mají menší pohybovou aktivitu a do větších hloubek tak klesají pasivně (ústní sdělení, Petrussek). Naopak prvek rodu *Cauleria* tvoří přesně obrácený gradient své populační hustoty. Nejvíce se ho vyskytuje v prostředí, kde je velké množství zooplanktonu, tedy s přibývajícím hustotou hostitele narůstala i hustota parazita. Nejhojnější byl v přítocích, kde bylo nejvíce zooplanktonu a dále v nádrži ho ubývalo. Navíc u něj byla pozorována výrazná epidemičnost. Když došlo během pozorování na podzim k ochlazení vody, výrazně vzrostla jeho hustota v nádrži (Wolinska, nepublikovaný rukopis). Přes všechna tato zjištění se zdá, že parazité perlooček v této studii nevytvářeli tak silný gradient, aby to ovlivnilo jejich distribuci.

### 3.4 Gradient ryb

Ze všech organismů spadajících do nektonu se zde omezím jen na ryby, které představují jedinou významnou složku nektonu v nádržích. Výskyt ryb v přehradních nádržích údolního typu není náhodný (Prchalová a kol., 2008, Prchalová a kol., 2009, Vašek a kol., 2004). Ryby se sice vyskytují na všech místech v nádrži, ale nejedná se o heterogenní rozmístění (Prchalová a kol., 2009, Gido a kol., 2002). Většina ryb preferuje nějakou oblast či hloubku nádrže. Rozmístění jednotlivých druhů, případně ještě rozdělených podle stáří

jedince, je ovlivněno zpravidla několika faktory. Z biotických faktorů, které nejvíce ovlivňují rozmístění ryb, bych jmenoval dostupnost potravy, kompetici a predaci (Prchalová a kol., 2009). Abiotické faktory, které by mohly, či které ovlivňují ryby, jsou teplota, množství rozpuštěného kyslíku, distribuce třecích habitatů a úkrytů, či průhlednost (Prchalová a kol., 2009, Gido a kol., 2002).

Gradient biomasy ryb je ovlivněn především dvěma faktory, a to vzdáleností místa od přítoku a hloubkou (Vašek a kol., 2004, Prchalová a kol., 2009). Největší množství druhů a největší hustota ryb se vyskytovala v oblasti přítoku, nicméně nebývá to až v samotném ústí řeky do nádrže (Vašek a kol., 2006, Prchalová a kol., 2009, Gido a kol., 2002). Důvod, proč se ryby vyskytují především v říční části, není úplně jednoznačný. Předpokládá se, že ryby sledují maximální množství potravy, tedy především filtrujícího zooplanktonu (Prchalová a kol., 2008, Vašek a kol., 2004). Ne vždy je ale v přítoku největší hustota zooplanktonu. To může nastat například v horských oligotrofních nádržích, kam přítoky přináší jen velmi málo živin. Během pozorování na přehradě Sainte-Croix v jižní Francii byla největší hustota zooplanktonu až níže v nádrži, přesto se největší množství ryb vyskytovalo v přítoku (Pont a Amrani, 1990). Toto zjištění by naopak upřednostňovalo druhou hypotézu, která předpokládá, že ryby původně říčního původu, jako je například ouklej či plotice, se budou v nádrži vyskytovat v podobných podmínkách, jako panovaly v řece, tedy že se budou vyskytovat právě v přítoku (Vašek a kol., 2004, Gido a kol., 2002). V našich nádržích v jarních až letních měsících navíc do přítoku migrují některé druhy se vytříit. Jedná se především o bolena, oukleje a tlouště. Tyto migrující druhy mohou představovat až 10% biomasy ryb v nádrži (Hladík a Kubečka, 2003). Ostatní druhy, jako je například cejn, okoun či plotice, se v přítoku mohou taktéž třit, není to ale podmínkou. Naopak druhy, jako je kapr, candát nebo sumec, se třou zásadně až v jezerní části nádrže a v přítoku se téměř nevyskytují.

Druhý faktor, který ovlivňuje tentokrát vertikální gradient biomasy ryb, představuje hloubka (Prchalová a kol., 2009). Hloubka sama o sobě zřejmě není faktorem, jen ovlivňuje teplotní a kyslíkovou stratifikaci, na kterou reagují ryby (Krause a kol., 1998). Některé druhy ryb preferují nejteplejší vrstvu nádrže. Jedná se především o kaprovité ryby. Naopak okounovité ryby, jako je například ježdík, se vyskytují až v hloubce kolem termokliny (Prchalová a kol., 2009). Pod touto vrstvou se zpravidla vyskytuje jen malé množství ryb. Kaprovité ryby se vyskytují především v epilimniu, do hloubky kolem tří metrů (Prchalová a kol., 2008). Podle pokusů Krause a kol. (1998), které prováděl na ploticích, je preference teplejšího prostředí nad chladnějším zřejmě proto, že metabolismus ryb je rychlejší v teplé

vodě, tudíž v teplé vodě dosahují ryby větších přírůstků nežli ve studené. Pokud se ve studené vodě vyskytuje mnohem více potravy než v teplé vodě, řeší to ryby následovně. Převážnou část doby, kdy nevyhledávají potravu, tráví v teplé vodě. Do chladnějších vrstev sestoupí jen na omezený čas, a to po dobu hledání a konzumace potravy (Krause a kol., 1998). Podobný jev se ukazuje i u celkového množství rozpuštěného kyslíku ve vodě. Ryby se zdržují ve vrstvách s větším množstvím kyslíku. Nicméně pokud se kořist vyskytuje třeba i v takřka anoxické vrstvě, jsou schopny do této vrstvy na krátkou dobu sestoupit (Rahel a Nutzman, 1994). Další zajímavostí, kterou způsobuje narůstající hloubka, je změna průměrné velikosti ryb. V horních vrstvách nádrže se vyskytují především malé ryby. S přibývajícím hloubkou se naopak zvětšuje průměrná tělesná hmotnost ryb (Prchalová a kol., 2009). S narůstající hloubkou tedy ubývá celkové biomasy ryb, druhů ryb a nepatrně stoupá hmotnost jednotlivých jedinců ryb. Hmotnost ryb mohla být ale ovlivněna několika málo extrémními úlovky během pozorování (Prchalová a kol., 2009).

Co dále zřejmě ovlivňuje distribuci ryb v nádrži, je kompetice. Druhy ryb, které byly nalezeny v krytých zátočinách v jezerní části nádrže, mohou být omezovány úspěšnějším konkurenčním druhem a do těchto míst jsou zahrnány z exponovaných stanovišť v jezerní části (Gido a kol., 2002). Toto bylo opakovaně pozorováno na přehradě Texoma v USA. V krytých zátočinách a mělkých zarostlých vodách můžeme dále nalézt většinu larválních a juvenilních ryb. Těch od litorálu směrem k pelagiálu významně ubývá. Dospělci se vyskytují jak v litorálu, tak pelagiálu (Brosse a kol., 2007). Výskyt ryb ovlivňuje ještě mnoho dalších faktorů, nicméně jednotlivé druhy na ně reagují různě a nelze již nalézt společný trend. Takovýmto gradientem může být například klesající průhlednost vody směrem k přítoku, kterou způsobí zákal z přítékající řeky. V přítoku se pak vyskytují malé druhy, jako je okounek (sunfish). Ty využívají nízké viditelnosti jako úkrytu před vizuálně lovicími dravci. Ti se naopak budou vyskytovat mnohem blíže hrázi, kde již bude lepší viditelnost. Typicky se může jednat o štika, v amerických nádržích pak o mořčáka pruhovaného (striped bass), (Gido a kol., 2002).

#### 4. Vliv gradientů na hybridizaci perlooček rodu *Daphnia*

Přehradní nádrže se mohou zdát jako homogenní prostředí, nicméně jsou rozděleny mnoha environmentálními gradienty, které tvoří značně heterogenní prostředí pro planktonní

druhy. Mezi nejvýznamnější gradienty patří bezpochyby gradient potravy a gradient predace (Petrušek a kol., 2008). Hybridizace je definována jako mezidruhové křížení jedinců ze dvou populací nebo skupin populací, které jsou rozeznatelné na základě jednoho nebo více dědičných znaků (Harrison 1990, podle Howard a kol., 1993).

Jednotlivé druhy perlooček se v nádržích nevyskytují náhodně. Každý druh preferuje určité podmínky, které jsou dány gradienty (množství potravy, predace), (Gliwicz, 1990, Sed'a a kol., 2007). V takovýchto podmínkách jsou některé rodičovské druhy zvýhodněny nad jinými. Tam, kde se překrývají výskyty dvou rodičovských druhů, vzniká oblast, kde může docházet k hybridizaci. Hybridi pak představují křížence mezi těmito rodičovskými druhy. Hybridní zóna je tedy místem, kde se různé populace vyskytují současně, a to díky faktorům vnějšího prostředí, a zároveň tam dochází ke křížení dvou rodičovských druhů (Howard, 1986). *Daphnia cuculata* se vyskytuje především v horních částech nádrží, kde je velké množství potravy a zároveň velká predace ze strany ryb. Naopak *D. longispina* se vyskytuje přesně na opačném konci nádrže s opačnými podmínkami. Mezi těmito druhy se většinou vyskytuje *D. galeata*, která nejčastěji obývá střední část nádrže (Sed'a a kol., 2007). Hybridi těchto druhů většinou preferují přechodné podmínky mezi rodičovskými druhy (Sed'a a kol., 2007) a mají vlastnosti obou rodičovských druhů (Spaak a Hoekstra, 1995). Při pozorování perlooček na holandském eutrofním jezeře Tjeukemeer se ukázalo, že hybridi mezi *D. galeata* a *D. cuculata* produkovali potomstvo stejně rychle, jako rodičovský druh *D. galeata*, přitom ale byli malí jako *D. cuculata*. V jezeře, kde byly přítomny planktonožravé ryby, byli hybridi úspěšnější, než rodičovské druhy. Vizuálně lovicí ryby preferovaly větší kořist, tedy jedince *D. galeata*. *D. cuculata* měla pomalejší reprodukční cyklus a tak hybridi těchto dvou druhů byli dočasně úspěšnější než obě rodičovské linie (Spaak a Hoekstra, 1995). V korytovitých nádržích se hybridi mohou vyskytovat mimo prostředí rodičovských druhů. Pravděpodobně mají, stejně jako perloočky v jezerech, v určité oblasti nádrže nebo v určitém čase dočasnou výhodu nad rodičovskými druhy. Na Vranovské nádrži byly v roce 2004 nalezeny dvě hybridní skupiny, které se vyskytovaly v přechodných podmínkách mezi populacemi rodičovských linií (Petrušek a kol., 2008). To by mohlo znamenat, že se v těchto měnicích se podmínkách daří více hybridům, než rodičovským liniím.

Environmentální gradienty v korytovitých přehradních nádržích spolu s nenáhodnou distribucí rodičovských druhů perlooček a částečně se překrývajícími areály výskytu představují vhodné podmínky pro vznik hybridních zón (Petrušek a kol., 2008). Tyto zóny se pravděpodobně mění jak v čase, tak prostoru a tak by mohly být mnohem méně stabilní než

terestrické hybridní zóny. Během roku se podmínky v nádržích navíc výrazně mění. Dojde-li ke zhoršení podmínek, začnou samičky perlooček produkovat samečky a následně oplozená trvalá vajíčka (efípia u perlooček). Pomocí nich může docházet ke znovuosídlení prostředí. Ukázalo se, že efípia uložená na dně druhově odpovídala perloočkám ve vodním sloupci. Efípia se v nádrži ale nevyskytují stejnoměrně. Největší množství efípií bylo nalezeno u hráze, navíc množství efípií pocházejících od hybridů bylo mnohem menší, než od rodičovských linií. Složení efípiální vaječné banky tak zřejmě může být podstatným faktorem pro udržení taxonomické heterogenity perlooček v nádrži (Vaničková a kol., 2010).

## Závěr

V této práci jsem se pokusil shrnout dosavadní poznatky o gradientech v nádržích a jejich případné vlivy na hybridizaci perlooček rodu *Daphnia*. Environmentální gradienty se vyskytují ve všech dostatečně velkých nádržích s dostatečnou dobou zdržení. Některé gradienty měly stejný výskyt jak v jezerech, tak nádržích. Jednalo se především o abiotické vertikální gradienty, jako gradient teploty, světla, rozpuštěného kyslíku a pH. Ostatní gradienty, kterými jsem se zde zabýval, se většinou vztahují jen k nádržím nebo se v jezerech vyskytují jen v omezené míře. Většina gradientů ovlivňovala jen malou část organismů a nedá se říci, že jeden určitý gradient dokáže ovlivnit celé společenstvo nádrže.

Environmentální gradienty mají v nádržích různé průběhy. Nemají jednotný směr ani působení. Vytváří tedy značně heterogenní prostředí, které umožňuje jednotlivým druhům obývat specifické oblasti nádrže. Preference perlooček k určitým oblastem v nádrži může způsobovat vznik hybridních zón. V těchto zónách dochází ke křížení dvou či více druhů a vzniku hybridů, kteří mohou být dočasně dokonce úspěšnější, než rodičovské linie.

Hybridní zóny jsou v důsledku stále měnících se podmínek značně nestálé. Mezi gradienty, které umožňují jejich vznik, rozhodně patří gradient predace a gradient potravy. Naopak se zdá, že parazitace nevytváří dostatečně silný gradient, aby mohla vytvořit takovéto prostředí. To, jaké gradienty a jak často dochází ke vzniku těchto hybridních zón a případnému vlivu hybridů na rodičovské linie, bude předmětem mého dalšího studia. V současné době probíhá časté detailní vzorkování nádrží, které by nám mělo ukázat, jak jednotlivé gradienty probíhají v čase a zda na ně reagují perloočky.

## Seznam citované literatury:

- Alam, M. G. M., Jahan, N., Thalib, L., Wei, B. a Maekawa, T. (2001): Effects of environmental factors on the seasonal change of phytoplankton populations in a closed freshwater pond. *Environment International* 27, 363-371
- Barone, R. a Naselli-Flores, L. (2003): Distribution and seasonal dynamics of Cryptomonads in Sicilian water bodies. *Hydrobiologia* 502, 325-329
- Brosse, S., Grossman, G. D. a Lek, S. (2007): Fish assemblage patterns in the littoral zone of a European reservoir. *Freshwater Biology* 52, 448-458
- Broža, V., Satrapa, L., Sakař, K., Bláha, J., Báča, V., Vít, P., Maníček, J., Bíza, P., Jílek, M., Vinklát, P. D. (2005): Přehrady Čech, Moravy a Slezska. *Knihy* 555
- Caputo, L., Naselli-Flores, L., Ordonez, J. a Armengol, J. (2008): Phytoplankton distribution along trophic gradients within and among reservoirs in Catalonia (Spain). *Freshwater Biology* 53, 2543-2556
- Comerma, M., Garcia, J. C., Armengol, J., Romero, M. a Šimek, K. (2001): Planktonic food web structure along the Sau Reservoir (Spain) in summer 1997. *International Review of Hydrobiology* 86, 195-209
- Desortová, B. (1998): Spatial distribution of phytoplankton in the Želivka reservoir. *International Review of Hydrobiology* 83, 135-138
- Diehl, S., Berger, S., Ptacnik, R. a Wild, A. (2002): Phytoplankton, light, and nutrients in a gradient of mixing depths: Field experiments. *Ecology* 83, 399-411
- Duffy, M. A., Hall, S. R. (2008): Selective predation and rapid evolution can jointly dampen effects of virulent parasites on Daphnia Populations. *American Naturalist* 171, 499-510
- Gasol, J. M., Comerma, M., Garcia, J. C., Armengol, J., Casamayor, E. O., Kojecka, P. a Šimek, K. (2002): A transplant experiment to identify the factors controlling bacterial abundance, activity, production, and community composition in a eutrophic canyon-shaped reservoir. *Limnology and Oceanography* 47, 62-77
- Gido, K. B., Hargrave, C. W., Matthews, W. J., Schnell, G. D., Pogue, D. W. a Sewell, G. W. (2002): Structure of littoral-zone fish communities in relation to habitat, physical, and chemical gradients in a southern reservoir. *Environmental Biology of Fishes* 63, 253-263
- Giroldo, D. a Vieira, A. A. H. (1999): Assimilation and release of C-14 in a tropical strain of Cryptomonas obovata (Cryptophyceae) exposed to several irradiances. *Journal of Plankton Research* 21, 1911-1921
- Gliwicz, Z. M. (1990): Food thresholds and body size in cladocerans. *Nature* 343, 638-640
- Gliwicz, Z. M. (2001): Species-specific population-density thresholds in cladocerans? *Hydrobiologia* 442, 291-300
- \*Harrison, R. G. (1990): Hybrid zones: windows on evolutionary process. *Oxford Survey of Evolutionary Biology* 7, 69-128.
- Hart, R. C. (1990): Zooplankton distribution in relation to turbidity and related environmental gradients in a large subtropical reservoir - patterns and implications. *Freshwater Biology* 24, 241-263
- Hejzlar, J. a Růžička, M. (2003): Environmental characteristics of reservoir systems in the czech republic. *European research office of the U.S.Army*
- Hejzlar, J. a Vyhnaněk, V. (1998): Longitudinal heterogeneity of phosphorus and phytoplankton concentrations in deep-valley reservoirs. *International Review of Hydrobiology* 83, 139-146
- Hladík, M. a Kubečka, J. (2003): Fish migration between a temperate reservoir and its main tributary. *Hydrobiologia* 504, 251-266
- Howard, D.J. (1986): A Zone of Overlap and Hybridization Between Two Ground Cricket Species. *Evolution* 40, 34-43

- Chen, X. C., Wang, X. D., Wu, D. Y., He, S. B., Kong, H. N. a Kawabata, Z. (2009): Seasonal variation of mixing depth and its influence on phytoplankton dynamics in the Zeya reservoir, China. *Limnology* 10, 159-165
- Chien, Y. C., Wu, S. C. a Wu, J. T. (2009): Identification of physical parameters controlling the dominance of algal species in a subtropical reservoir. *Water Science and Technology* 60, 1779-1786
- Jezbera, J., Nedoma, J. a Šimek, K. (2003): Longitudinal changes in protistan bacterivory and bacterial production in two canyon-shaped reservoirs of different trophic status. *Hydrobiologia* 504, 115-130
- Krause, J., Staaks, G. a Mehner, T. (1998): Habitat choice in shoals of roach as a function of water temperature and feeding rate. *Journal of Fish Biology* 53, 377-386
- Lampert, W. (1989): The adaptive significance of diel vertical migration of zooplankton. *Functional Ecology* 3, 21-27
- Lampert, W. (2006): Daphnia: Model herbivore, predator and prey. *Polish Journal of Ecology* 54, 607-620
- Lampert, W. a Sommer, U. (2007): Limnoecology: The ecology of lakes and streams. 2nd ed. *Oxford University Press*.
- Longhi, M. L. a Beisner, B. E. (2009): Environmental factors controlling the vertical distribution of phytoplankton in lakes. *Journal of Plankton Research* 31, 1195-1207
- Macháček, J. a Sed'a, J. (2006): Life history response of *Daphnia galeata* to heterogeneous conditions within a reservoir as determined in a cross-designed laboratory experiment. *Aquatic Ecology* 41, 55-66
- Mašín, M., Jezbera, J., Nedoma, J., Straškrabová, V., Hejzlar, J. a Šimek, K. (2003): Changes in bacterial community composition and microbial activities along the longitudinal axis of two canyon-shaped reservoirs with different inflow loading. *Hydrobiologia* 504, 99-113
- Nandini, S. a Sarma, S. S. S. (2003): Population growth of some genera of cladocerans (Cladocera) in relation to algal food (*Chlorella vulgaris*) levels. *Hydrobiologia* 491, 211-219
- Naselli-Flores, L. a Barone, R. (1998): Phytoplankton dynamics in two reservoirs with different trophic state (Lake Rosamarina and Lake Arancio, Sicily, Italy). *Hydrobiologia* 369/370, 163-178
- Naselli-Flores, L. a Barone, R. (2000): Phytoplankton dynamics and structure: a comparative analysis in natural and man-made water bodies of different trophic state. *Hydrobiologia* 438, 65-74
- Petrusek, A., Sed'a, J., Macháček, J., Ruthová, S. a Smilauer, P. (2008): *Daphnia* hybridization along ecological gradients in pelagic environments: the potential for the presence of hybrid zones in plankton. *Philosophical Transactions of the Royal Society B-Biological Sciences* 363, 2931-2941
- Pokorný, D., Pešek, V. a Medunová, A. (2006): Voda v ČR do kapsy. *Litera Brno*
- Pont, D. a Amrani, J. (1990): The effects of selective fish predation on the horizontal distribution of pelagic cladocera in a southern french reservoir. *Hydrobiologia* 207, 259-267
- Porter, K. G. (1976): Enhancement of algal growth and productivity by grazing zooplankton. *Science* 192, 1332-1334
- Prchalová, M., Kubečka, J., Vašek, M., Peterka, J., Sed'a, J., Jůza, T., Říha, M., Jarolím, O., Tušer, M., Kratochvíl, M., Čech, M., Draštík, V., Frouzová, J. a Hohausová, E. (2008): Distribution patterns of fishes in a canyon-shaped reservoir. *Journal of Fish Biology* 73, 54-78
- Prchalová, M., Kubečka, J., Čech, M., Frouzová, J., Draštík, V., Hohausová, E., Jůza, T., Kratochvíl, M., Matěna, J., Peterka, J., Říha, M., Tušer, M. a Vašek, M. (2009): The effect of depth, distance from dam and habitat on spatial distribution of fish in an artificial reservoir. *Ecology of Freshwater Fish* 18, 247-260
- Rahel, F. J. a Nutzman, J. W. (1994): Foraging in a lethal environment - fish predation in hypoxic waters of a stratified lake. *Ecology* 75, 1246-1253

- Reynolds, C. S., Huszar, V., Kruk, C., Naselli-Flores, L. a Melo, S. (2002): Towards a functional classification of the freshwater phytoplankton. *Journal of Plankton Research* 24, 417-428
- Rhew, K., Baca, R. M., Ochs, C. A. a Threlkeld, S. T. (1999): Interaction effects of fish, nutrients, mixing and sediments on autotrophic picoplankton and algal composition. *Freshwater Biology* 42, 99-109
- Sanders, R. W., Caron, D. A. a Berninger, U. G. (1992): relationships between bacteria and heterotrophic nanoplankton in marine and fresh waters - an inter-ecosystem comparison. *Marine Ecology-Progress Series* 86, 1-14
- Sed'a, J. a Devetter, M. (2000): Zooplankton community structure along a trophic gradient in a canyon-shaped dam reservoir. *Journal of Plankton Research* 22, 1829-1840
- Sed'a, J., Petrussek, A., Macháček, J. a Smilauer, P. (2007a): Spatial distribution of the *Daphnia longispina* species complex and other planktonic crustaceans in the heterogeneous environment of canyon-shaped reservoirs. *Journal of Plankton Research* 29, 619-628
- Sloff, C.J (1997): Modelling reservoir sedimentation processes for sediment management studies. Proc. conf. "Hydropower into the next century", *Aqua Media Int*
- Sobolev, D., Moore, K. a Morris, A. L. (2009): Nutrients and Light Limitation of Phytoplankton Biomass in a Turbid Southeastern Reservoir: Implications for Water Quality. *Southeastern Naturalist* 8, 255-266
- Spaak, P. a Hoekstra, J. R. (1995): Life-history variation and the coexistence of a daphnia hybrid with its parental species. *Ecology* 76, 553-564
- Straškraba, M. (1998): Limnological differences between deep valley reservoirs and deep lakes. *International Review of Hydrobiology* 83, 1-12
- Straškraba, M. a Tundisi, J. G. (1999): Reservoir Ecosystem Functioning: Theory and Application. *Theoretical Reservoir Ecology and Its Applications* 565-597
- Šimek, K., Armengol, J., Comerma, M., Garcia, J. C., Kojecká, P., Nedoma, J. a Hejzlar, J. (2001): Changes in the epilimnetic bacterial community composition, production, and protist-induced mortality along the longitudinal axis of a highly eutrophic reservoir. *Microbial Ecology* 42, 359-371
- Šimek, K., Hornak, K., Jezbera, J., Nedoma, J., Vrba, J., Straskrabova, V., Macek, M., Dolan, J. R. a Hahn, M. W. (2006): Maximum growth rates and possible life strategies of different bacterioplankton groups in relation to phosphorus availability in a freshwater reservoir. *Environmental Microbiology* 8, 1613-1624
- Šimek, K., Horňák, K., Jezbera, J., Nedoma, J., Znachor, P., Hejzlar, J. a Sed'a, J. (2008): Spatio-temporal patterns of bacterioplankton production and community composition related to phytoplankton composition and protistan bacterivory in a dam reservoir. *Aquatic Microbial Ecology* 51, 249-262
- \*Thornton, K.W., Kimmel, B.L. a Payne, F.E. (1990): Reservoir limnology: Ecological Perspectives. *Wiley*
- Thys, I., Leporcq, B. a Descy, J. P. (2003): Seasonal shifts in phytoplankton ingestion by *Daphnia galeata*, assessed by analysis of marker pigments. *Journal of Plankton Research* 25, 1471-1484
- Urabe, J. (1990): Stable horizontal variation in the zooplankton community structure of a reservoir maintained by predation and competition. *Limnology and Oceanography* 35, 1703-1717
- Vaničková, I., Sed'a, J. a Petrussek, A. (2010): The stabilizing effect of resting egg banks of the *Daphnia longispina* species complex for longitudinal taxon heterogeneity in long and narrow reservoirs. *Hydrobiologia* 643, 85-95
- Vanni, M. J., Andrews, J. S., Renwick, W. H., Gonzalez, M. J. a Noble, S. J. (2006): Nutrient and light limitation of reservoir phytoplankton in relation to storm-mediated pulses in stream discharge. *Archiv Fur Hydrobiologie* 167, 421-445

- Vašek, M., Kubečka, J., Peterka, J., Čech, M., Draštík, V., Hladík, M., Prchalová, M. a Frouzová, J. (2004): Longitudinal and vertical spatial gradients in the distribution of fish within a canyon-shaped reservoir. *International Review of Hydrobiology* 89, 352-362
- Vašek, M., Kubečka, J., Matěna, J. a Sed'a, J. (2006): Distribution and diet of 0+fish within a canyon-shaped European reservoir in late summer. *International Review of Hydrobiology* 91, 178-194
- Vrede, K., Vrede, T., Isaksson, A. a Karlsson, A. (1999): Effects of nutrients (phosphorous, nitrogen, and carbon) and zooplankton on bacterioplankton and phytoplankton - a seasonal study. *Limnology and Oceanography* 44, 1616-1624
- Weinbauer, M. G., Christaki, U., Nedoma, A. a Šimek, K. (2003): Comparing the effects of resource enrichment and grazing on viral production in a meso-eutrophic reservoir. *Aquatic Microbial Ecology* 31, 137-144
- Wolinska, J., Sed'a, J., Koerner, H., Smilauer, P. a Petrusek, A.: Spatial variation of *Daphnia* parasite load within individual 1 waterbodies – nepublikovaný rukopis
- Zeng, J., Yang, L. Y., Du, H. W., Xiao, L., Jiang, L. J., Wu, J. a Wang, X. L. (2009): Bacterioplankton community structure in a eutrophic lake in relation to water chemistry. *World Journal of Microbiology & Biotechnology* 25, 763-772
- Zohary, T., Padisak, J. a Naselli-Flores, L. (2010): Phytoplankton in the physical environment: beyond nutrients, at the end, there is some light. *Hydrobiologia* 639, 261-269

\* Jedná se o sekundární citaci