

Univerzita Karlova v Praze
Přírodovědecká fakulta

**Diurnální vertikální migrace
zooplanktonu
ve stratifikované horské nádrži**

Diurnal vertical migrations of zooplankton in a stratified mountain reservoir

Radek Adámek



Bakalářská práce

Vedoucí práce: Zuzana Hořická

Praha, květen 2013

Prohlášení

Prohlašuji, že jsem předloženou bakalářskou prací na téma „Diurnální vertikální migrace zooplanktonu ve stratifikované horské nádrži“ vypracoval samostatně, a že jsem v seznamu literatury uvedl všechny literární prameny a publikace, ze kterých jsem čerpal. Dále také prohlašuji, že předložená tištěná verze bakalářské práce je totožná s elektronickou verzí vloženou do SIS.

V Praze dne 14. 5. 2013

.....

Poděkování

Velmi rád bych poděkoval vedoucí bakalářské práce RNDr. Zuzaně Hořické, Ph.D., které jsem velmi vděčný za podnětné připomínky, věcné rady a doporučení, které jsem během odborných konzultací s ní obdržel. Ještě více bych chtěl ocenit její ochotu a bezmeznou trpělivost, kterou v průběhu celé práce projevovala. Jsem vděčný také za exkurzi do Bedřichova, kde mi představila jednotlivé přehradu a ukázala krásu Jizerských hor.

Abstrakt

Cílem mé bakalářské práce bylo zpracovat literární rešerši na téma diurnální vertikální migrace – popsat a vysvětlit tento jev a vztáhnout jej k podmínkám přehrady Josefův Důl v Jizerských horách.

Jizerské hory se nacházejí na velmi citlivém geologickém podloží. Proto neunikly silné antropogenní acidifikaci, která v druhé polovině 20. století drastickým způsobem snížila pH vod a zapříčinila tak silné narušení živé složky ekosystémů.

Proces biologického zotavování v této oblasti je studován týmem školitelky od roku 1992. Probíhá odlišně v nádržích Bedřichov s přirozeně vysokým výskytem organických látek, Souš, kde je od roku 1996 vápněním zvyšována hodnota pH vody, a Josefův Důl. Josefův Důl (1982) je nejmladší a zároveň největší přehradou v Jizerských horách, která slouží jako zdroj pitné vody pro Liberecko. Lze předpokládat, že vzhledem k rozloze (120 ha) a členitosti nádrže a její hloubce bude horizontální a vertikální distribuce zooplanktonu nerovnoměrná. Na rozmístění ve vodním sloupci budou mít zřejmě vliv jak abiotické (chemismus vody), tak biotické parametry jako kvalita a množství potravy, kompetice a predace. Vzhledem k výskytu dravých klešťanek v minulosti a současné rybí obsádce (do nádrže byl v roce 1998 úspěšně vysazen siven americký) může docházet k diurnální vertikální migraci zooplanktonu v souvislosti s predací.

Bakalářská práce shrnuje dosavadní poznatky o těchto jevech a je přípravou na studium sezónního vývoje a vertikální distribuce zooplanktonu na Josefově Dole během mé diplomové práce.

Klíčová slova:

Zooplankton, diurnální vertikální migrace, predace, horská přehradní nádrž, Jizerské hory, Josefův Důl, acidifikace, zotavování z acidifikace

Abstract

The thesis – a literature review – was aimed at the phenomenon of diurnal vertical migration (DVM) of zooplankton, in relation to particular conditions in the Josefův Důl reservoir in the Jizera Mountains (northern Bohemia, Czech Republic).

The area of the Jizera Mts has a very sensitive geology, and thus suffered a strong anthropogenic acidification in the second half of the 20th century. The consequence was a long-term degradation of chemistry and biology of soils and surface waters. The waters in the upper plateau of the mountains were fishless, with a low diversity and biomass of both the phytoplankton and zooplankton. Recovery from acidification is slowest in the deepest reservoir, Josefův Důl. Due to its morphology, thermal stratification, newly re-stocked brook charr population, and invertebrate predators' occurrence, the zooplankton distribution in the vertical profile is expected to be irregular, with DVM.

The following diploma project, oriented to seasonal changes and vertical distribution of the zooplankton in the Josefův Důl reservoir, should contribute to long-term data on biological recovery of the reservoirs from acidification, and explain the role of biotic parameters in zooplankton succession.

Key words:

Zooplankton, diurnal vertical migrations, predation, mountain reservoir, the Jizera Mts, Josefův Důl, acidification, recovery from acidification

Obsah

1. Popis a charakteristika území	7
Přehrada Josefův Důl	9
2. Acidifikace pohoří Jizerských hor	10
Současný stav	14
3. Diurnální vertikální migrace	15
Ultimátní faktory	16
Proximální faktory	18
Migrace zooplanktonu na Josefově Dole	20
4. Shrnutí	21
5. Použité zdroje	22
Literární prameny	22
Internetové zdroje	24

Popis a charakteristika území

Jizerské hory jsou naším nejseverněji ležícím pohořím. Zaujímají plochu asi 620 km², z čehož se v České republice nachází 417 km². Jejich nadmořská výška na českém území sahá od 300 m n. m. u Raspenavy až po nejvyšší horu, Smrk (1124 m n. m.). V polské části je nejvyšším bodem jeden z celkem 28 tisícových vrcholů, Wysoka Kopa (1126 m n. m.). Střední výška tohoto pohoří činí 696 m n. m. (Balatka 2009). V této oblasti plné kontrastů, kde na jedné straně se nacházejí rozsáhlé plochy imisních holin a poškozených lesů a na druhé straně zachovalé komplexy bučin a unikátní rašeliniště, byla v roce 1968 vyhlášena Chráněnou krajinnou oblastí Jizerské hory s celkovou výměrou 368 km².

Jizerské hory patří do Krkonošsko-jesenické soustavy a jsou tvořeny částí Krkonošsko-jizerského krystalinika. Tento útvar má půdorys připomínající ležatou osmičku se zúžením na cca 8 km v oblasti Harrachova. Jádrem oblasti je variský granitoidní masiv, od kterého se jiné geomorfologické jednotky, kromě Krkonoš, ostře oddělují (int 2). V prvohorách v této oblasti vzniklo assyntským vrásněním mohutné horstvo tvořené fylity a svory. Tento útvar byl během 200 milionů let zarovnán a v siluru zaplaven mořem. Celou dobu zde ale vystupovaly na povrch dva plutony, které dnes tvoří základ pohoří. Prvohorní podklad byl utvrzen v jeden celistvý blok kaledonským vrásněním. Dnešní podobu hory získaly až po hercynském vrásnění a saxonských pohybech v třetihorách, kdy došlo ke zlomům, podle kterých byly hory vyzdviženy. Hlavní horninou jsou žuly, které se dostaly na povrch po obnažení prvohorních plutonů. Ze dvou žulových těles je starší Lužický pluton, který do hor zasahuje svou rumburskou žulou. Tento pluton při svém tuhnutí proměnil starší břidlice na krystalické a vytvořil s nimi pruh svorů na severovýchodě hor. V tomto pásu potom došlo ke zrudnění ložiska cínu se sirníky železa (Nové město pod Smrkem) a výronu minerálních vod (Lázně Libverda). Nejvíce proměněné horniny jsou zde ortoruly, které tvoří Vysoký jizerský hřeben a horu Smrk. Druhý pluton, krkonošsko-jizerský, táhnoucí se od Chrastavy po Sněžku, utuhnul v karbonu a jeho žuly tvoří většinu jizerskohorských skalních útvarů (int 1). Převážná část této žuly je biotická středně zrnitá, takzvaná liberecká žula. Do této žuly také místy pronikly třetihorní čedičové vyvěřeliny (Bukovec na náhorní plošině Jizerka, 1005 m n. m.). Krkonošsko-jizerský masiv je vystaven intenzivnímu zvětrávání a odnosu již 250 mil. let (int 3). Čtvrtohorní zalednění se Jizerských hor dotklo jen lehce, protože se ledovec zastavil na severním úpatí hor. Na plochých

vrcholech a v mělkých depresích se po jeho odtátí vyvinuly silné organozemní vrstvy – typická jizerskohorská rašelinště, která však dnes pomalu z vrchovišť mizí v důsledku odlesnění a změně hydrologického režimu (int 2).

Ve středu Jizerských hor převládají kambizemní podzoly, které jsou často zrašelinělé. Typické podzoly nalezneme až ve vrcholových partiích hor v nadmořské výšce nad 1000 m. Na vrchovištích se vyskytují organozemě a organozemní gleje. Severní skalnaté svahy jsou pokryty litozemí a rankery (výjimkou je Bukovec). Z hlediska zrnitosti v nižších polohách převažují zrnitójílové a jílovitohlinité půdy, které ve vyšších polohách přecházejí v lehké půdy s vyšším podílem štěrku (int 4).

Jizerské hory jsou pramennou oblastí Jizery, podle které nese pohoří název, Lužické Nisy, Smědé a polských řek Kwisy a Bobry. Prochází tudy evropské rozvodí mezi Severním a Baltským mořem.

Průměrné roční teploty ve vrcholových partiích jsou 3 až 4 °C, což souvisí se sněhovou pokrývkou, která se zde drží 140 – 165 dní v roce. Podnebí je dosti vlhké, úhrn ročních srážek dosahuje 1400 až 1600 mm (Pelc 1999).

Původní bukojedlové hvozdy začaly být již v dávné minulosti osídlovány a hospodářsky využívány pro hojnost dřeva. Od pozdního středověku je tato oblast známá výrobou skla. Zdejší buky a břízy byly páleny pro získání potaše. Naopak ze smrků a jedlí se vyrábělo dřevěné uhlí, kterým se vytápěly sklářské pece. Od 19. století se smýcené plochy zalesňovaly rychle rostoucími nepůvodními smrky (Pelc 1999). Původní lesní porosty se zachovaly pouze na strmých severních svazích hor. Toto vykácení původních lesů mělo dalekosáhlé následky ve změně vodního režimu. Došlo k významnému poklesu retenční schopnosti půdy, tudíž hladiny vodních toků v této deštivé oblasti začaly silně kolísat. Z toho důvodu se v oblasti Jizerských hor někdy projevoval nedostatek vody pro průmysl a jindy se vyskytovaly povodně i po deštích, které dříve zachycovaly lesy. To vše vyvrcholilo katastrofickou záplavou v roce 1897, po které bylo ustanoveno „Vodní družstvo k regulování říčních toků a ke stavbě přehrad v povodí Zhořelecké Nisy“. O konzultace byl požádán profesor Otto Intze z Cách, který rozhodl o postavení šesti přehrad.

V letech 1903 – 1911 byly vybudovány přehrady s hrází „intenzivního typu“ (hráz zděná kamennými bloky do oblouku proti tlaku vody): Harcov, Bedřichov na Černé Nise, Mlýnice, Fojtka a Mšeno. Stavba šesté přehrady na Jeřici se již nerealizovala. Přehrady dohromady tvoří retenční vodohospodářský systém pro kontrolu povodí (Nevrlý 1961). Dále byly v letech 1911 – 1915 vybudovány další dvě přehrady, tentokrát sypaného typu, a to Souš na Černé Desné a s ní štolou

propojená přehrada na Bílé Desné. Bohužel přehrada na Bílé Desné se 10 měsíců po kolaudaci, dne 18. 9. 1916, protrhla a katastrofa způsobila velké ztráty na majetku a lidských životech. To bylo důvodem, proč byla přehrada Souš vypuštěna a její hráz v letech 1924-1927 zesílena. V 60. letech vzrůstala potřeba pitné vody na Jablonecku a Tanvaldsku, proto bylo přijato rozhodnutí o využití Souše, do té doby retenční a rekreační nádrže, jako vodárenského zdroje. V letech 1971 - 1974 proběhla druhá rekonstrukce s cílem upravit vodní nádrž k vodárenským účelům tak, jak ji můžeme vidět dnes, a k výstavbě úpravny vody pod hrází. (int 5).

Přehrada Josefův Důl

Nejmladším a největším vodním dílem v Jizerských horách je nádrž Josefův Důl. Přehrada je vystavěna na říčce Kamenici, která je hlavním pravostranným přítokem Jizery. Na začátku 20. století bylo zamýšleno zde na Kamenici vystavět dvě vzájemně propojené přehrady jako ochranu před povodněmi. Návrh zpracoval v roce 1906 Ing. W. Plenkner, ale stavba nebyla provedena. Zvyšující se požadavky na pitnou vodu daly další podnět ke stavbě přehrady. Na vybudování nového vodního díla byla vybrána lokalita nad Josefovým Dolem pod soutokem Kamenice a Hlubokého potoka. Zde byly pro zadržení potřebného množství vody vystavěny dvě hráze, hlavní přes údolí Kamenice a boční přes levostranné úžlabí. Stavební práce proběhly v letech 1976 – 1982. Hlavní hráz přímého typu s dvouvrstevným asfaltobetonovým těsněním na návodním lici je 360 m dlouhá. Koruna hráze je ve výšce 44 m od základu. Hráz je silná 7,5 m v koruně a 200 metrů v patě. Zemní těleso bylo nasypáno z materiálů vytěžených v prostoru nádrže (zahliněné hrubozrnné písky, zvětralá žula). Podloží hráze těsní železobetonová stěna sahající do hloubky 20 m. Podobná boční hráz stavěná stejnou technologií je nižší, měří pouze 15 m. Délkou a šířkou v koruně je srovnatelná s hlavní hrází. Přehrada Josefův Důl v současné době slouží k akumulaci vody pro vodárenské účely, zároveň jako ochranná bariéra před velkými vodami a v neposlední řadě k energetickému využití potenciálu vypouštěné vody. V roce 1990 zde totiž byla nainstalována malá vodní elektrárna (int 5).

Acidifikace pohoří Jizerských hor

Větší pozornost začala být jevu tzv. kyselých dešťů věnována až po publikování Odénova článku ve švédském denním tisku Dagens Nyheter v roce 1967 (Odén 1967 in Menz a Seip 2004). Autor v něm poukázal na rozsáhlé okyselení a vymizení ryb ze skandinávských jezer, které připsal kyselým dešťům vznikajícím v důsledku lidské činnosti. Vyslovil domněnku, že příčinou je dálkový transport polutantů z Anglie a střední Evropy.

Právě tato oblast na pomezí Polska, bývalého Československa a NDR je označována od šedesátých let 20. století jako Černý trojúhelník. Byla nechvalně proslulá jako místo, kde elektrárny vypouštěly do ovzduší nejvíce oxidu siřičitého na celém světě. Celosvětová antropogenní emise síry vrcholila v 80. letech 20. století, kdy dosáhla 80 mil. t rok⁻¹, z toho bývalé Československo produkovalo 1,5 milionů tun SO₂ ročně (Hruška a Kopáček 2005).

Kyselé srážky jsou zapříčiněny emisemi síry a dusíku. Oxidy síry se do ovzduší přirozenou cestou dostávají při sopečné činnosti a oxidaci sulfanu. Ve 20. století se ale hlavním zdrojem SO₂ v ovzduší stalo spalování fosilních paliv, hlavně nekvalitního hnědého uhlí. Dalším významným zdrojem emisí je průmysl zpracovávající síru. Dusík, tedy jeho oxidy, vznikají při mikrobiálních pochodech v půdách, požárech a elektrických výbojích v atmosféře. Největšími antropogenními zdroji NO_x jsou stejně jako u SO₂ spalovací procesy, přičemž se jedná o zejména o dusík v ovzduší, nikoliv dusík v palivu, který je oxidován při vysokých teplotách (Hruška a Kopáček 2005). Oxidy síry a dusíku se mohou dálkovým transportem šířit na velké vzdálenosti a působit daleko od míst, kde byly vypuštěny do ovzduší. Tyto oxidy reagují s vodou v atmosféře za vzniku silných kyselin, které snižují pH srážkové vody. Za kyselou je považována dešťová a sněhová voda, jejíž hodnota pH je nižší než 5,6, tedy nižší než hodnota pH destilované vody, ve které je oxid uhličitý v rovnováze s CO₂ v ovzduší (Hořická 2005). Kyselé deště, přesněji „mokrý depozice“, nejsou jediným mechanismem, jak se kyseliny dostávají na zemský povrch. Působí na něj i „suchá atmosférická depozice“. Na povrchu vegetace se totiž zachytávají plyny a aerosol, který je spláchnut deštěm do půdy. Hruška a Kopáček (2005) dále uvádějí, že z celkové suché depozice v České republice tvoří depozice síry 50-70 % a depozice dusíku 10-50 %. To je podle těchto autorů rozhodujícím faktorem při okyselování zalesněných oblastí. Podkorunové srážky ve smrkovém lese obsahují trojnásobné množství depozice síry (65 kg ha⁻¹ rok⁻¹) než srážky v lese

bukovém ($23 \text{ kg S ha}^{-1} \text{ rok}^{-1}$) a pokud oblast zůstane nezalesněna, hodnoty budou poloviční ve srovnání s hodnotami v bukovém lese (data z povodí Jezeří v Krušných horách z poloviny 90. let 20. stol. uvádí Hruška a Kopáček 2005).

Srážky, které dopadnou na zemský povrch, působí primárně na půdu. Ta je schopná tuto kyselou vodu neutralizovat pomocí bazických kationtů Ca^{2+} , Mg^{2+} , Na^+ , K^+ . Do jaké míry jsou půdy schopny odolávat kyselému spadu, závisí právě na obsahu těchto kationtů. Tato odolnost je dána mocností půdy a typem vegetace. Kationty se tvoří a přirozeně doplňují zvětráváním podložní horniny. Pokud dojde k jejich vyčerpání, klesá pH půdního roztoku a z půd je vyluhován toxický hliník spolu s dalšími kovy. Důsledkem je vyhubení edafonu (půdní fauny a mikroflóry), který podporuje právě zvětrávání půd. Vyloužené kovy mají negativní vliv i na lesní společenstva a povrchové vody. Ve smrkovém lese je okyselení půdy ještě umocněno rozkladem jehličnatého opadu. Proto byly antropogenní acidifikací postiženy zejména horské oblasti, kde se vyskytují smrkové monokultury v kombinaci s citlivým geologickým podložím. Mělké půdy, malé množství bazických kationtů, drsné klima a vysoký úhrn srážek spolu s dálkovým transportem emisí jsou faktory, které zapříčinily poničení zdánlivě té nejčistší horské přírody (Hořická 2005).

Kvalita vody v tocích a nádržích je těsně spjata s charakterem povodí a ději, které v něm probíhají. Kyselé deště proto vedly k okyselení povrchových vod, stejně jako půdy. Hruška a Kopáček (2005) tvrdí, že dokud půdy byly schopny neutralizovat kyselý vstup snižováním zásob bazických kationtů v půdním iontové výměnném komplexu, podzemní a povrchové vody se neokyselovaly – kyseliny z atmosféry byly téměř kompletně neutralizovány v půdách. Protože ve střední Evropě jsou půdy poměrně mocné a jejich pufrací kapacita značná, nedošlo u nás zpočátku k takovému okyselení povrchových vod jako ve Skandinávii.

Míru odolnosti povrchových vod vůči acidifikaci určuje hodnota alkality – kyselé neutralizační konstanty (KNK), která je dána sumou koncentrace vápníku a hořčíku ve vodě. Zde opět hraje hlavní roli horninové podloží, rychlost jeho zvětrávání, velikost a charakter povodí včetně typu vegetace. Důležité je také, zda se jedná o tekoucí či stojatou vodu, o průtok či objem. Nejcitlivější vůči okyselení jsou tedy mělká jezera s malým povodím a nízkou KNK, nacházející se na málo pufrovaném pomalu zvětrávaném podloží jako je žula, svor, či rula (Hořická 2005).

Scénář vývoje situace v Jizerských horách ležících v epicentru kyselosti srážek v Evropě (Wright 1983) nebyl jiný, neboť vzhledem k půdám podzolového

typu s nízkou pufrací kapacitou je tato oblast extrémně citlivá na okyselení. To umocnil fakt, že původní lesy s přirozenou skladbou porostu (vyváženou kombinací buku, smrku a jedle) byly během 19. století a začátkem 20. století vykáčeny a nahrazeny smrkovou monokulturou (Křeček a Hořická 2001).

K acidifikaci zde zřejmě docházelo již od 19. století vlivem depozice síry z blízkých českých a polských uhelných pánví. Již v roce 1909 byl pozorován masový úhyn pstruhů na Bedřichovské nádrži na Černé Nise, vystavěné v roce 1905 (Hořická a kol. 2013). Po druhé světové válce se začal projevovat vliv emisí z rozvíjejícího se průmyslu: v potoce Černá Nisa postupně klesalo pH až na hodnoty 5,5-5,0. V polovině 40. let a během 50. let vyhynuly na Bedřichově a Souši populace sivena amerického, které nahradily původní druh, pstruha, a nádrže i potoky na náhorní plošině hor zůstaly až do 90. let bez ryb (Hruška a Kopáček 2005, Hořická a kol. 2013).

Stuchlík a kol. (1997) provedli v roce 1992 analýzu historických dat o chemismu i oživení nádrží, která prokázala, že přirozená kyselost vod způsobená vysokým obsahem huminových kyselin byla během 50. let 20. století překryta antropogenní acidifikací.

Koncentrace síry v depozicích rostla až do poloviny 80. let, kdy došlo k masivnímu úhynu smrkového lesa ve vrcholové části Jizerských hor. Spolu s úbytkem stromů při velkoplošném smýcení porostů se radikálně snížila atmosférická depozice, protože zmizela složka suché depozice vychytávané jehlicemi smrků. Toto rychlé snížení přísunu síry do povodí mělo zásadní význam pro zlepšení situace. Ve vodách se snížily koncentrace síranů a dusičnanů a vzrostlo pH vody. Chemické zotavení z acidifikace, patrné již na začátku 90. let, bylo posléze následováno pomalejším a složitějším zotavením živé složky. Tento příznivý vývoj potrvá do té doby, než znovu vysazené smrky v holinách dorostou a budou spotřebovávat velké množství bazických kationtů z půd, které budou chybět k neutralizaci aniontů kyselin z depozice. Proto se dosavadní regenerace může zvrátit v novou vlnu acidifikace. Ta zřejmě nedosáhne intenzity acidifikace z druhé poloviny 20. století, ale pro populace vodních organismů včetně ryb může mít fatální důsledky (Hruška a kol. 2009, Hořická a kol., in press).

Současný stav

Od 90. let žijí ve všech třech nádržích na náhorní plošině hor stabilní populace lososovitých ryb s přirozenou reprodukcí – sivena amerického (*Salvelinus fontinalis*), na Souši také pstruha potočního (*Salmo trutta morpha fario*). Zatímco siven je druhem mimořádně odolným vůči kyselosti a nízké teplotě vody, pstruh se uplatňuje pouze ve vodách, kde pH neklesá v průběhu roku pod 6. Analýzy v letech 1995, 1996 a 2008 však ukázaly stále velmi vysoký obsah hliníku a těžkých kovů v tkáních ryb a závažné deformity žaberního aparátu v důsledku hliníku což naznačuje, že populace sivena stále žijí na hranici únosnosti (Křeček a Hořická 2001, Hořická a kol. 2013).

Stuchlík a kol. (1997) v létě 1992 zjistili, že jak chemismus nádrží, tak planktonní společenstva jsou silně ovlivněna acidifikací i přes nárazové velkoplošné vápnění povodí a občasné vápnění vod. Složení fytoplanktonu v nádržích Souš, Bedřichov a Josefův Důl bylo velmi podobné, jeho biomasa byla nízká a fytoplankton sestával jen z několika málo taxonů s naprostou převahou obrněnek. Řasy se vyskytovaly hlavně v epilimniu s vyšším pH vody díky zmiňovanému vápnění. Hlavními zástupci zooplanktonu byly druhy, které se vyznačují vysokým rozsahem tolerance vůči pH vody: vířníci *Brachionus sericus*, *Keratella valga* a *Microcodon clavus*, perloočka *Ceriodaphnia quadrangula* a buchanka *Acanthocyclops vernalis* (Stuchlík a kol. 1997).

V Josefově Dole se dnes vyskytují *Ceriodaphnia quadrangula*, *Holopedium gibberum*, *Bosmina longirostris*, *Cyclops strenuus*, *Eudiaptomus gracilis* (T. Bímová, nepublikovaná data).

Diurnální vertikální migrace

Diurnální vertikální migrace planktonních organismů fascinují vědce přes sto let. Je to více než 130 let, kdy *Weismann A.* (*Weismann A. 1877in Rinke a Petzold 2008*) poprvé popsal vertikální migraci zooplanktonu v Bodamském jezeře. Nejen on, ale i další průkopníci byli překvapeni faktem, že tak malé organismy jako planktonní korýši migrují vzhůru, aby strávili noc u vodní hladiny, a za svítání se opět noří do hloubky.

Jako diurnální vertikální migrace (DVM) označujeme chování organismů, kteří vertikálně migrují ve vodním sloupci v cyklu 24 hodin.

Každé odpoledne nastává v jezerech i na moři fáze, kdy začne docházet k pomalému pohybu zooplanktonu (korýši, vířníci, prvoci...) vzhůru. Pohyb se výrazně zrychluje se západem slunce a do 1,5 až 2 hodin se setměním ustane. To už většina jedinců vyplavala k vodní hladině. Teplý epilimnion skýtá velké množství fytoplanktonu, kterým se filtrující zooplankton živí. Během této fáze migrace dojde k přesunu ohromné masy živočichů. Někteří autoři dokonce usuzují, že se jedná o největší migraci na světě (*Hays 2003*). Brzy k ránu ještě před rozbřeskem začne zooplankton pomalu klesat dolů. Nejprve pomalu a pak se rychlost opět zvyšuje a migrace skončí s východem slunce zase dole ve studeném hypolimniu (*Ringelberg 1999*). Autor takto obecně charakterizoval schéma denních pohybů veškerého zooplanktonu, upozorňuje však, že neplatí beze zbytku pro všechny jedince, jelikož se v rámci druhu vyskytují i nemigrující jedinci. Takto probíhá běžná diurnální vertikální migrace (normal DVM). Známe ovšem ještě takzvanou reverzibilní (reverse DVM) migraci, která vypadá přesně naopak. Planktonní organismy setrvávají v epilimniu přes den a do hloubky se noří v noci.

Rozpětí neboli amplituda tohoto vertikálního přesunu je u každého druhu jiná. U sladkovodních jedinců se jedná o amplitudu v řádu několika metrů, ovšem mořští jedinci migrují i několik set metrů ve vodním sloupci (*Ringelberg 1999*). *Lellák a Kubíček (1992)* uvádějí, že amplituda migrací je přímo závislá na průhlednosti vody.

Obrovské rozsah vertikálních přesunů perlooček rodu *Daphnia* motivovaly limnology porozumět, kdy se jedná o proximální a kdy o ultimální faktory, které tyto migrace podmiňují (*Rinke a Petzold, 2008*).

Ultimátními faktory rozumíme podněty z vnějšího prostředí, které nutí organismy k migraci. Patří sem například vyhýbání se UV záření, predaci a kompetici. Naopak proximální analýza je spojená s chováním jedinců, tedy se spouštěním a řízením migrací. Proximálními faktory jsou dostupnost potravy, změna teploty, tlaku a hlavně světelné intenzity (Ringelberg a Van Gool 2003, Rinke a Petzold 2008).

Ultimátní faktory

V ultimátní analýze byly ve snaze o vysvětlení, jaká „síla“ nutí zooplankton přes den opouštět teplé a na potravu bohaté vrstvy epilimnia, dlouho diskutovány dvě různé hypotézy. První z nich se týkala kompetice. McLaren (1963) na základě svého modelu na klanonožcích tvrdil, že setrvávání zooplanktonu v chladnější vodě v hlubších vrstvách představuje metabolickou výhodu, protože při růstu za nižší teploty dosáhne jedinec větší velikosti těla. V důsledku toho bude mít výhodu v kompetici, rozmnožování a při přežívání ve špatných podmínkách. Navíc prý „hladové“ organismy lépe zpracovávají filtrovaný fytoplankton, který ukládá produkty fotosyntézy navečer, tudíž kvůli vyšší nutriční hodnotě potravy je pro zooplankton výhodné migrovat k hladině k večeru. Tuto teorii vyvrátili Loose a Dawidowicz (1994), kteří svými pokusy v planktonních věžích jednoznačně prokázali, že v hluboké vodě s nízkou teplotou jsou větší nároky na energii a přežití.

Druhá teorie poukazovala na snahu o přežití, tedy vyhýbání se predátorům – rybám, bezobratlým živočichům či jejich larvám. O těchto aspektech diskutovalo mnoho vědců, ale jako první tuto teorii jasně formulovali Zaret a Suffen (1976).

Spor mezi oběma hypotézami snažícími se vysvětlit DVM byl vyřešen experimentem, který provedli Stich a Lampert (1984). Zcela pochybně vyvrátili metabolickou výhodu, protože pro zooplankton je nevýhodné pobývat ve studené vodě. Ukázali, že život v chladných, méně úživných vrstvách vody je značně nákladný na energii a získávání potravy. Rinke a Petzold (2008) sestrojili model, na kterém zjistili, že 75 % samic perlooček stoupá vzhůru a klade snůšku v epilimniu, kde je vyšší teplota vody a dostatek potravy, což jsou parametry příznivé pro vývoj nové generace.

Důležitým zjištěním bylo, když jeden z Lampertových experimentů (Lampert 1993) prokázal, že spouštěčem DVM jsou infochemikálie – kairomony (chemické

komunikační prostředky uplatňující se mezi různými druhy živočichů, které přinášejí užitek příjemci chemického signálu).

Dalším faktorem ultimátní analýzy toho, proč dochází k migraci, je sluneční záření. UV-B záření může ve vyšších nadmořských výškách poškozovat organismy. Leech a Williamson (2001) poukázali na to, že se nejedná jen o nadmořskou výšku, ale roli zde hraje také tloušťka ozonové vrstvy a zejména hloubka průniku záření do vody, která je dána rozpuštěnými látkami v ní. Williamson a kol. (2001) v terénu dokázali, že UV-B záření proniká hlouběji v mezotrofních jezerech, kde je menší množství rozpuštěného hliníku. Proto mohli pozorovat migrační negativní fototaktické chování zooplanktonu i bez přítomnosti predátora.

Jednou ze složek slunečního záření je viditelné světlo. Zaret a Suffen (1976) se zabývali predací zooplanktonu vizuálně se orientujícími predátory, jako jsou ryby a vyvodili závěr, že ryby si jako kořist vybírají větší jedince – nejen pro jejich vyšší nutriční hodnotu, ale také proto, že jsou snáze spatřitelní. Větší jedinci totiž mají vyšší obsah pigmentu, který je dělá viditelnějšími. Z toho důvodu tito jedinci musí migrovat do větších hloubek, čímž se zvyšuje jejich amplituda migrace. Se západem slunce začne klesat intenzita osvětlení ve vodě a zároveň i účinnost predace. Jako první začnou migrovat vzhůru menší jedinci a poté i ostatní.

Takto byla obecně popsána interakce mezi rybami, zooplanktonem a fytoplanktonem. Pokud se v potravní síti nachází další prvek, bezobratlý predátor, dochází k takzvané reverzní migraci. Ryby jako vrcholoví predátoři vytlačí bezobratlé predátory do nižších vrstev vody a ti zde ve větší míře začnou lovit zooplankton, který v tom případě začne migrovat vzhůru k hladině. Takto popisuje vznik reverzní DVM Neill (1990), který experimentoval s larvami koreter.

Kromě zřejmých výhod představuje epilimnion během dne velmi rizikové prostředí, kde dochází k silné predaci rybami. Faktory prostředí v epilimniu tedy značně obměňují DVM podle konkrétní situace. Například masový výskyt toxických sinic v epilimniu potlačí výstup zooplanktonu k hladině, nebo naopak vyčerpání kyslíku v hypolimniu omezí sestup do nižších hloubek během dne (Rinke a Petzold, 2008). Lampert (1993) došel k závěru, že DVM ve skutečnosti není konstantní, ale je to naopak flexibilní strategie založená na kompromisu mezi bezpečím a maximálním energetickým příjmem. Podle Hayse (2003) je patrně důvodem největšího množství případů, kdy dochází k DVM, vyhnutí se predaci.

Proximální faktory

Proximální analýza má odhalit základní mechanismy chování organismů při DVM a zjistit, které faktory jsou spouštěčem každodenní migrace. Nejdůležitějšími faktory jsou potravní nabídka a gradient teploty a kyslíku.

Distribuci zooplanktonu ve vodním sloupci popsal Lampert se svými spolupracovníky (Lampert a kol. 2003). Sestrojili model, který jim umožnil pozorovat volnou vertikální distribuci zooplanktonu (IFD, ideal free distribution). Pro zjednodušení použili model bez predátorů. Zjistili, že volně se pohybující jedinci jsou schopni rozeznat pozici ve vodním sloupci a najít nejvhodnější polohu pro životní strategie. Další pokusy provedli v teplotně stratifikovaném prostředí, kde pozorovali volné rozptýlení organismů „s náklady“ (ideal free distribution with costs) – za náklady za nejvýhodnější možnou distribuci v tomto případě považovali nízkou teplotu. Na rozdíl od IFD, kde se distribuce zooplanktonu řídila pouze potravními možnostmi, tento model zahrnující i teplotní gradient více odpovídá reálným podmínkám.

Zatímco ve stratifikovaných nádržích teplota vždy klesá s hloubkou, koncentrace potravy může s přibývajícím hloubkou narůstat. V takových případech by potravní gradient měl velmi silný efekt na DVM. Pokud by se hloubkové maximum chlorofylu vyskytovalo ve větší hloubce, měla by DVM opačnou tendenci, neboť ztráty spojené s migrací do nižších studených vrstev by byly kompenzovány dostatkem potravy v hloubce. K hloubkovým maximům chlorofylu dochází v důsledku heterogenního rozmístění živin na vertikálním profilu nádrží, kterému se řasy přizpůsobují. Tento aspekt Lampert a kol. (2003) zahrnuli do svých pokusů a vytvořili model s umístěním potravy pod termoklínu do studeného hypolimnia. Filtrující perloočky rodu *Daphnia* si vybrali k přežívání teplejší vrstvy vody a do spodních migroval pouze za potravou. Toto experimentální uspořádání potvrdilo dřívější pokus autorů Loose a Davidowitz (1994), zaměřený na význam teplotního gradientu.

Protože DVM je pevně svázaná s denním cyklem světla, role slunečního svitu jako proximálního faktoru nebyla nikdy zpochybnována. Hypotézy preferující faktor světla dříve předpokládaly, že se jedinci snaží migrovat tak, aby udrželi konstantní intenzitu okolního osvětlení. Nicméně rozsáhlé pozorování a detailní laboratorní pokusy jednoznačně prokázaly, že DVM není přímo řízena intenzitou světla, ale relativní změnou světelné intenzity (Ringelberg, 1999).

Kairomony jsou chemické látky produkované rybí obsádkou, rozpuštěné ve vodě. Nejčastěji se jedná o produkty metabolismu predátora, které kořist zachytí. O kairomonech není zatím mnoho známo (int. 6), ale experimenty ukázaly, že přítomnost těchto látek za šera a za tmy zooplanktonu nevadí (Loose 1993). Proto nejsou přítomnost těchto látek a predace pokládány za primární, ale jako sekundární spouštěč DVM. Všeobecně přijímaným primárním proximálním faktorem je relativní změna světelné intenzity. Terciárními faktory jsou gradienty teploty a kyslíku (Ringelberg, 1999).

Migrace zooplanktonu na Josefově Dole

Někteří bezobratlí nejsou schopni žít spolu s rybími predátory. To je případ klešťanek (Hemiptera: Corixidae), které bývají vytlačeny z jezer s dravou rybí obsádkou. Některé jsou schopné se adaptovat a vyhnout se predaci rybami, většinou však vyhledávají klidné vody, ve kterých není příliš dravců, nebo nejsou zastoupeny vůbec. Takováto situace je k vidění v mnohých acidifikacích zasažených skandinávských jezerech (Henrikson a Oskarson 1985).

V Jizerských horách došlo k silnému okyselení vod, což vytvořilo z vodních nádrží prostředí s extrémními podmínkami pro život. Organismy musejí být velmi odolné vůči nízkým hodnotám pH a musejí být schopné vysoké osmotické regulace. Obě tyto vlastnosti splňují klešťanky (Henrikson a Oskarson 1985) na rozdíl od ryb, které z těchto acidifikovaných vod vymizely.

V roce 1997 Kohout a Fott (2000) začali s výzkumem perlooček rodu *Daphnia* na Prášílském Jezeře, neboť docházelo k jejich diurnálním migracím i bez přítomnosti rybí populace. Echolotem prozkoumali kyselé Prášílské jezero (Šumava, ČR), aby prokázali přítomnost ryb, jelikož z odběrů zooplanktonu věděli, že dochází k DVM. Překvapivý výsledek ukázal, že v jezeře žádné ryby nejsou. Echolot však objevil malé organismy, které byly determinovány jako nymfy a dospělci dravých klešťanek horských – *Glaenocoris propinqua*.

Když se v létě 1997 Kubečka a kol. (2000) snažili prokázat přítomnost ryb, tak echolot zaznamenal pouze signál vzduchových bublin na břišní straně ploštic rodu *Glaenocoris* (Hemiptera, Corixidae).

Kohout a Fott (2000) Dále upozorovali, že se klešťanky během dne v Prášílském jezeře nepouští na otevřenou vodu, ale drží se při pobřeží, ale v hluboké

nádrži Josefova Dolu klešťanky vykazovaly migrační chování, kdy den trávily v hloubce 6 až 7 m a přes noc vyplavávaly k hladině.

Mohli bychom tedy očekávat, že tento predátor vyvolá migrační chování zooplanktonu, jako tomu je v acidifikací zasaženém Prášílském jezeře na Šumavě. Právě zde byl zpozorován stejný druh dravých klešťanek, který patrně migraci vyvolává (Kohout a Fott 2000).

V roce 1998 byla díky zlepšujícím se chemickým podmínkám na Josefově Dole úspěšná reintrodukce nepůvodního sivena amerického, který dobře snáší nižší hodnoty pH. Lze předpokládat, že se přítomnost lososovitých ryb odráží na chování zooplanktonu a vyvolává vertikální migrace. Tímto směrem bude zaměřena navazující diplomová práce.

Shrnutí

Tato literární rešerše popisuje přírodní poměry Jizerských hor a největší přehradu na jejich náhorní plošině, Josefův Důl. Tato oblast byla těžce zasažena kyselou atmosférickou depozicí, která se nejvíce projevila v 80. letech 20. století, kdy natolik snížilo pH půdního roztoku, že došlo k masivnímu úhynu lesů. Úhyn stromů a smýcení velkých ploch lesů rapidně snížilo přísun suché depozice. Před tím však nízké pH udělalo z nádrží a vodních toků nehostinné prostředí, kde nebylo možné vysadit ani ryby odolné vůči nízké teplotě a kyselosti vody – siveny americké. Nyní se oblast Jizerských hor výrazně zotavuje z acidifikace, což můžeme prokázat úspěšnou reintrodukcí ryb v 90. letech do přehrad a potoků. Po dlouholetém zkoumání týmu Zuzany Hořické byl zmapován vývoj vířníků a korýšů v těchto kyselých vodách. Bohužel o jeho distribuci v nádržích se příliš neví. Pravděpodobně na ni působí různé abiotické (chemismus vody, větrnost a s ní spojené promíchávání vody) a biotické faktory (kvalita a dostupnost potravy, kompetice a predace). Na rozdíl od fytoplanktonu nebyl zkoumán ani sezónní vývoj zooplanktonu v nádržích.

Dále jsem popsal jev diurnálních vertikálních migrací (DVM) zooplanktonu, které jsou známy více než sto let. Spočívají v tom, že se zooplankton se západem slunce obvykle přemísťuje do svrchních vrstev vody, které jsou teplé a bohaté na potravu – fytoplankton. K migraci dochází v noci, jelikož se tak minimalizuje nebezpečí, které představují predátoři – planktivorní ryby a bezobratlí predátoři. Nejen v těchto takzvaných ultimátních faktorech, ale i v proximální analýze jsem shrnul dosavadní poznatky o DVM. Měly by se stát východiskem pro diplomní projekt zaměřený na distribuci zooplanktonu na hluboké stratifikované nádrži Josefův Důl, zotavující se z acidifikace, a to v prostoru (na vertikálním profilu) a čase (během sezónního vývoje).

Použité zdroje

Literární prameny

- Balatka B., 2009: Horopis Jizerských hor. In: Karpaš R. (ed.), Jizerské hory 1 – O mapách, kamení a vodě. Vydavatelství Roman Karpaš, Liberec: 260-266.
- Hays G. C., 2003. A review of the adaptive significance and ecosystem consequences of zooplankton diel vertical migrations. *Hydrobiologia* 503: 163-170.
- Henrikson L., Oskarson H. G., 1985. Waterbugs (Corixidae, Hemiptera-Heteroptera) in acidified lakes: Habitat selection and adaptations. *Ecological Bulletins* 37: 232-238.
- Hořická Z., 2005. Okyselování potoků a jezer. In: Bratrych V. a kol. (eds), Živel voda. Agentura Koniklec, Praha: 26-29.
- Hořická Z., Bimová T., Procházková L., Stuchlík E., Vondrák D., 2013. Biological recovery of reservoirs in the Jizera Mountains, the Czech Republic, from acidification. In: Skjelkvåle B.L., Wathne B.M., de Wit H., Rogora M. (eds), Proceedings of the 28th Task Force meeting of the ICP Waters Programme, Verbania Pallanza, Italy, October 8-10, 2012. NIVA-report LNO 6472-2013, ICP Waters report 112/2013: 27-30, NIVA, Oslo. ISBN 978-82-577-6207-0.
- Hořická Z., Vondrák D., Koza V., Macek M., Rederer L., *in press*. Zooplankton – neviditelní obyvatelé stojatých vod. In: Karpaš R. (ed.), Jizerské hory 2 – o lesích, květeně a zvířené. Vydavatelství Roman Karpaš, Liberec.
- Hruška J., Kopáček J., 2005. Kyselý déšť stále s námi – zdroje, mechanismy, účinky, minulost a budoucnost. Edice Planeta, odborný časopis pro životní prostředí. Ministerstvo životního prostředí, Praha: 5-12.
- Hruška J., Majer V., Krám P., Oulehle F., Kopáček J., 2009. Účinky kyselého deště na lesní a vodní ekosystémy III. Okyselení potoků a jezer. *Živa* 4/2009: 189–192.
- Kohout L., Fott J., 2000. Diel vertical migration of *Daphnia longispina* (Cladocera) in an acid, fishless lake. *Silva Gabreta* 4: 233-244.
- Křeček J., Hořická Z., 2001. Degradation and recovery of mountain watersheds: the Jizera Mountains, Czech Republic. *Unasylyva* 207 (52): 43-49.
- Kubečka J., Frouzová J., Čech M., Peterka J., Ketelaars H. A. M., Wagenwoort A. J., Papáček M., 2000. Hydroacoustic assessment of pelagic stages of freshwater insects: *Aquat. Living Resour.* 13: 361-366.
- Lampert W., 1993. Ultimate causes of diel vertical migration of zooplankton: new evidence for the predator-avoidance hypothesis. *Arch. Hydrobiol.* 39: 79-88.

- Lampert W., McCauley E., Manly B. F. J., 2003. Trade-offs in the vertical distribution of zooplankton: ideal free distribution with costs? *Proc Roy Soc Lond B Biol Sci* 270: 765-77.
- Leech D., Williamson C., 2001. In situ exposure to ultraviolet radiation meters the depth distribution of *Daphnia*. *Limnol. Oceanogr.* 46: 416-420.
- Lellák J., Kubíček F., 1992. *Hydrobiologie*. Karolinum, Praha. 257 s.
- Loose C., 1993. Lack of endogenous rhythmicity in *Daphnia* diel vertical migration. *Limnol. Oceanogr.* 38: 1837-1841.
- Loose C., Dawidowicz P., 1994. Trade-offs in diel vertical migration by zooplankton: the costs of predator avoidance. *Ecology* 75: 2255-2263.
- McLaren I. A., 1963. Effects of temperature on growth of zooplankton and the adaptive value of vertical migration *J. Fish. Res. Board Can.* 20: 685-727.
- Menz F. C., Seip H. M., 2004. Acid rain in Europe and the United States: *Environmental Science & Policy* 7:253–265.
- Neill W., 1990. Induced vertical migration in copepods as a defence against invertebrate predation. *Nature* 345, 201-205.
- Nevrlý M., 1961. Topografie živých rašeliníšť Jizerských hor: metodická pomůcka pro dobrovolné spolupracovníky Severočeského musea a členy kroužku přátel Jizerských hor při Severočeském museu. Severočeské museum, Liberec. 55 s.
- Pelc F., 1999: Program revitalizace imisně zatížených lesních ekosystémů Jizerských hor. *Sborník Severočeského musea - Přírodní Vědy, Liberec*, 21: 5-15.
- Rinke K., Petzold T., 2008. Individual-based simulation of diel vertical migration of *Daphnia*: A synthesis of proximate and ultimate factors, *Limnologica* 38: 269-285.
- Ringelberg J., 1999: The photobehaviour of *Daphnia* spp. as a model to explain diel vertical migration in zooplankton. *Biol. Rev.*: 397-423.
- Ringelberg J., Van Gool E., 2003. On the combined analysis of proximate and ultimate aspects in diel vertical migration (DVM) research. *Hydrobiologia* 491: 85-90.
- Stich H. B., Lampert W., 1984. Growth and reproduction of migrating and non-migrating *Daphnia* species under simulated food and temperature conditions of diurnal vertical migration. *Oecologia* 61: 192-196.
- Stuchlík E., Hořická Z., Prchalová M., Křeček J., Barica J., 1997. Hydrobiological investigation of three acidified reservoirs in the Jizera Mountains, the Czech Republic, during the summer stratification; *Can. Tech. Rep. Fish. Aquat. Sci.* 2155: 56-64.

Williamson C. E., Olson O., Lott S., Walker N., Engstrom D. R., Hargreaves B. R., 2001. Ultraviolet Radiation and Zooplankton Community Structure Following Deglaciation in Glacier Bay, Alaska. *Ecology* 82(6): 1748-1760.

Wright R. F., 1983. Acidification of freshwaters in Europe. *Wat. Qual. Bull.* 8: 137-142.

Zaret T. M., Suffern J. S., 1976. Vertical migration in zooplankton as predator avoidance mechanism. *Limnol. Oceanogr.* 21: 804-813.

Internetové zdroje

int 1:

<http://www.kct-tabor.cz/gymta/VrcholyPohoriCR/Smrk-JizerskeHory/index.htm>
(květen 2013)

int 2:

http://www.cittadella.cz/europarc/index.php?p=geologie_geomorfologie&site=CHKO_jizerske_hory_cz (duben 2013)

int 3:

http://www.jizerskehory.ochranaprirody.cz/wps/portal/cs/jizerske-hory/o-spravechko!/ut/p/c5/DcrJcoIwAADQb-kHMEFWOUITliqkhrW5MBEtmxNoCQb79WXe9QEKdpw9-5aJfuLsASpArRqfL47pm4YaOLmrRicHWSSFhyM0wAeg7WO67rMsmsWGUywrqogo3o2NWX_jDINgkRGurTghti_x7KVeNg88-1ZNfH-izjmxJLZ1NW4240bLUuNo3kMkXr1so1D4IMhCpmer0eKsvrAf9fo7rIsyHE1_dRNF03W3FcZQIsX5ZLTqvJrW0N3liHCG4jDIGKbj4T6SQLj8RjvshivJcx3M49fbPzUcXJ4!/?sentByLeftNavigation=true (únor 2013)

int 4:

http://www.jizerskehory.ochranaprirody.cz/wps/portal/cs/jizerske-hory/o-spravechko!/ut/p/c5/DcpLcoIwAADQs_QATmAI2CwpiQETpIhiZMOAMJSPgMThk9PXedsHEvDRZ3NdZe966LMOCJBYacBDZB5MqFF0tTWPIWKdI6x_YwiOIKm6If_MW_yQezz4CyHi_I4duGaWakdM6Z_krouepyMkKnjh1mkit3zuxu2BpohrV5IleTF Ty58GGdWq07fclyFkKsCVG7KtryV5TYMO4wL9BGE7C7cUZSPWU2lzUxop8YwDW5jB0mgLKEdN6l_s1jlv-WqHN3FPLoWV_wrmd9yjeyXlktqO0sydAmN7__oHFLhqQw!/?sentByLeftNavigation=true (březen 2013)

int 5: oficiální stránky Povodí Labe <http://www.pla.cz> (březen 2013)

int. 6: Šorf M., 2005. Predátor a kořist – jak to funguje u zooplanktonu? Populační ekologie 2004/2005
http://www.google.cz/url?sa=t&rct=j&q=&esrc=s&source=web&cd=1&ved=0CC0QFjAA&url=http%3A%2F%2Fbotanika.bf.jcu.cz%2Fsuspa%2Fvyuka%2Fmaterialy%2Fpopulac%2Fprepreyzoopl.doc&ei=mcubUbTMF8zktQbP6IHgDg&usg=AFQjCNGFSYi6zMIFdPUok-UIYbKCpNYfvA&sig2=LUy_bRN12LiZwD10lw11-g&bvm=bv.46751780,d.Yms (duben 2013)