

Univerzita Karlova v Praze
Přírodovědecká fakulta



Blanka Tesařová

Fotosyntetické charakteristiky fytoplanktonu eutrofních vod
Photosynthetic characteristics of phytoplankton in eutrophic waters

Diplomová práce

Školitel: doc. RNDr. Libor Pechar, CSc.

Praha, 2011

Prohlašuji, že jsem diplomovou práci zpracovala samostatně na základě uvedených literárních zdrojů. Tato práce ani její podstatná část nebyla předložena k získání jiného nebo stejného akademického titulu.

V Praze, 29. srpna 2011

Blanka Tesařová

Ráda bych poděkovala svému školiteli, doc. Liboru Pecharovi, a to především za čas, který mi věnoval při sepisování této práce, a za podporu, kterou mi poskytl při jejím dokončování.

Dále můj dík patří Ing. Zdeňce Benedové, Ing. Lence Kröpflové, Ph.D., Ing. Ivě Chmelové a Ing. Janě Šulcové z laboratoře v Enki, o.p.s. v Třeboni, jak za analýzy vzorků, tak za vytvoření skvělého pracovního prostředí během let, kdy tato práce vznikala. Také děkuji Elišce Zapomělové, PhD. za poskytnutí laboratorních kultur a Ing. Ivaně Beděrkové za poskytnutá data z meteorologických stanic.

Diplomová práce vznikla v rámci výzkumného projektu VaV MŽP SP/2d3/209/07 „Rybniční hospodaření respektující strategii udržitelného rozvoje a podporu biodiverzity“.

Abstrakt

Fotosyntéza a primární produkce byly zjišťovány pro fytoplankton třeboňských rybníků během sezón 2008 – 2011. Fotosyntéza byla měřena jako produkce kyslíku pomocí počítačem řízeného systému simulace světelného režimu. Celkem bylo analyzováno 64 vzorků přirozeného fytoplanktonu a 11 vzorků kultur sinic. Sinice a chlorokokální řasy tvořily většinu biomasy fytoplanktonu. Podle charakteru P-I křivek lze usuzovat, že rybníční fytoplankton je adaptovaný na nízké intenzity světla při kterých má vysokou fotosyntetickou účinnost. Mezi P-I křivkami různého fytoplanktonu (s dominancí sinic nebo chlorokokálních řas) nebyly zjištěny žádné signifikantní rozdíly. Výsledky tak korespondují s vysoce turbidními podmínkami eutrofních až hypertrofních rybníků. Na druhou stranu fotosyntetická aktivita laboratorních kultur sinic se liší od přirozeného fytoplanktonu a proto nemohou být jejich parametry použity v modelu pro primární produkci. Primární produkce byla odhadnuta podle Tallingova modelu (1957). Data pro výpočet zahrnují denní měření radiace, extinkčního koeficientu vody a sezónním průběh koncentrace chlorofylu. Maximální fotosyntetická kapacita a počátek světelné saturace odvozené z P-I křivek byly použity jako fyziologické parametry Tallingova modelu. Primární produkce rybníčního fytoplanktonu (rybníky Rod a Klec v letech 2008 – 2010) se pohybovala v rozsahu 2500 až 3900 gO₂.m⁻².rok⁻¹ (780 – 1200 gC.m⁻².rok⁻¹). Podle těchto hodnot lze zařadit české rybníky mezi nejproduktivnější sladkovodní ekosystémy.

Klíčová slova: fotosyntéza, fytoplankton, P-I křivky, rybníky, primární produkce, eutrofní vody

Abstract

Photosynthesis and primary production were estimated in fishpond phytoplankton during period 2008-2010 in Třeboň fishpond region, Czech Republic. Photosynthesis was measured by the oxygen method in computer-assisted light pipetting system Illuminova. Altogether 64 samples of fishpond phytoplankton and 11 cyanobacterial cultures were analysed. Cyanobacteria and chlorococcal algae formed the most important part of phytoplankton biomass and their photosynthesis-irradiance (P-I) curves showed shade-adapted type of P-I curves with the high photosynthetic efficiency. No significant differences in the main parameters of P-I curves were obtained between different types of phytoplankton (chlorococcal-dominated, cyanobacteria-dominated). The results are consistent with the high turbid conditions in eutrophic or hypertrophic fishponds. On the contrary photosynthesis in cyanobacterial cultures differs from “wild” phytoplankton and therefore they can not be taken in primary production models. Primary production was estimated according Talling’s model (1957), based on daily measurement of radiation, extinction coefficient of water and seasonal courses of chlorophyll concentration. Photosynthetic capacity and onset of light saturation determined in P-I curves were used as physiological parameters of Talling’s model. The primary production of the fishpond phytoplankton (Rod and Klec fishponds in 2008-2010) ranged from 2500 to 3900 gO₂.m⁻².y⁻¹ (780 – 1200 gC.m⁻².y⁻¹). According these values the eutrophic Czech fishponds belong to the most productive freshwater ecosystems.

Key words: photosynthesis, phytoplankton, P-I curves, fishponds, primary production, eutrophic waters

Obsah

1. Úvod	5
2. Metodika	7
2.1. Odběr a příprava vzorku	7
2.2. Kultury sinic	7
2.3. Stanovované charakteristiky fytoplanktonu	8
2.4. Fixace vzorku	8
2.5. Metoda měření fotosyntetické aktivity	9
2.5.1. Měřicí zařízení Illuminova	9
2.5.2. Režimy měření P-I křivky	10
2.5.3. Příprava experimentu	12
2.5.4. Primární data, výpočet fotosyntetické aktivity	12
2.5.5. Srovnání režimů pro měření fotosyntetické aktivity	13
2.6. Výpočet denní plošné primární produkce fytoplanktonu	16
3. Výsledky	19
3.1. Fotosyntetická aktivita fytoplanktonu	19
3.1.1. Maximální fotosyntetická kapacita (P_{max})	21
3.1.2. Fotosyntetická účinnost – slope (α)	21
3.1.3. Saturací bod I_k	21
3.1.4. Optimální ozáření (I_{opt})	21
3.1.5. Fotoinhibiční faktor (IF)	21
3.1.6. Vztahy mezi parametry P-I křivky	23
3.2. Primární produkce fytoplanktonu	25
3.2.1. Lokalita Rod, sezónní průběh 2008	25
3.2.2. Lokalita Rod, sezónní průběh 2009	27
3.2.3. Lokalita Rod, sezónní průběh 2010	28
3.2.4. Lokalita Klec, sezónní průběh 2008	30
3.2.5. Lokalita Klec, sezónní průběh 2009	31
3.2.6. Lokalita Klec, sezónní průběh 2010	33
3.3. Primární produkce – celkové zhodnocení	35
4. Diskuse	36
5. Souhrn	45
6. Seznam nejdůležitějších zkratk a symbolů	46
7. Použitá literatura	47

1. Úvod

Již první rybníky na Třeboňsku vznikaly jako účelové stavby. Hlavním cílem bylo alespoň částečně odvodnit humidní krajinu. Byly vytvořeny vodní plochy, které začaly sloužit k hospodářským účelům. Vodní rezervoáry se začaly využívat k chovu ryb i jako energetický zdroj (mlýny, hamry). Největší rozvoj rybníků nastal na přelomu 15. – 16. století. Ačkoli dnešní výměra rybníků nedosahuje takové velikosti jako v době největšího rozvoje, mají rybníky stále nezastupitelnou funkci. Během staletí, po která rybníky existují, se z nich vytvořil unikátní stabilní ekosystém, v němž našlo životní prostor velké množství organismů. Přesto rybníky plní především hospodářskou funkci, ať už pro chov ryb nebo jako vodní recipienty.

V 60. – 70. letech byly rybníky intenzivně zkoumány v rámci IPB programu. Cílem bylo stanovit jejich produkční potenciál (Kořínek et al. 1987).

V 60. letech začalo přecházet rybníční hospodaření z extenzivního na intenzivní. Postupně se začala zvyšovat trofie rybníků vlivem změn v hospodaření na rybnících samotných i v celém povodí. V současné době je Třeboňsko eutrofizací silně postiženo. Změny vyvolané procesem eutrofizace a postupným navyšováním rybí obsádky se projevily na všech trofických úrovních rybníčního ekosystému. Došlo k enormnímu nárůstu biomasy fytoplanktonu až o jeden řád proti polovině minulého století. Fytoplankton je současné době tvořený především sinicemi. Změny se projevily i v druhovém a velikostním složení zooplanktonu, došlo úbytku velkého zooplanktonu. Změny se projevily i na fyzikálně – chemických parametrech (Pechar 2000).

Lze předpokládat, že v důsledku všech těchto změn došlo i ke změnám v produkčních poměrech. Proto je třeba se zabývat problematikou rybníků i z tohoto hlediska. Přibližně v posledním desetiletí je v limnologické literatuře patrné, jak se problematika spojená s primární produkcí stává opět aktuální (cf. Williams et al. 2002). A to jak z hlediska kvantifikace produkčního výkonu společenstev i celých ekosystémů, tak i z hlediska adaptace společenstev ke světelným podmínkám prostředí na úrovni fotosyntetických procesů (cf. Falkovski, Raven 2007).

Cíle diplomové práce byly proto formulovány takto:

1. stanovit fotosyntetické parametry fytoplanktonu eutrofních až hypertrofních vod
2. zjistit rozdíly mezi fotosyntetickými parametry různých typů fytoplanktonu zastoupených v eutrofizovaných rybnících
3. odhadnout primární produkci fytoplanktonu eutrofizovaných vod na Třeboňsku a zjistit účinnost přenosu energie z čisté primární produkce fytoplanktonu do produkce ryb.

2. Metodika

V průběhu sezón 2008-2011 byla prováděna měření fotosyntetické aktivity fytoplanktonu rybničních vod na Třeboňsku. Celkem bylo provedeno 58 experimentů na vzorcích přirozených populací sinic a řas z eutrofních rybníků. Sledování fotosyntetické aktivity rybničního fytoplanktonu bylo součástí podrobného sledování sezónního vývoje planktonu v rámci výzkumného projektu VaV MŽP SP/2d3/209/07 „Rybniční hospodaření respektující strategii udržitelného rozvoje a podporu biodiverzity“. Kromě přirozeného fytoplanktonu byla provedena analogická srovnávací měření fotosyntézy na laboratorních kulturách sinic (4 experimenty).

2.1. Odběr a příprava vzorku

Vzorky rybniční vody byly odebírány z vodní hladiny do dvoulitrových plastových lahví. Odběr probíhal zpravidla jeden den před měřením. Po převezení do laboratoře byl vzorek přelit přes síto z uhelonu (velikost ok 100 μm). Tím došlo k odstranění složek, které jsou pro stanovení fotosyntetické aktivity nežádoucí a jejich přítomnost by zkreslila výsledek měření. Ze vzorku byl tímto způsobem odstraněn zooplankton, hrubý detrit a ojedinělé velké kolonie sinic – tj. složky, které by způsobovaly nehomogenitu vzorku, měnily by světelné podmínky a zvyšovaly respiraci systému.

V případech, kdy byl fytoplankton tvořen sinicemi, které tvoří větší kolonie (např. rody *Aphanizomenon*, *Microcystis*), bylo použito síto o velikosti ok 325 μm . Následně byl vzorek umístěn do dělicího Imhoffova válce, kde došlo k oddělení fytoplanktonu od zooplanktonu vyplouváním kolonií sinic na hladinu. Oddělené sinice byly naředěny přibližně na původní hustotu vodou z lokality filtrovanou přes skleněný filtr Whatman GF/C.

Získaná frakce – základní suspenze – byla ponechána přes noc při laboratorní teplotě (20-24°C) v otevřené lahvi. Během sezóny 2010 byl pro uchování základní suspenze do druhého dne využit klimabox, při nastavení teploty 20°C.

2.2. Kultury sinic

Fotosyntetická aktivita u kultur sinic byla stanovována v sezóně 2009. Laboratorní kultury pocházely ze sbírky sinic Hydrobiologického ústavu AV v Českých

Budějovicích. Použité kultury byly pěstovány na živném médiu WC (Barsanti, Gualtieri 2006), udržované ve stabilních podmínkách v klimatizované místnosti při teplotě 22°C a při světelném režimu 16L/8D. Kultivace probíhá při ozáření 50 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$.

2.3. Stanovované charakteristiky fytoplanktonu

Koncentrace chlorofylu-a byla stanovena spektrofotometricky po extrakci pigmentu směsí aceton-metanol metodou dle Pechara (1987). Absorpční spektrum extraktu bylo měřeno na dvoupaprskovém spektrofotometru Helios-Alfa (Thermo Scientific) v rozsahu 350-750 nm. Kromě absorbance při 664 nm pro vlastní výpočet koncentrace chlorofylu-a, byl stanoven poměr absorbance 480/664 nm. Sušina sestonu (DW) byla stanovena jako suchá hmotnost materiálu zachyceného na filtru Whatman GF/C, sušeného do konstantní váhy při 60°C. Obsah živin v biomase fytoplanktonu (přesněji v sestonu), (partikulovaný dusík (PN), partikulovaný fosfor (PP), partikulovaný organický uhlík (POC)) byl stanoven výpočtem jako rozdíl hodnot celkových živin (TN, TP, TOC) ze dvou frakcí (základní suspenze - filtrát přes síto o průměru ok 100 μm nebo 325 μm a GF/C filtrát). Hodnoty celkového dusíku (TN) a celkového fosforu (TP) v obou frakcích byly stanoveny spektrofotometricky po mineralizaci vzorku persulfátem na analytickém automatu FIA (Flow Injection Analysis, Foss Tecator). TP byl stanoven jako fosfát reakcí s fosfomolybdenanem a TN byl stanoven jako dusičnan reakcí s sulfanilamidem a naftyl-etylen-diaminem. *(vzorky pro stanovení N a P jsem připravovala, stanovení PN a PP jsou součástí standardního zpracování sestonu, ale výsledky nejsou v této práci použity)*. Hodnoty TOC z obou frakcí byly stanoveny na TC-analyzátoru (Formacs^{HT}, Skalar). TC analyzátor využívá metodu termického rozkladu organických látek při teplotě 980°C a uvolněný CO₂, je detekovaný v proudu nosného plynu (umělý vzduch) spektrálním detektorem v infračervené oblasti.

2.4. Fixace vzorku

Pro pozdější determinaci dominantních skupin planktonu bylo asi 100 ml vzorku fixováno Lugolovým roztokem (Utermöhlova modifikace s kyselinou octovou).

2.5. Metoda měření fotosyntetické aktivity

Fotosyntetická aktivita fytoplanktonu byla měřena jako rychlost produkce kyslíku v definovaných světelných a teplotních podmínkách.

2.5.1. Měřicí zařízení Illuminova

Měření bylo realizováno na zařízení Illuminova (*Illuminova's Light Dispensation System* Illuminova AB). Jedná se o počítačem řízený simulátor fotosynteticky aktivní radiace – PhAR. Illuminova umožňuje měření fotosyntetických charakteristik u vzorků jako je fytoplankton, vláknité stélky řas i tkáně makrofyt.

Illuminova je tvořena třemi částmi – kontrolní jednotkou, jednotkou se světelným zdrojem a jednotkou s termostatovanou měřicí komůrkou. Kontrolní jednotka propojuje počítač a jednotku se světelným zdrojem. Zároveň je ke kontrolní jednotce připojeno kyslíkové čidlo, které je umístěné v měřicí komůrce.

Kontrolní jednotka

Kontrolní jednotka zajišťuje ovládání světelného zdroje podle zvoleného programu pro měření. Zároveň zajišťuje sběr dat, která odesílá do počítače. Tato jednotka je vybavená ovládáním kalibrace kyslíkové, případně pH elektrody.

Jednotka se světelným zdrojem

Světelným zdrojem je halogenová lampa, která je umístěná v koncové části jednotky. Účinnými mechanismy odvětrávání je původní teplota svítící lampy zredukována z 322 °C na 24 °C v místě dopadu na stěnu měřicí komůrky. Systémem optických filtrů je světelné spektrum vyzařované halogenovou lampou upraveno tak, aby na stěnu komůrky dopadalo záření, které se složením spektra blíží záření PhAR.

Intenzita záření, které dopadá na stěnu komůrky je zajištěna rastrem s kontinuálně se zvyšující hustotou na otočném perforovaném kotouči. Jeho poloha je řízena potenciometrem – buď v manuálním režimu (kontrolní jednotka) nebo v automatickém režimu podle zvoleného programu. Kotouč je umístěný uvnitř jednotky, přímo v dráze světelného paprsku. Intenzitu dopadajícího světla na stěnu komůrky lze regulovat v rozsahu 0 až 2000 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$.

Na celou plochu měřicí komůrky dopadají světelné paprsky kolmo, protože je světelný zdroj uvnitř jednotky kosinově korigovaný, zároveň je dosaženo homogenní intenzity na celou plochu komůrky.

Jednotka s měřicí komůrkou

Pro měření koncentrace kyslíku ve vodě je důležitá konstantní teplota během celého experimentu. Z tohoto důvodu je jednotka napojena na chladicí zařízení s rezervoárem vody. Chladicí zařízení zajišťuje neustálou cirkulaci vody z rezervoáru systémem hadiček do těla jednotky, čímž je zajištěna stabilní teplota během celého experimentu.

Tělo jednotky s měřicí komůrkou je vyrobeno z eloxovaného hliníku. Tento materiál má napomoci stabilní teplotě během experimentu a zároveň brání korozi.

Měřicí komůrka je ve své podstatě válcovitá kyveta o objemu cca 3 cm³. V těle jednotky se nachází dva otvory – vstupy pro kyslíkovou elektrodu a pro elektrodu měřící změny pH. Na těle jednotky, ve středu kyvety, se nachází otvor pro umístění elektromagnetického míchadla.

Na obvodové stěně kyvety se nachází drobný otvor, který slouží k plnění kyvety vzorkem za pomoci injekční stříkačky. Celá kyveta je odnímatelná a lze ji snadno vyčistit. Na stěně jednotky se nacházejí dvě čidla, sloužící k zaznamenávání hodnot intenzity světla (PFD 2 z vnějšku kyvety a PFD 3 v měřicím prostoru). Uvnitř měřicího prostoru se také nachází čidlo pro kontrolu teploty.

Kyslíková elektroda

Se zařízením Illuminova je kompatibilní kyslíková elektroda MI-730 (Microelectrodes, Inc., USA). Jedná se o platinovou mikroelektrodu Clarkova typu s teflonovou membránou, která je uzavřena v kovovém pouzdře (ochrana elektrody před mechanickým poškozením).

Software CAMP

Pro záznam hodnot z čidel umístěných na jednotce s měřicí komůrkou a hodnot z kyslíkové elektrody byl vytvořen software CAMP (Computer-Assisted Monitoring of Photosynthesis). Během celého experimentu je naměřeno celkem 600 hodnot (řádků ve výsledkovém souboru), intervaly ve kterých jsou hodnoty měřené, jsou závislé na délce celého experimentu.

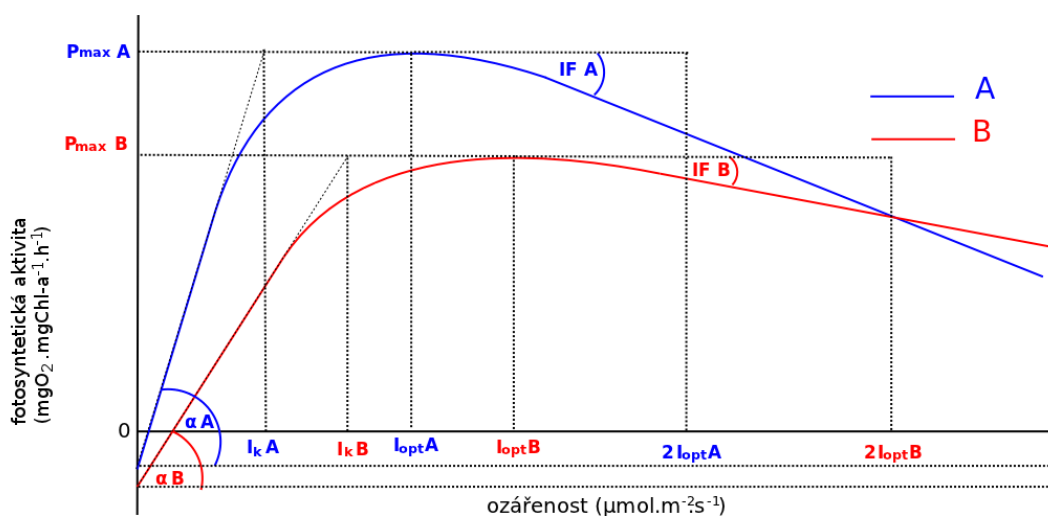
2.5.2. Režimy měření P-I křivky

Fotosyntetická aktivita je vyjádřena jako produkce kyslíku (v mg) na jeden mg chlorofylu-a za hodinu ($\text{mgO}_2 \cdot \text{mgChl-a}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$). Pro matematické vyjádření

fotosyntetické aktivity jako produkce kyslíku jsou používány P-I křivky (Photosynthesis – Irradiance Response Curves, Falkowski, Raven 2007). Jejich grafické vyjádření ukazuje změnu fotosyntetické aktivity v závislosti na intenzitě osvětlení.

Obrázek 1 ukazuje základní parametry P-I křivek, jejich vymezení. Zároveň srovnává fotosyntetickou aktivitu fytoplanktonu přizpůsobenému k nižším ozářenostem (křivka A) a k vyšším ozářenostem (křivka B).

Fytoplankton adaptovaný k nízkým intenzitám světla (křivka A) dosahuje vyšší fotosyntetické účinnosti (α A), nižšího saturačního bodu (I_k A) a vyšší maximální fotosyntetické kapacity (P_{max} A) je dosaženo při nižší hodnotě ozářenosti (I_{opt} A). Při dalším nárůstu ozářenosti dochází k výraznější fotoinhibici (IF A). Fytoplankton adaptovaný k vysokým ozářenostem má zpravidla nižší fotosyntetickou účinnost (α B), vyšší saturační bod (I_k B) a maximální fotosyntetické kapacity (P_{max} B) dosaženo při vyšších intenzitách ozářenosti (I_{opt} B). Fotoinhibice (IF B) není tak výrazná.



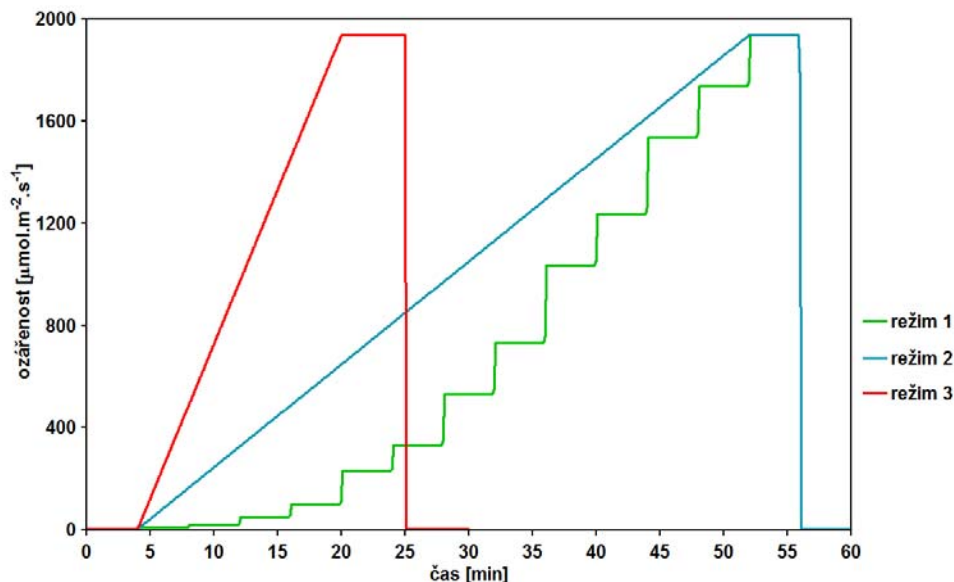
Obrázek 1: Porovnání P-I křivek fytoplanktonu přizpůsobeného k: A) nižším hodnotám ozářenosti, B) vyšším hodnotám ozářenosti. Srovnání parametrů P_{max} , α , I_k , I_{opt} , IF.

Pro stanovení P-I křivek byly testovány tři režimy měření:

- režim 1 – expozice v délce trvání 60 minut, postupné navyšování ozářenosti v rozsahu od 0 do $1940 \mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$, ustálení fotosyntetické aktivity během čtyřminutového intervalu s konstantní ozářeností,
- režim 2 – expozice v délce trvání 60 minut, kontinuální navyšování ozářenosti v rozsahu od 0 do $1940 \mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$,

- režim 3 – expozice v délce trvání 30 minut, kontinuální navyšování ozáření v rozsahu od 0 do $1940 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$.

Srovnání těchto režimů ukazuje obrázek 2.



Obrázek 2: Grafické zobrazení tří režimů měření pro stanovení P-I křivky. Režim 1 (expozice 60 minut, postupný nárůst ozáření, ustálení FA během 4-minutového intervalu), režim 2 (expozice 60 minut, kontinuální nárůst ozáření), režim 3 (expozice 30 minut, kontinuální navyšování ozáření).

2.5.3. Příprava experimentu

Před každým měřením byla nutná kalibrace elektrody. Kalibrace elektrody probíhala v měřicí komůrce, aby nedocházelo ke zbytečné manipulaci s elektrodou. Po dobu cca 60 minut byla elektroda polarizována. Během této doby docházelo ke 100% sycení destilované vody kyslíkem při teplotě 20°C . Destilovaná voda byla umístěna v kádince do vodní lázně v rezervoáru chladícího zařízení. Sycení vody probíhalo za neustálého provzdušňování malým akvaristickým kompresorem. Po polarizaci elektrody byla destilovaná voda z komůrky vyměněna za kyslíkem 100% nasycenou destilovanou vodou a adjustován signál elektrody. Poté byl spuštěn 60-minutový režim měření. Účelem tohoto měření (destilovaná voda nasycená na 100% kyslíkem) bylo zjistit stabilitu signálu elektrody a korigovat případný drift.

2.5.4. Primární data, výpočet fotosyntetické aktivity

Výsledkové tabulky byly z textového formátu převedeny do formátu .xls. Tento soubor obsahoval 600 řádků (záznamů) měření aktuální koncentrace kyslíku, jako nasycení vody kyslíkem v procentech. Dále výsledkový soubor obsahoval hodnoty

pro čas (s), teplotu (°C), rychlost míchání, změnu v nasycení kyslíkem vůči předchozímu kroku a intenzitu světla.

Data byla převedena do souboru (připravená šablona v programu Excel), který zajišťoval výpočet fotosyntetické aktivity. Závislost fotosyntetické aktivity (FA) na intenzitě světla byla vynesena do grafu (průměrné hodnoty FA vůči hodnotám intenzity světla za zvolený časový interval).

Výpočet parametrů P-I křivky byl proveden ve statistickém programu GraphPad Prism 4 metodou nelineární regrese, jako model byl použit exponenciální vztah (1) (Platt, 1980). Pro odhad počátečního sklonu (slope) tj. světelně závislé části P-I křivky byla použita lineární regrese (LR) pro zpravidla čtyři nejnižší intenzity světla. Takto určený počáteční slope P-I křivky srovnatelný pro všechna měření.

$$P = P_m T \cdot \left(1 - e^{\frac{-S \cdot I}{P_m T}}\right) \cdot \left(e^{\frac{-b \cdot I}{P_m T}}\right) - R \quad (1)$$

P je fotosyntetická aktivita, $P_m T$ je maximální teoretická fotosyntetická kapacita, I je ozáření, R je respirace, s je slope (úhel, který svírá počáteční lineární část křivky s časovou osou x), b je fotoinhibiční koeficient.

2.5.5. Srovnání režimů pro měření fotosyntetické aktivity

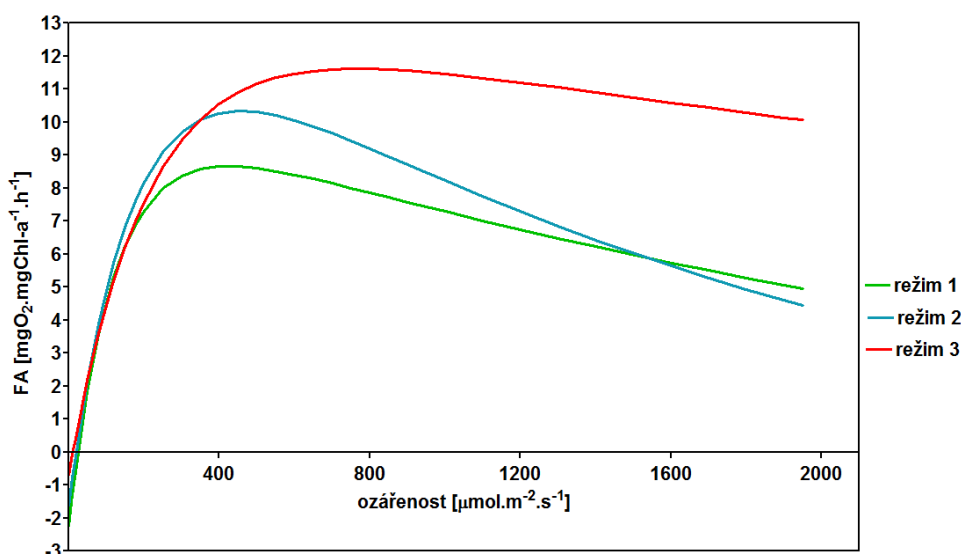
Výsledek stanovení parametrů P-I křivky ve třech režimech měření ukazuje tabulka 1 a obrázek 3. Režim 1 byl používán jako standardní pro stanovení parametrů P-I křivek během sezón 2008 – 2011. Režimy 2 a 3 byly testovány spolu s režimem 1, jako srovnávací měření během sezón 2010 – 2011. Cílem porovnání těchto režimů bylo zjistit, zda lze zjednodušit a zkrátit expozici a čas experimentu.

Statistický test ANOVA (jednoduché třídění) prokázal, že všechny parametry jsou pro tři režimy měření statisticky odlišné ($P < 0,05$). Podle “Tukey's Multiple Comparison Test“ jsou parametry α LR, I_k LR a IF signifikantně odlišné ve všech režimech měření. Parametry P_{max} a I_{opt} se liší v režimu 1 a 3. Pouze hodnoty P_{max} a I_{opt} z režimů 1 a 2 a z režimů 2 a 3 lze považovat za homogenní skupiny.

Tabulka 1: Srovnání základních charakteristik P-I křivek pro tři režimy měření.

	P_{\max}	hs	α LR	hs	I_k LR	hs	I_{opt}	hs	IF	hs
	AVG + STD min - max		AVG + STD min - max		AVG + STD min - max		AVG + STD min - max		AVG + STD min - max	
režim 1 N=16	12,58 + 3,42 6,07 - 20,39	a	0,089 + 0,027 0,063 - 0,171	a	144 + 27 81 - 206	a	442 + 64 310 - 569	a	0,0031 + 0,0009 0,0016 - 0,0044	a
režim 2 N=16	13,52 + 3,73 5,55 - 22,57	ab	0,058 + 0,016 0,032 - 0,101	b	232 + 21 171 - 268	b	465 + 69 341 - 592	ab	0,0047 + 0,0017 0,0018 - 0,0089	b
režim 3 N=16	14,45 + 3,98 7,42 - 22,82	b	0,045 + 0,017 0,020 - 0,088	c	334 + 71 247 - 525	c	862 + 158 608 - 1121	b	0,0017 + 0,0007 0,0008 - 0,0030	c
ANOVA	P = 0,0239		P < 0,0001		P < 0,0001		P < 0,0001		P < 0,0001	

Pozn.: statistický test pro distribuci dat, Komolgorov – Smirnov test. Hodnoty P_{\max} a IF vykazují normální rozdělení u všech režimů měření. Režim 2 vykazuje normální distribuci dat ve všech parametrech. Normální rozdělení vykazují i parametry I_k a I_{opt} pro režim 1. KS testem nebylo potvrzeno normální rozdělení dat pro parametr α v režimu 1 a pro parametry α , I_k a I_{opt} v režimu 3. Lze předpokládat, že při větším počtu opakování by bylo normální rozdělení dat prokázáno, proto lze použít robustní ANOVU pro statistické vyhodnocení. Stejná písmena ve sloupci hs označují homogenní skupinu (podle “Tukey's Multiple Comparison Test“ na hladině významnosti $\alpha = 0,95$).



Obrázek 3: Srovnání P-I křivek stanovených podle tří režimů měření. Závislost FA ($\text{mgO}_2 \cdot \text{mgChl-a}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$) na ozáření ($0\text{-}1940 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$), Rod, 18.6.2010, sinice a chlorokokální řasy.

Zjištěné parametry P-I křivek pro tři režimy měření v tabulce:

parametr	režim 1	režim 2	režim 3
P_{\max}	8,67	11,62	10,34
α LR	0,063	0,036	0,045
I_k LR	138	325	229
I_{opt}	424	765	457
IF	0,0022	0,0012	0,0037
I_0 LR	29	2	18
R LR	1,84	0,08	0,83

Nejvyšší průměrná hodnota P_{\max} ($14,45 \text{ mgO}_2 \cdot \text{mgChl-a}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$) byla zjištěna během zkráceného 30-minutového režimu s kontinuálním nárůstem ozáření (režim 3) a nejnižší průměrné hodnoty P_{\max} ($12,58 \text{ mgO}_2 \cdot \text{mgChl-a}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$) při režimu 1 (expozice 60 minut, postupné navyšování ozáření ve 4-minutových intervalech).

Nejvyšší průměrná hodnota α $0,089 \text{ (mgO}_2 \cdot \text{mgChl-a}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}) \cdot (\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1})^{-1}$ byla zjištěna při režimu 1, nejnižší průměrná hodnota α $0,045 \text{ (mgO}_2 \cdot \text{mgChl-a}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}) \cdot (\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1})^{-1}$ byla zjištěna pro režim 3.

Nejrychleji bylo dosaženo saturačního bodu i optimální ozáření při režimu 1, kdy průměrná hodnota I_k byla $144 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ a průměrná hodnota I_{opt} byla $442 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$. Nejpozději docházelo k saturaci fotosyntetického aparátu a k maximální fotosyntetické kapacitě během režimu 3, kdy průměrná hodnota I_k dosahovala $334 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ a průměrná hodnota I_{opt} $862 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$.

Nejvýrazněji se projevila fotoinhibice při režimu 2 (expozice 60 minut, kontinuální nárůst intenzity světla), kde IF dosahoval průměrné hodnoty

0,0047 (mgO₂.mgChl-a⁻¹.h⁻¹).(μ mol.m⁻².s⁻¹)⁻¹. Při stanovení fotosyntetické aktivity v režimu 3 byla fotoinhibice nejméně patrná a IF dosáhlo průměrné hodnoty 0,017 (mgO₂.mgChl-a⁻¹.h⁻¹).(μ mol.m⁻².s⁻¹)⁻¹.

Rychlý nárůst ozáření u režimů 2 a 3 vedl ke stanovení odlišných parametrů P-I křivek. Vyšší fotosyntetická účinnost (α) vedla k rychlejšímu dosažení maximální fotosyntetické kapacity, tedy hodnoty P_{max} bylo dosaženo při nižší ozáření (I_{opt}). Analogicky při vyšší fotosyntetické účinnosti bylo dosaženo dříve i kompenzačního bodu (I_k). Pozdější dosažení maximální fotosyntetické kapacity se projevilo i nižší fotoinhibicí.

Statistické vyhodnocení parametrů tří režimů měření ukazuje na značné rozdíly. Režimy s kontinuálním nárůstem ozáření (režim 2 a 3) mají nižší počáteční fotosyntetickou účinnost, protože reakční centra fotosystému II nedokáží na změnu ozáření reagovat dostatečně rychle a dochází ke zpoždění ve fotosyntetické aktivitě. Saturačního bodu a maximální fotosyntetické kapacity je v režimech 2 a 3 dosaženo později (vyšší hodnoty I_k a I_{opt}). Tyto výsledky jsou ve shodě s metodickými pokusy měření fotosyntézy, které uvádí Macedo et al. 2002. Příliš krátké expozice, kdy nedochází k ustavení lineární odpovědi fotosyntetického aparátu na danou intenzitu světla a příliš dlouhé, kdy je prohloubena fotoinhibice mohou vést ke zkresleným výsledkům.

Aby došlo k ustálení fotosyntézy, je nutné používat režim měření se čtyřminutovými intervaly o konstantní ozáření. Při měření v režimech s kontinuálním nárůstem ozáření dochází ke zpoždění fotosyntézy. Saturačního bodu a maximální fotosyntetické kapacity je dosaženo při vyšších intenzitách ozáření než při měření v režimu s postupným navyšováním intenzity světla.

2.6. Výpočet denní plošné primární produkce fytoplanktonu

Pro výpočet čisté primární produkce eutrofních rybníků na Třeboňsku byl použit model denního integrálu primární produkce (Talling 1957)(2).

$$NPP = \left(\frac{Chl_a \cdot P_{max}}{\epsilon_{PhAR}} \right) \cdot \ln \left(\frac{I_0}{0,5I_k} \right) \cdot T \quad (2)$$

NPP je denní integrál primární produkce vyjádřené jako produkce kyslíku [mg.m⁻².den⁻¹], **Chl-a** je koncentrace chlorofylu-a [mg.m⁻³], **P_{max}** je maximální fotosyntetická kapacita [mgO₂.mgChl-a⁻¹.h⁻¹], ϵ_{PhAR} je extinkční koeficient rybníční vody pro radiaci v oblasti 400–750 nm (PhAR) [m⁻¹], **I₀** je denní průměr dopadajícího PhAR [mol.m⁻².h⁻¹], **I_k** je počátek světelné saturace P-I křivky [mol.m⁻².h⁻¹], **T** je délka dne [h].

Model vychází z obecného vztahu mezi rychlostí fotosyntézy a intenzitou světla a je postaven na parametrech, které určují charakteristický hloubkový profil (v podstatě P-I křivku) ve vodním sloupci. Parametry modelu jsou maximální fotosyntetická kapacita (P_{\max}), počátek světelné saturace (I_k) a vertikální extinkční koeficient (ϵ_{PhAR}). Spolu s průměrnou intenzitou vstupujícího světla (subsurface - podhladinová ozáření) a délkou dne umožňují stanovit odhad primární produkce pod jednotkou plochy. Pechar (2006) zjistil velmi dobrou korelaci mezi výsledky přímého měření primární produkce (kyslíkovou metodou *in situ* a výpočtem podle modelu právě ve velmi eutrofních třeboňských rybnících).

Použití modelu umožňuje provést odhad sezónního průběhu primární produkce na základě denních dat o radiaci a extinkčním koeficientu. V průběhu sezón 2008 – 2010 byly na rybnících Rod a Klec instalovány automatické meteorologické stanice (Fiedler-Magr M40), které zaznamenávají data v intervalech 20 min. Denní suma záření byla zaznamenáváno pyranometrickým čidlem (Kipp-Zonen CM3 pro globální radiaci 300-2500 nm) a vyjádřena v jednotkách $\text{Wh}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{den}^{-1}$. Průměrná podhladinová fotosynteticky aktivní radiace ($\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{h}^{-1}$) byla vypočtena na jako 46 % globální radiace s korekcí 15% na odraz od hladiny. Měření PhAR radiace dvěma sférickými ponornými sensory (LI-192SA) v různých hloubkách zaznamenaná v časovém rozmezí 11-13 hod SEČ byla použita pro výpočet denní hodnoty extinkčního koeficientu (3).

$$\epsilon_{\text{PhAR}} = \frac{-\ln\left(\frac{I_Z}{I_0}\right)}{h(0-Z)} = \frac{(\ln I_0 - \ln I_Z)}{h} \quad (3)$$

ϵ_{PhAR} je extinkční koeficient rybniční vody pro fotosynteticky aktivní radiaci, I_0 je intenzita světla (PhAR) měřená pod hladinou, I_Z je intenzita světla (PhAR) měřená v hloubce Z , h je hloubka.

Hodnoty denní primární produkce vypočítané podle rovnice (2) je nutné vztáhnout k průměrné radiaci PhAR ve vodním sloupci. Průměrná radiace PhAR (Rad_m) udává procentické zastoupení dopadající podhladinové radiace, které proniká až do hloubky Z_m . Hodnota Rad_m je vypočítaná podle vztahu (4),

$$\text{Rad}_m = I_{\text{pod hladinou}} \cdot I_R \quad (4)$$

kde Rad_m je průměrná radiace PhAR ve vodním sloupci, $I_{\text{pod hladinou}}$ je radiace PhAR dopadající těsně pod hladinu a I_R je relativní ozáření.

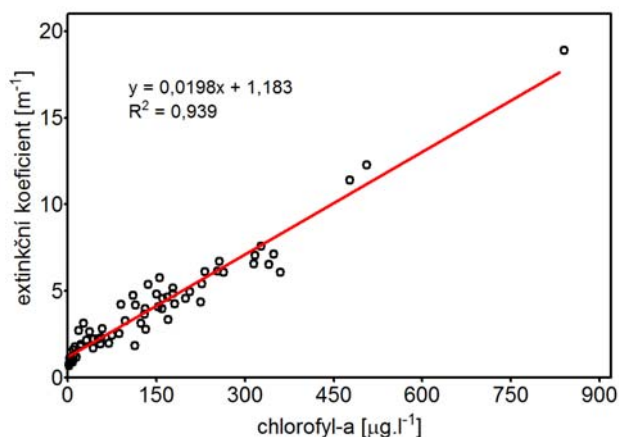
Výpočet relativní ozářenosti I_R vychází ze vztahu (5) (Sterner et al. 1997),

$$I_R = \frac{1 - e^{-\epsilon_{PhAR} \cdot Z_m}}{-\epsilon_{PhAR} \cdot Z_m} \quad (5)$$

kde ϵ_{PhAR} je extinkční koeficient pro fotosynteticky aktivní záření, Z_m je hloubka míchané vrstvy, která je pro rybníky stanovena jako průměrná hloubka přibližně stejná pro všechny lokality a dána jako 1 m.

Stanovení koncentrace chlorofylu-a probíhalo v týdenním intervalu v rámci pravidelného monitoringu vybraných rybníků. Koncentrace chlorofylu-a pro jednotlivé dny byly získány vyhlazením křivky sezónního průběhu metodou kubických splínů a interpolací ve frekvenci 1 den (software Prism4, Graphpad Inc.)

Stanovení extinkčního koeficientu pomocí dvou čidel umístěných ve vodním sloupci nemusí být přesné. Ačkoli jsou jejich umístění a stav pravidelně kontrolovány, může dojít k nenadálým změnám, které kontinuitu měření naruší (změny výšky hladiny, nečistota na čidle) a získané hodnoty pak neodpovídají reálné situaci. Takto zjištěná zřetelně chybná měření bylo možné nahradit výpočtem extinkčního koeficientu z korelačních vztahů s koncentrací chlorofylu-a a hodnot průhlednosti (obrázek 4).



Obrázek 4: Závislost extinkčního koeficientu (ϵ_{PhAR}) na koncentraci chlorofylu-a. Data: Rod 2010 automatická měření, Čerovská 1997 – třeboňské rybníky 1994, Fott 1968 a Fott, Pechar 1977-1978, blatenské rybníky.

Jako člen projektového týmu jsem samostatně odebírala část vzorků, měřila fotosyntézu včetně zvládnutí instrumentace a zpracování dat P-I křivek. Pro výpočet primární produkce jsem použila zpracovaná data o radiaci a extinkčním koeficientu, které připravila Ing. Ivana Beděrková (ZF JU v Českých Budějovicích). Následné vyhodnocení a zpracování dat o primární produkci je moje vlastní práce.

3. Výsledky

3.1. Fotosyntetická aktivita fytoplanktonu

Výsledky měření fotosyntetické aktivity přirozených populací fytoplanktonu (64 experimentů) a kultur (11 experimentů) jsou shrnuty v tabulce 3. Pro testování rozdílů základních parametrů P-I křivek byly použity i výsledky měření ze sezóny 2007 (Tesařová 2008). Přirozený fytoplankton byl rozdělen do třech skupin, podle zastoupení dominantních taxonů ve vzorku. Čtvrtou skupinu tvořily kultury sinic (tabulka 2).

Tabulka 2: Základní rozdělení - tři skupiny přirozených populací fytoplanktonu dle dominantních taxonů a jedna skupina kultur sinic.

Skupina	Dominantní taxony	nejčastější rody ve skupině	počet experimentů
1	Cyanobacteria	<i>Anabaena</i> , <i>Microcystis</i> , <i>Planktothrix</i> , <i>Aphanizomenon</i>	27
2	směs Cyanobacteria a Chlorophyceae	kombinace taxonů ze skupin 1 a 3 v poměrech cca 1:1	28
3	Chlorophyceae, Dinophytata, Euglenophyta	<i>Scenedesmus</i> , <i>Pediastrum</i> , <i>Ceratium</i> , <i>Euglena</i>	9
4	kultury – Cyanobacteria	<i>Anabaena</i> sp. div.	11

Statistické zhodnocení variability parametrů P-I křivek je shrnuto v tabulce 3.

Statistický test (ANOVA jednoduché třídění) prokázal, že přirozené populace fytoplanktonu (skupiny 1, 2 a 3) nevykazují v P_{\max} signifikantní rozdíl ($P > 0,05$). Ale všechny tři skupiny se ve sledovaných parametrech signifikantně liší od kultur (skupina 4) ($P < 0,01$). ANOVA pro parametr α sice poskytla výsledek, který ukazuje na signifikantní rozdíl mezi sledovanými skupinami, ale srovnávací post-test mezi vzájemnými kombinacemi dvou skupin žádný statisticky významný rozdíl ($P > 0,05$) nepotvrdil. V testu parametru I_k byl statisticky významný rozdíl pouze mezi skupinami 1 a 4 ($P < 0,01$), skupiny 2, 3 lze považovat za homogenní se skupinou 1 a stejně tak skupiny 2 a 3 se skupinou 4. ANOVA pro parametr I_{opt} ukazuje, že výsledky se signifikantně liší, srovnávací post-test ukazuje na signifikantní odlišnost skupiny 3 od všech ostatních ($P < 0,01$). IF (fotoinhibiční faktor) nevykazuje žádný statisticky významný rozdíl v rámci testovaných skupin fytoplanktonu a kultur.

Tabulka 3: Parametry P-I křivky pro tři skupiny přirozeného fytoplanktonu a skupinu kultur sinic.

skupina	P_{max}	hs	α LR	hs	I_k LR	hs	I_{opt}	hs	IF	hs
	AVG + STD		AVG + STD		AVG + STD		AVG + STD		AVG + STD	
	min - max		min - max		min - max		min - max		min - max	
1 . Cyanobacteria N = 27	12,63 + 4,03 2,50 - 20,54	a	0,083 + 0,025 0,023 - 0,150	a	155 + 42 67 - 287	a	488 + 121 257 - 858	a	0,0034 + 0,0018 0,0002 - 0,0075	a
2 . směs Cyanobacteria + Chlorophyceae N=28	12,22 + 3,78 5,68 - 20,39	a	0,098 + 0,036 0,047 - 0,222	a	133 + 49 47 - 267	ab	413 + 96 202 - 569	a	0,0032 + 0,0012 0,0011 - 0,0062	a
3 . Chlorophyceae, Dinophyta, Euglenophyta N=9	14,09 + 2,45 10,23 - 17,55	a	0,098 + 0,038 0,056 - 0,189	a	154 + 35 84 - 203	ab	827 + 635 417 - 1940	b	0,0023 + 0,0025 (-0,0028)-0,0042	a
4 . kultury N=11 ANOVA	7,12 + 3,49 2,26 - 12,66 P = 0,0002	b	0,069 + 0,028 0,022 - 0,108 P = 0,0434	a	106 + 32 59 - 150 P = 0,0088	b	382 + 83 237 - 503 P = 0,0001	a	0,0027 + 0,0026 0,0011 - 0,0099 NS (P=0,3246)	a

Pozn.: statistický test pro distribuci dat, Komolgorov – Smirnov test $P > 0,10$ – NS. Hodnoty P_{max} a I_k mají normální rozdělení. Parametry α a I_{opt} vykazují normální rozdělení u skupin 1, 2 a 4. U skupiny 3 nebylo normální rozdělení v těchto parametrech KS testem potvrzeno. Důvodem může být jednak menší počet opakování a zároveň zařazení dvou experimentů (dominantní Euglenophyta), které vykazovaly zcela odlišnou fotosyntetickou aktivitu a tvořily odlehle hodnoty. Pro hodnoty IF nebylo normální rozdělení prokázáno. Za předpokladu, že parametry α , I_{opt} a IF by měly při větším počtu opakování normální rozdělení, lze ANOVU použít jako robustní metodu. Stejná písmena v sloupci hs označují homogenní skupinu (podle “Tukey's Multiple Comparison Test“ na hladině významnosti $\alpha = 0,95$).

3.1.1. Maximální fotosyntetická kapacita (P_{\max})

Průměrná hodnota P_{\max} u přirozených populací byla 12,65 $\text{mgO}_2 \cdot \text{mgChl-a}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$, nejnižší hodnota byla zjištěna ve skupině 1 a činila 2,50 $\text{mgO}_2 \cdot \text{mgChl-a}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$, nejvyšší hodnota byla zjištěna také ve skupině 1 a dosahovala hodnoty 20,54 $\text{mgO}_2 \cdot \text{mgChl-a}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$. Oproti tomu u kultur (skupina 4) dosahovala průměrná hodnota jen 7,12 $\text{mgO}_2 \cdot \text{mgChl-a}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$, nejnižší hodnota P_{\max} dosahovala 2,26 $\text{mgO}_2 \cdot \text{mgChl-a}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$ a nejvyšší hodnota 12,66 $\text{mgO}_2 \cdot \text{mgChl-a}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$.

3.1.2. Fotosyntetická účinnost – slope (α)

Průměrná hodnota α u přirozených populací byla 0,092 $(\text{mgO}_2 \cdot \text{mgChl-a}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}) \cdot (\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1})^{-1}$, nejnižší hodnota byla zjištěna ve skupině 1 a činila 0,023 $(\text{mgO}_2 \cdot \text{mgChl-a}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}) \cdot (\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1})^{-1}$, nejvyšší hodnota byla zjištěna ve skupině 2 a dosahovala 0,222 $(\text{mgO}_2 \cdot \text{mgChl-a}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}) \cdot (\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1})^{-1}$. U kultur (skupina 4) dosahovala průměrná hodnota 0,069 $(\text{mgO}_2 \cdot \text{mgChl-a}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}) \cdot (\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1})^{-1}$, nejnižší hodnota α dosahovala 0,022 $(\text{mgO}_2 \cdot \text{mgChl-a}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}) \cdot (\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1})^{-1}$ a nejvyšší hodnota 0,108 $(\text{mgO}_2 \cdot \text{mgChl-a}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}) \cdot (\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1})^{-1}$.

3.1.3. Saturační bod (I_k)

Průměrná hodnota I_k u přirozených populací dosahovala 145 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, nejnižší hodnota (47 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$) byla zjištěna ve skupině 2 a nejvyšší hodnota (287 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$) byla zjištěna ve skupině 2. U kultur (skupina 4) dosahovala průměrná hodnota jen 106 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, nejnižší hodnota I_k dosahovala 59 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ a nejvyšší hodnota 150 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$.

3.1.4. Optimální ozáření (I_{opt})

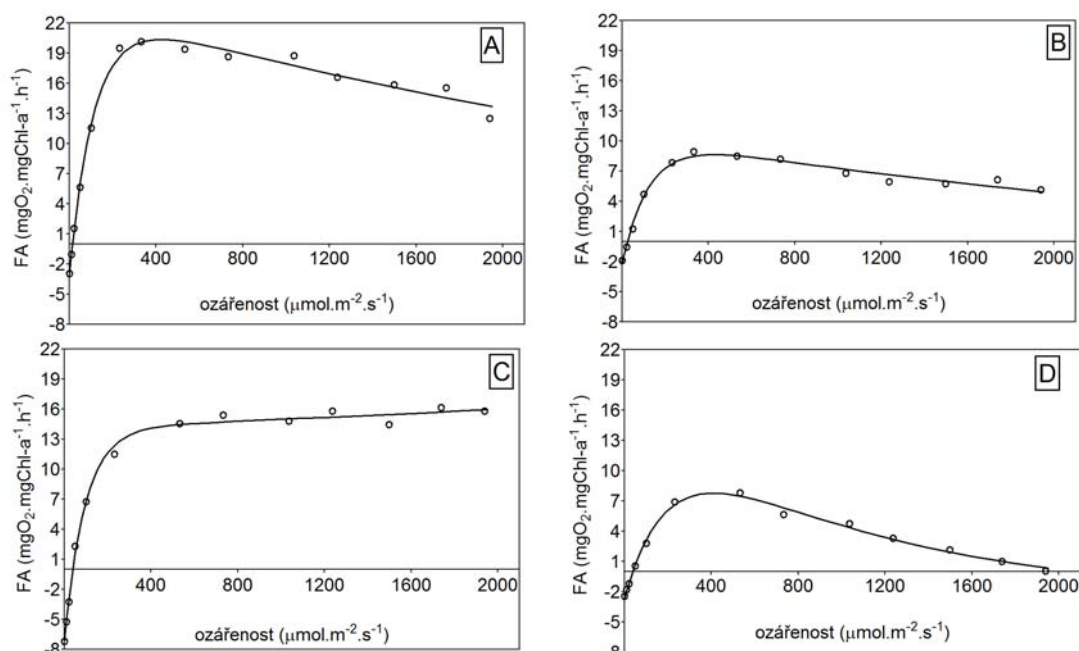
Průměrná hodnota I_{opt} u přirozených populací dosahovala 503 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, nejnižší hodnota byla zjištěna ve skupině 2 a činila 202 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, nejvyšší hodnota byla zjištěna ve skupině 3 a dosahovala výše nejméně 1940 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$. U kultur (skupina 4) dosahovala průměrná hodnota 382 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, nejnižší hodnota I_{opt} dosahovala 237 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ a nejvyšší hodnota 503 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$.

3.1.5. Fotoinhibiční faktor (IF)

Průměrná hodnota IF u přirozených populací byla 0,0032 $(\text{mgO}_2 \cdot \text{mgChl-a}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}) \cdot (\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1})^{-1}$. Záporná hodnota -0,0028 $(\text{mgO}_2 \cdot \text{mgChl-a}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}) \cdot (\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1})^{-1}$ byla

zjištěna ve skupině 3 (pro vzorky s dominancí Euglenophyta) a znamená, že v celém rozsahu intenzit světla měla fotosyntéza stoupající trend. Nejvyšší hodnota IF u přirozeného fytoplanktonu byla zjištěna ve skupině 1 a dosahovala výše $0,0075 \text{ (mgO}_2\text{.mgChl-a}^{-1}\text{.h}^{-1}\text{).(\mu\text{mol.m}^{-2}\text{.s}^{-1})^{-1}}$. U kultur (skupina 4) dosahovala průměrná hodnota $0,0027 \text{ (mgO}_2\text{.mgChl-a}^{-1}\text{.h}^{-1}\text{).(\mu\text{mol.m}^{-2}\text{.s}^{-1})^{-1}}$, nejnižší hodnota IF dosahovala $0,0011 \text{ (mgO}_2\text{.mgChl-a}^{-1}\text{.h}^{-1}\text{).(\mu\text{mol.m}^{-2}\text{.s}^{-1})^{-1}}$ a nejvyšší hodnota $0,0099 \text{ (mgO}_2\text{.mgChl-a}^{-1}\text{.h}^{-1}\text{).(\mu\text{mol.m}^{-2}\text{.s}^{-1})^{-1}}$.

Ačkoli přirozené populace vykazují podobnou fotosyntetickou aktivitu, mohou se vyskytnout značné rozdíly ve všech sledovaných parametrech P-I křivky. Variabilitu parametrů demonstruje obrázek 5 a tabulka 4.

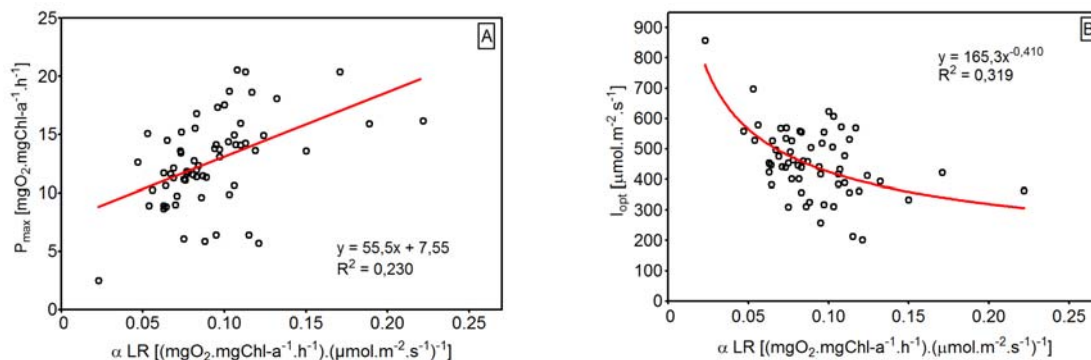


Obrázek 5: Srovnání P-I křivek různého typu fytoplanktonu. Závislost fotosyntetické aktivity FA (mg O₂, mgChl-a⁻¹.h⁻¹) na ozáření I (μmol.m⁻².s⁻¹).

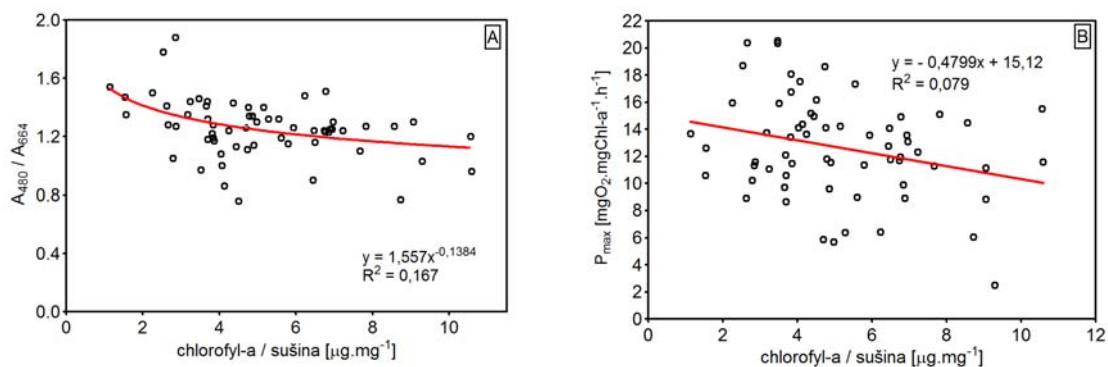
experiment	fytoplankton	P _{max}	α	I _k	I _{opt}	IF
A	Chlorophyceae, Cyanobacteria	20,39	0,171	119	422	0,0040
B	Cyanobacteria, Chlophyceae	8,67	0,063	132	424	0,0022
C	<i>Euglena</i>	15,93	0,189	84	1940	-0,0011
D	kultura – <i>Anabaena</i>	7,78	0,060	131	410	0,0049

3.1.6. Vztahy mezi parametry P-I křivky

Vysoké hodnoty maximální fotosyntetické kapacity a vysoké hodnoty fotosyntetické účinnosti ukazují na vyšší efektivitu fotosyntézy při nízkých intenzitách osvětlení. Tomu odpovídá pozitivní lineární regrese, závislost P_{\max} na α , která je statisticky průkazná ($P < 0,0001$), ale není příliš těsná, $R^2 = 0,23$ (obrázek 6A).



Obrázek 6: A) Závislost maximální fotosyntetické kapacity (P_{\max}) na fotosyntetické účinnosti (α). Skupina přirozených populací fytoplanktonu, režim měření 1 (N = 64). LR, $P < 0,0001$. B) Závislost optimální ozáření (I_{opt}) na fotosyntetické účinnosti (α LR). Skupina přirozených populací fytoplanktonu, režim měření 1 (N = 62). NR.

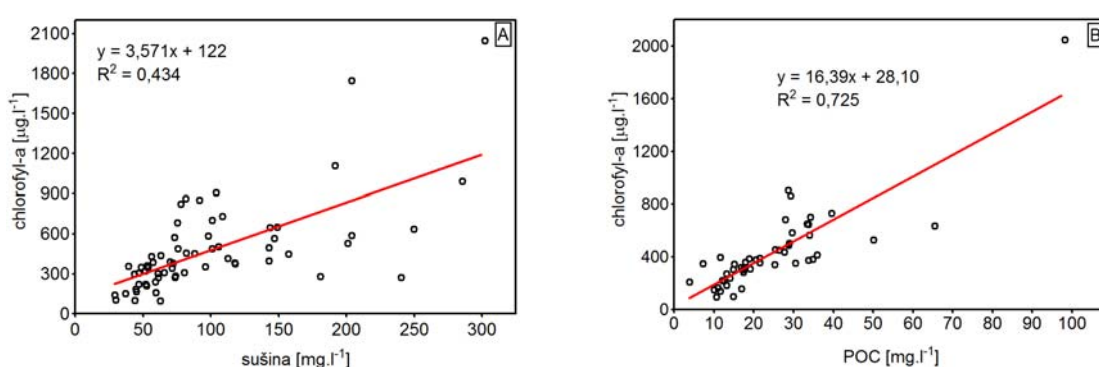


Obrázek 7: A) Závislost poměru A_{480}/A_{664} na poměru chlorofyl-a v sušině (Chl-a/DW). Skupina přirozených populací fytoplanktonu, režim měření 1 (N = 64). NR. B) Závislost maximální fotosyntetické kapacity (P_{\max}) na poměru chlorofyl-a v sušině (Chl-a/DW). Skupina přirozených populací fytoplanktonu, režim měření 1 (N = 50).

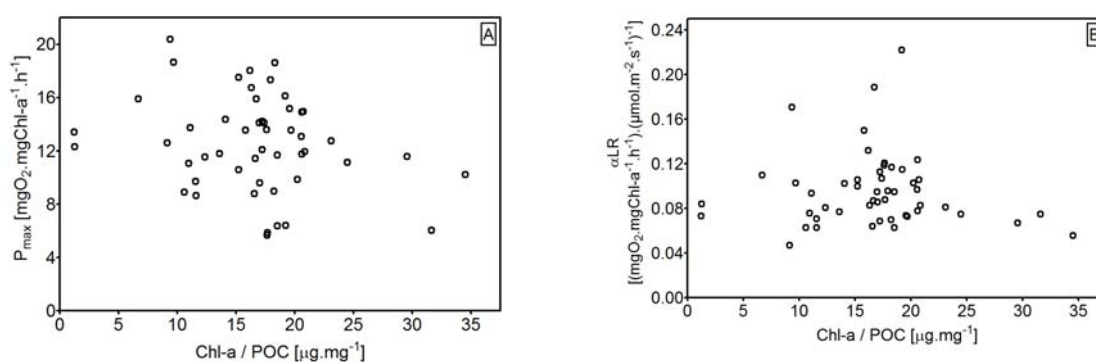
Fotosyntetická účinnost souvisí s mírou fotoinhibice. S vyšší fotosyntetickou účinností je vyšší i hodnota fotoinhibičního faktoru. Vyšší hodnota IF ukazuje na prudší pokles fotosyntetické aktivity při intenzitách světla nad I_{opt} . Vyšší účinnost fotosyntézy při nízkých ozářeních znamená, že fotosyntetický aparát je citlivější na vysoké intenzity ozáření. Závislost IF na α LR je statisticky průkazná ($P = 0,0163$), ale hodnota determinačního koeficientu je velmi nízká $R^2 = 0,092$ (nezobrazeno).

Fytoplankton adaptovaný na nižší intenzity ozáření vykazuje vyšší P_{\max} při nižších hodnotách optimální ozáření (I_{opt}). Závislost I_{opt} na α lépe než lineární regrese popisuje klesající mocnná křivka (obrázek 6B). Hodnota determinačního koeficientu je $R^2 = 0,319$.

Charakter P-I křivek a jejich interpretace souvisí s obsahem pigmentu v biomase sinic a řas a s jejich pigmentovým složením. Obrázek 7A ukazuje vztah mezi poměrem absorbance při vlnových délkách 480 a 664 nm (A_{480}/A_{664}) extraktu (aceton/metanol) pigmentů a obsahem chlorofylu-a v sušině sestonu. Z dat je patrné, že pokles poměru A_{480}/A_{664} volně koreluje s vyšším obsahem chlorofylu v sestonu. Tento trend odpovídá adaptaci fytoplanktonu na nižší intenzity světla.



Obrázek 8: A) Závislost obsahu chlorofylu-a (Chl-a) na sušině (DW). Skupina přirozených populací fytoplanktonu, režim měření 1 (N = 64). LR, $P < 0,0001$. B) Závislost koncentrace chlorofylu-a (Chl-a) na koncentraci partikulovaného organického uhlíku (POC). Skupina přirozených populací fytoplanktonu, režim měření 1 (N = 48). LR, $P < 0,0001$.



Obrázek 9: A) Závislost maximální fotosyntetické kapacity (P_{\max}) na poměru chlorofyl-a v sušině (Chl-a/DW). Skupina přirozených populací fytoplanktonu, režim měření 1 (N = 50). B) Závislost fotosyntetické účinnosti (α LR) na poměru chlorofyl-a v sušině (Chl-a/DW). Skupina přirozených populací fytoplanktonu, režim měření 1 (N = 50).

Vztah mezi sušinou sestonu a koncentrací chlorofylu svědčí o tom, že fytoplankton tvoří podstatnou část sestonu. Lineární regrese je signifikantní ($P < 0,0001$), hodnota determinačního koeficientu (R^2) dosahuje 0,434. Hodnotu Chl-a/DW však ovlivňuje významně suspendovaný anorganický materiál a detritus

ze dna. To je patrně příčinou relativně nízkého R^2 (obrázek 8A). Výrazně těsnější než vztah mezi chlorofylem-a a sušinou je závislost koncentrace chlorofylu-a na partikulovaném organickém uhlíku (POC). Závislost byla prokázána ($P < 0,0001$). Determinační koeficient dosahuje hodnoty $R^2 = 0,725$ (obrázek 8B).

S rostoucí hodnotou poměru chlorofylu-a v sušině (Chl-a/DW) klesá hodnota P_{\max} ($P = 0,0248$, $R^2 = 0,079$, obrázek 7B). Přesto, že je tento trend velmi slabý, je to překvapivý výsledek, protože vyšší obsah chlorofylu-a v biomase zpravidla pozitivně koreluje s P_{\max} . Skutečnost, že není žádný významný vztah mezi P_{\max} a poměrem chlorofyl-a/POC ukazuje, že tento výsledek nebude ovlivněn interferencí jiného partikulovaného materiálu v sušině (9A). Podobně nekoreluje ani fotosyntetická účinnost s poměrem chlorofyl-a/POC (obrázek 9B).

3.2. Primární produkce fytoplanktonu

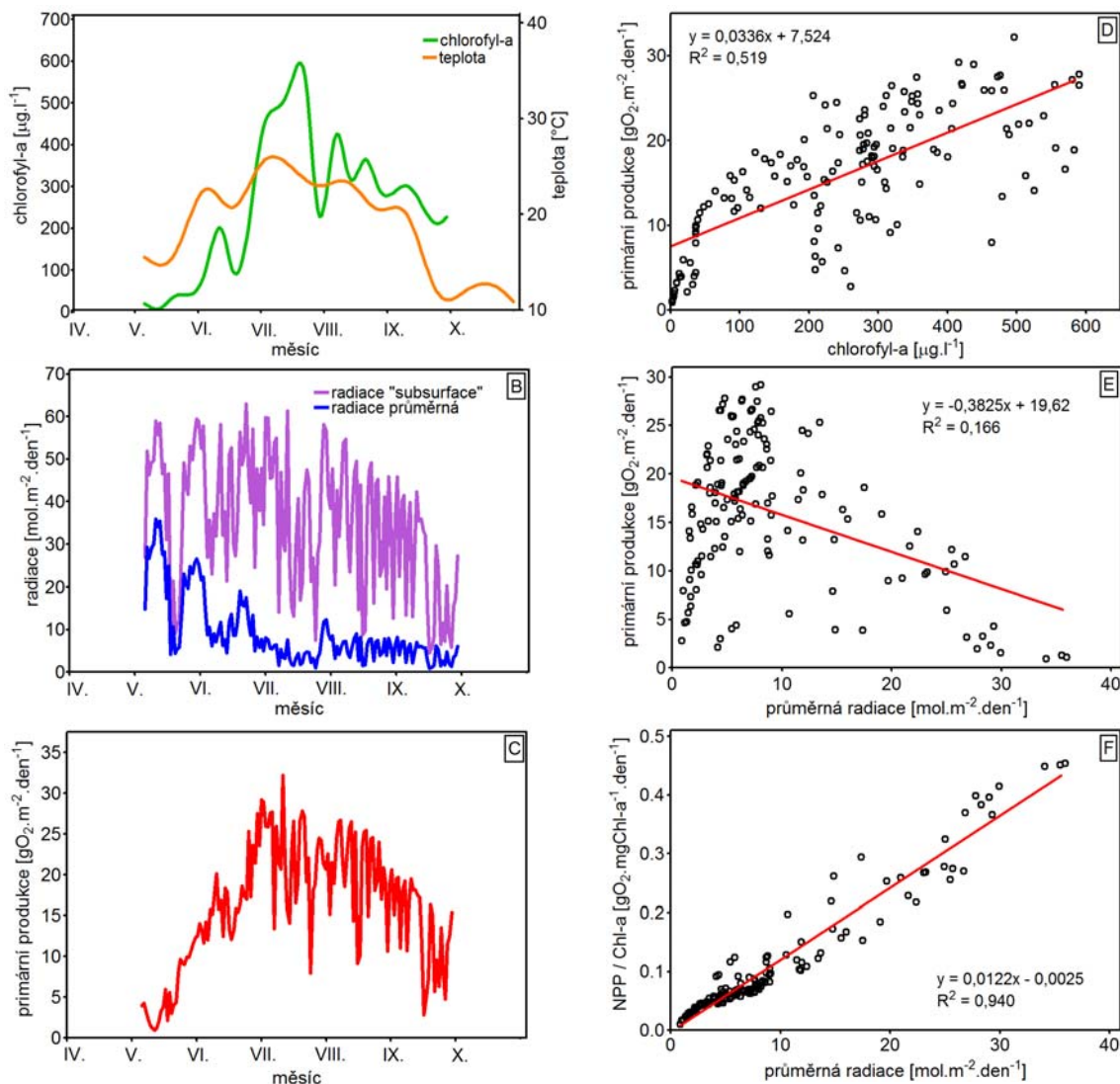
Kromě údajů o radiaci, světelných poměrech ve vodním sloupci, jsou k dispozici i denní měření teploty, pH, a rozpuštěného kyslíku. Vzhledem k zaměření práce na celkové srovnání primární produkce, a vzhledem k tomu, že rozbor těchto dat je nad rámec této diplomové práce, nejsou tato data zahrnuta. Nicméně lze konstatovat, že podmínky během letních sezón lze považovat v těchto parametrech za srovnatelné. Sledované lokality jsou od sebe vzdáleny asi 3 km a náleží ke stejné rybníční soustavě.

3.2.1. Lokalita Rod, sezónní průběh 2008

Na počátku sezóny 2008 koncentrace chlorofylu-a nepřesáhla hodnoty $200 \mu\text{g.l}^{-1}$. V polovině června došlo k poklesu chlorofylu-a na poloviční hodnotu. Tomuto poklesu odpovídá zvýšená průměrná radiace PhAR. Maxima bylo dosaženo v polovině července (asi $580 \mu\text{g.l}^{-1}$), po kterém následoval pokles asi na poloviční hodnotu. Od první poloviny srpna postupně klesal chlorofyl-a s výkyvy ze $400 \mu\text{g.l}^{-1}$ na asi $150 \mu\text{g.l}^{-1}$ (obrázek 10A).

Průměrná radiace PhAR ve vodním sloupci vykazovala během května extrémní hodnoty, kdy dosahovala asi $35 \text{ molPhAR.m}^{-2}.\text{den}^{-1}$, následoval prudký pokles na asi $5 \text{ molPhAR.m}^{-2}.\text{den}^{-1}$ a další vzestup na asi $28 \text{ molPhAR.m}^{-2}.\text{den}^{-1}$. Vyšší hodnoty byly zaznamenány ještě v polovině června. Ve zbylém období nepřesáhly hodnoty průměrné radiace PhAR hodnoty $10 \text{ molPhAR.m}^{-2}.\text{den}^{-1}$ (obrázek 10B).

Primární produkce měla od počátku sezóny stoupající tendenci až do počátku července. Pokles v polovině června odpovídá poklesu koncentrace chlorofylu-a. Od počátku července se hodnoty primární produkce držely na stabilní hranici 20 gO₂.m⁻².den⁻¹. K postupnému poklesu docházelo od konce srpna (obrázek 10C).



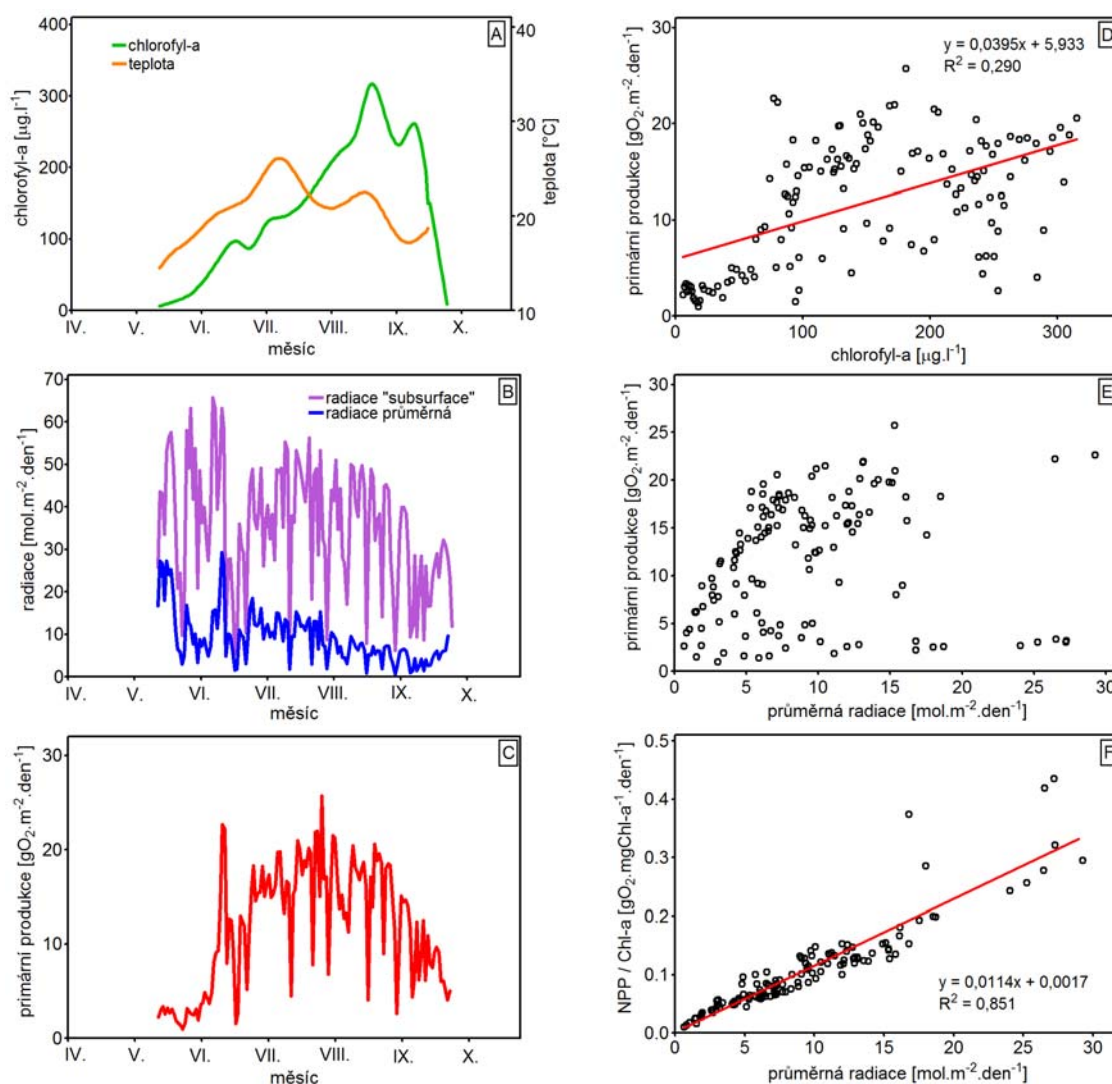
Obrázek 10 A-F: Rod, sezóna 2008. A) Sezónní průběh koncentrace chlorofylu-a a aproximace průběhu teploty na hladině podle údajů z pravidelných odběrů. B) Sezónní průběh radiace (PhAR) těsně pod hladinou a průměrných hodnot radiace (PhAR) ve vodním sloupci. C) Sezónní průběh čisté primární produkce. D) Závislost primární produkce na koncentraci chlorofylu-a. LR, ($P < 0,0001$). E) Závislost primární produkce na průměrné radiaci (PhAR). LR, ($P < 0,0001$). F) Závislost poměru primární produkce a koncentrace chlorofylu-a na průměrné radiaci. LR (PhAR), ($P < 0,0001$).

Závislost primární produkce na koncentraci chlorofylu-a je statisticky průkazná ($P < 0,0001$). Hodnota determinačního koeficientu je $R^2 = 0,519$ (obrázek 10D). Se zvyšující průměrnou radiací PhAR klesá primární produkce. Závislost primární produkce na průměrné radiaci PhAR je statisticky průkazná ($P < 0,0001$), ale není příliš těsná ($R^2 = 0,166$) (obrázek 10E). Závislost poměru primární produkce

a koncentrace chlorofylu-a na průměrné radiaci PhAR je statisticky významná ($P < 0,0001$) a je těsná ($R^2 = 0,940$) (obrázek 10F).

3.2.2. Lokalita Rod, sezónní průběh 2009

Během sezóny v roce 2009 narůstala koncentrace chlorofylu-a téměř lineárně až do konce srpna, kdy dosáhla maxima $320 \mu\text{g.l}^{-1}$. Od počátku září do konce sezóny docházelo k postupnému poklesu koncentrace chlorofylu-a až k hodnotě asi $10 \mu\text{g.l}^{-1}$ (obrázek 11A).



Obrázek 11 A-F: Rod, sezóna 2009. A) Sezónní průběh koncentrace chlorofylu-a a aproximace průběhu teploty na hladině podle údajů z pravidelných odběrů. B) Sezónní průběh radiace (PhAR) těsně pod hladinou a průměrných hodnot radiace (PhAR) ve vodním sloupci. C) Sezónní průběh čisté primární produkce. D) Závislost primární produkce na koncentraci chlorofylu-a. LR, ($P < 0,0001$). E) Závislost primární produkce na průměrné radiaci (PhAR). LR, NS. F) Závislost poměru primární produkce a koncentrace chlorofylu-a na průměrné radiaci. LR (PhAR), ($P < 0,0001$).

Nejvyšší hodnoty průměrné radiace PhAR ve vodním sloupci byly zjištěny na počátku sezóny, kdy dosahovaly koncentrace chlorofylu-a minimálních hodnot. Maxima průměrné radiace PhAR bylo dosaženo v polovině května a v polovině června, odpovídaly asi $30 \text{ molPhAR.m}^{-2}.\text{den}^{-1}$, poté následoval pokles asi na $10 \text{ molPhAR.m}^{-2}.\text{den}^{-1}$. Od počátku července nepřesáhly hodnoty průměrné radiace PhAR $20 \text{ molPhAR.m}^{-2}.\text{den}^{-1}$, celková tendence byla klesající (obrázek 11B)

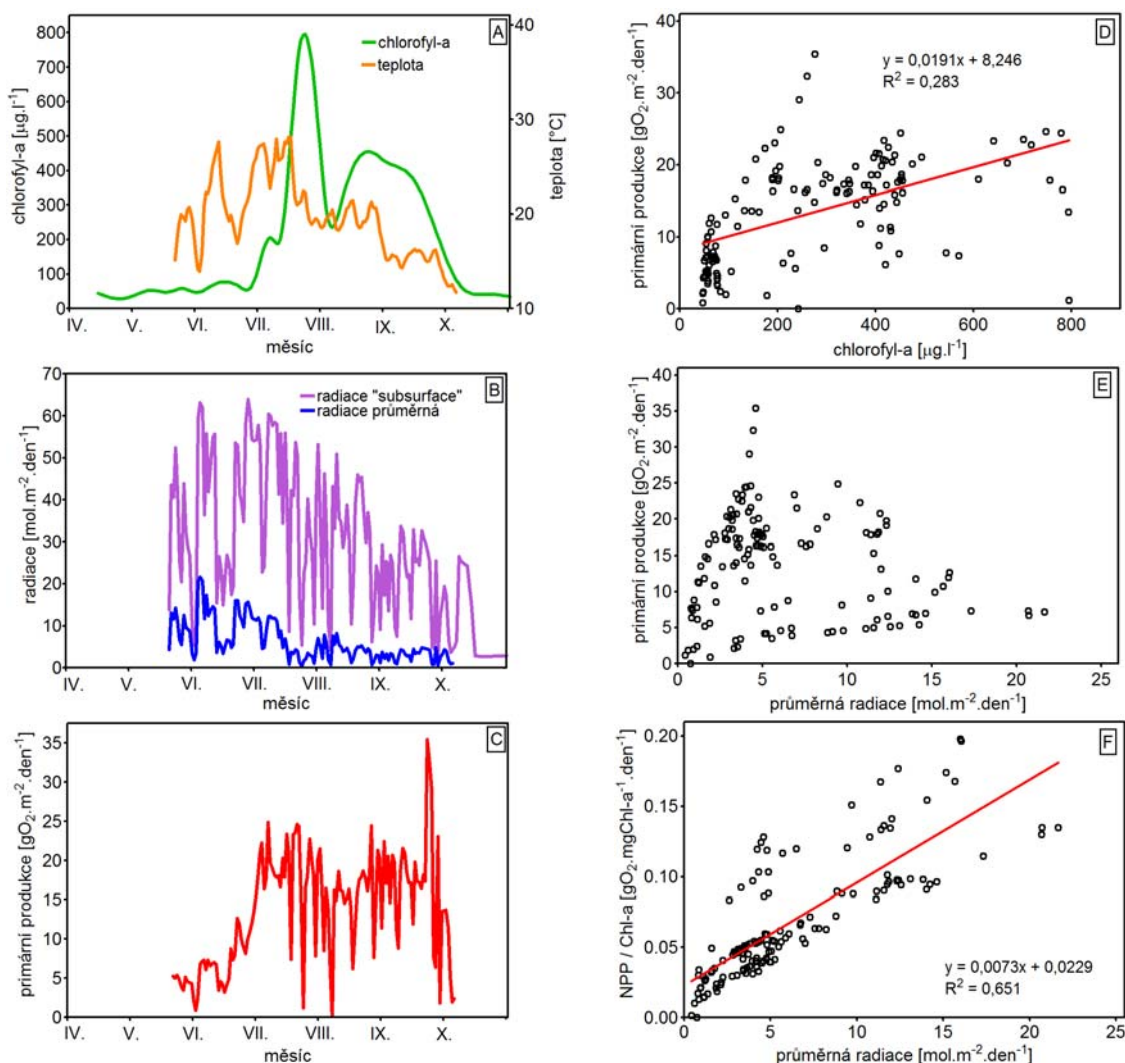
Nejvyšší primární produkce bylo dosaženo na přelomu července a srpna, kdy dosahovala hodnoty $25 \text{ gO}_2.\text{m}^{-2}.\text{den}^{-1}$. V tomto období ještě nedosahovala koncentrace chlorofylu-a svého maxima. Vysoké primární produkce bylo dosaženo i v polovině června, ačkoli koncentrace chlorofylu-a byla pouhých $80 \mu\text{g.l}^{-1}$. Tomuto maximu v primární produkci odpovídá první maximum průměrné radiace PhAR. V období od počátku července do konce srpna byla primární produkce poměrně stabilní, k pozvolnému poklesu došlo během září (obrázek 11C).

Závislost primární produkce na koncentraci chlorofylu-a je statisticky průkazná ($P < 0,0001$), i když není příliš těsná ($R^2 = 0,290$) (obrázek 11D). Závislost primární produkce na průměrné radiaci PhAR nebyla prokázána (obrázek 11E). Závislost poměru primární produkce a koncentrace chlorofylu-a je signifikantní ($P < 0,0001$) a velmi těsná ($R^2 = 0,851$) (obrázek 11F).

3.2.3. Lokalita Rod, sezónní průběh 2010

Od počátku sezóny do počátku července nepřesáhla koncentrace chlorofylu-a hodnoty $100 \mu\text{g.l}^{-1}$. Během července došlo k prudkému zvýšení koncentrace chlorofylu-a, která dosáhla maximální hodnoty téměř $800 \mu\text{g.l}^{-1}$ v druhé polovině července. Na počátku srpna nastal pokles k hodnotám asi $250 \mu\text{g.l}^{-1}$. Během září se držely hodnoty chlorofylu-a v rozmezí $350\text{-}400 \mu\text{g.l}^{-1}$. Na počátku října koncentrace chlorofylu-a klesla k hodnotám asi $40 \mu\text{g.l}^{-1}$ (obrázek 12A).

Nejvyšší hodnoty průměrné radiace (PhAR) ve vodním sloupci byly změřeny na počátku sezóny, kdy koncentrace chlorofylu-a byly nejnižší. V tomto období dosahovala průměrná radiace PhAR hodnot $15\text{-}22 \text{ molPhAR.m}^{-2}.\text{den}^{-1}$. Během července, kdy došlo k nárůstu koncentrace chlorofylu-a, se snížila průměrná radiace PhAR. Od poloviny července do konce sezóny nepřesáhly hodnoty průměrné radiace PhAR ve vodním sloupci hodnotu $10 \text{ molPhAR.m}^{-2}.\text{den}^{-1}$. Sezónní průběh průměrné radiace PhAR ve vodním sloupci a hodnoty PhAR měřené těsně pod hladinou je na obrázku 12B.



Obrázek 12 A-F: Rod, sezóna 2010. A) Sezónní průběh koncentrace chlorofylu-a a denní průměrné teploty na hladině měřené na stanicích. B) Sezónní průběh radiace (PhAR) těsně pod hladinou a průměrných hodnot radiace (PhAR) ve vodním sloupci. C) Sezónní průběh čisté primární produkce. D) Závislost primární produkce na koncentraci chlorofylu-a. LR, ($P < 0,0001$). E) Závislost primární produkce na průměrné radiaci (PhAR). LR, NS. F) Závislost poměru primární produkce a koncentrace chlorofylu-a na průměrné radiaci. LR (PhAR), ($P < 0,0001$).

Nejvyšší hodnoty průměrné radiace (PhAR) ve vodním sloupci byly změřeny na počátku sezóny, kdy koncentrace chlorofylu-a byly nejnižší. V tomto období dosahovala průměrná radiace PhAR hodnot 15-22 molPhAR.m⁻².den⁻¹. Během července, kdy došlo k nárůstu koncentrace chlorofylu-a, se snížila průměrná radiace PhAR. Od poloviny července do konce sezóny nepřesáhly hodnoty průměrné radiace PhAR ve vodním sloupci hodnotu 10 molPhAR.m⁻².den⁻¹. Sezónní průběh průměrné radiace PhAR ve vodním sloupci a hodnoty PhAR měřené těsně pod hladinou je na obrázku 12B.

Obrázek 12C ukazuje sezónní průběh čisté primární produkce v průběhu sezóny 2010. Od počátku sezóny do konce června byly hodnoty čisté primární

produkce nízké, nepřesáhly hodnotu $12 \text{ gO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{den}^{-1}$. Nízké hodnoty primární produkce souvisí s nízkou koncentrací chlorofylu-a. Na počátku července, kdy došlo k výraznému nárůstu koncentrace chlorofylu-a, se zvýšila i primární produkce. Od počátku července primární produkce oscilovala okolo hodnoty $15 \text{ gO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{den}^{-1}$, maximální hodnoty dosahovaly $25 \text{ gO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{den}^{-1}$. Nejvyšší hodnota primární produkce byla zjištěna na konci sezóny (konec září), kdy dosáhla hodnoty $35 \text{ gO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{den}^{-1}$.

Závislost primární produkce na koncentraci chlorofylu-a je statisticky průkazná, $P < 0,0001$, ale není příliš těsná ($R^2 = 0,283$) (obrázek 12D). Závislost primární produkce na průměrné radiaci PhAR není statisticky průkazná (obrázek 12E). Vztah poměru primární produkce a koncentrace chlorofylu-a na průměrné radiaci PhAR je na obrázku 12F. Závislost je statisticky průkazná ($P < 0,0001$) a je poměrně těsná ($R^2 = 0,650$).

3.2.4. Lokalita Klec, sezónní průběh 2008

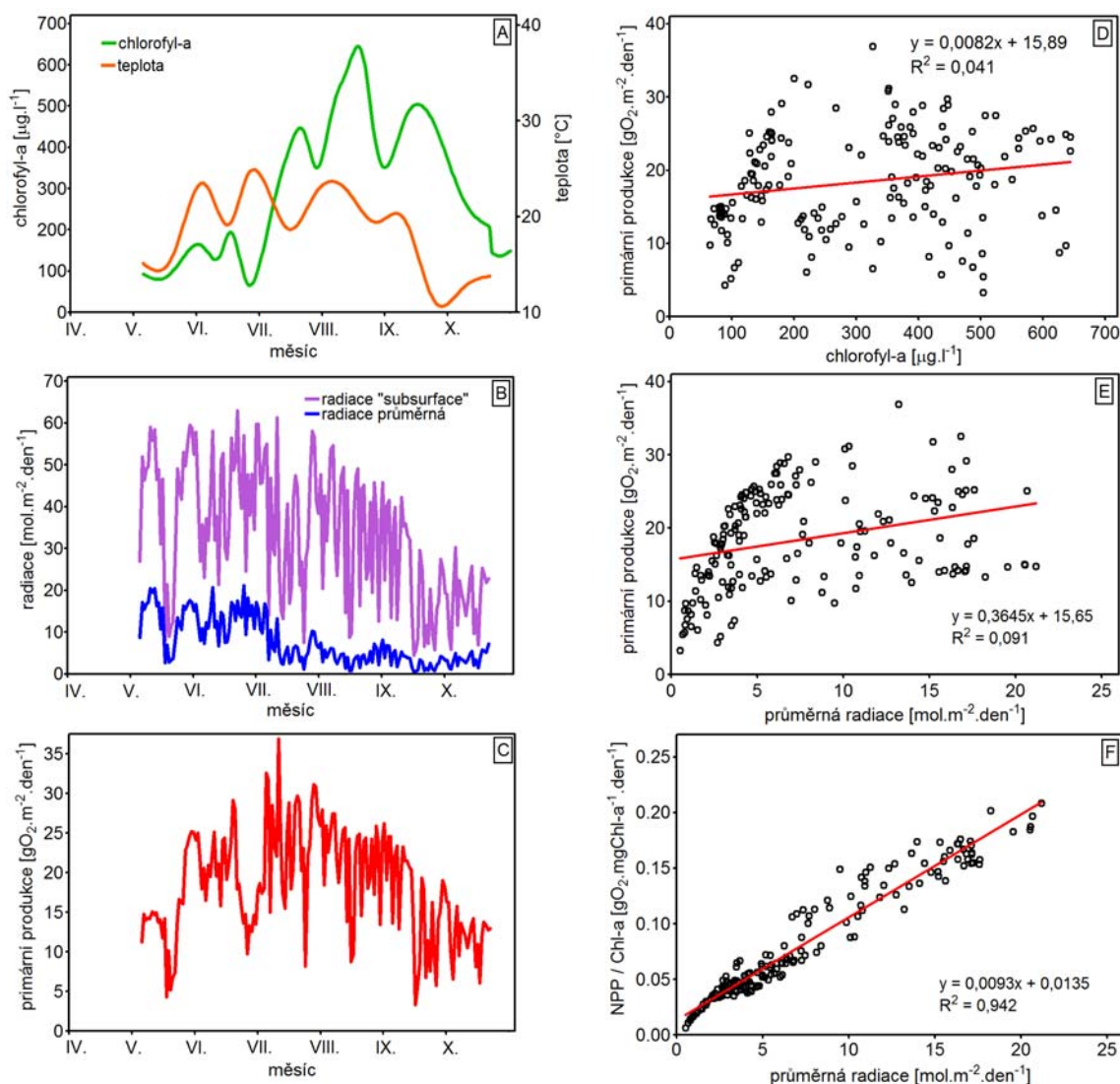
Během sezóny v roce 2008 se do konce června držely hodnoty koncentrace chlorofylu-a pod hranicí $200 \mu\text{g}\cdot\text{l}^{-1}$. Na počátku července došlo k nárůstu chlorofylu-a a až do konce října se pohybovala jeho koncentrace v rozmezí $400\text{-}650 \mu\text{g}\cdot\text{l}^{-1}$. Maxima bylo dosaženo v polovině srpna (obrázek 13A).

Vyšší hodnoty průměrné radiace PhAR (do $20 \text{ mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{den}^{-1}$) byly zaznamenány v období od počátku května do konce června. V tomto období byla koncentrace chlorofylu-a nižší. V období, kdy došlo k nárůstu chlorofylu-a, dosahovala průměrná radiace PhAR hodnot do $10 \text{ mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{den}^{-1}$ (obrázek 13B).

Od počátku sezóny, kdy dosahovala primární produkce asi $15 \text{ gO}_2\cdot\text{m}^{-2}$, docházelo k jejímu postupnému nárůstu až do počátku července, kdy bylo zaznamenáno její maximum převyšující $35 \text{ gO}_2\cdot\text{m}^{-2}$. V tomto období došlo také ke dvěma výraznějším poklesům, první v polovině května kdy byla měřena i nízká radiace, druhý na konci června, kdy byl zaznamenán pokles koncentrace chlorofylu-a. Od srpna docházelo k postupnému poklesu z asi $30 \text{ gO}_2\cdot\text{m}^{-2}$ na asi $10 \text{ gO}_2\cdot\text{m}^{-2}$ (obrázek 13C).

Závislost primární produkce na koncentraci chlorofylu-a je na obrázku 13D. Závislost je statisticky průkazná ($P = 0,008$), ale není těsná ($R^2 = 0,041$). Závislost primární produkce na průměrné radiaci PhAR je statisticky průkazná ($P < 0,0001$). Hodnota determinačního koeficientu je ale nízká ($R^2 = 0,091$) (obrázek 13E).

Závislost poměru mezi primární produkcí a koncentrace chlorofylu-a na průměrné radiaci PhAR je velmi těsná ($R^2 = 0,942$, $P < 0,0001$) (obrázek 13F).



Obrázek 13 A-F: Klec, sezóna 2008. A) Sezónní průběh koncentrace chlorofylu-a a aproximace průběhu teploty na hladině podle údajů z pravidelných odběrů. B) Sezónní průběh radiace (PhAR) těsně pod hladinou a průměrných hodnot radiace ve vodním sloupci. C) Sezónní průběh čisté primární produkce. D) Závislost primární produkce na koncentraci chlorofylu-a. LR, ($P = 0,008$). E) Závislost primární produkce na průměrné radiaci (PhAR). LR, ($P < 0,0001$). F) Závislost poměru primární produkce a koncentrace chlorofylu-a na průměrné radiaci. LR (PhAR), ($P < 0,0001$).

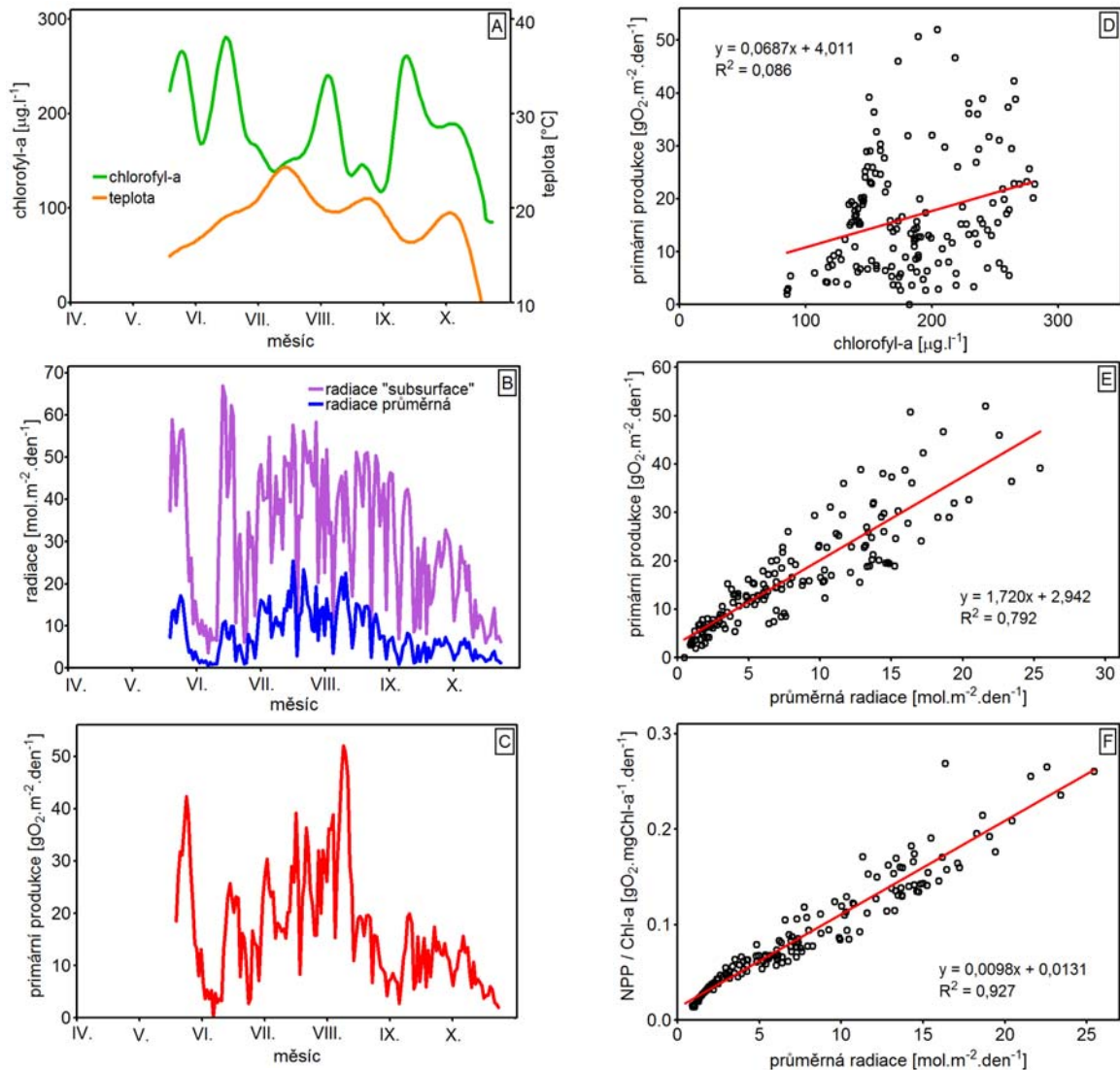
3.2.5. Lokalita Klec, sezónní průběh 2009

Koncentrace chlorofylu-a během sezóny 2009 oscilovala mezi maximálními hodnotami 240-280 $\mu\text{g.l}^{-1}$ a minimálními hodnotami v rozsahu 130-170 $\mu\text{g.l}^{-1}$. Prvního maxima bylo dosaženo na konci května, druhého v polovině června, třetího na počátku srpna a posledního v polovině září (obrázek 14A).

Vyšší hodnoty průměrné radiace PhAR ve vodním sloupci korespondují s obdobím, kdy koncentrace chlorofylu-a dosáhla prvního a třetího maxima. Nejvyšší

hodnota průměrné radiace PhAR (asi $25 \text{ mol.m}^{-2}.\text{den}^{-1}$) byla zjištěna v období druhého minima koncentrace chlorofylu-a (obrázek 14B).

Maximální hodnoty primární produkce odpovídají období prvního a třetího maxima koncentrace chlorofylu-a, kdy byly vysoké i hodnoty průměrné radiace PhAR (obrázek 14C).



Obrázek 14 A-F: Klec, sezóna 2009. A) Sezónní průběh koncentrace chlorofylu-a a aproximace průběhu teploty na hladině podle údajů z pravidelných odběrů. B) Sezónní průběh radiace (PhAR) těsně pod hladinou a průměrných hodnot radiace (PhAR) ve vodním sloupci. C) Sezónní průběh čisté primární produkce. D) Závislost primární produkce na koncentraci chlorofylu-a. LR, ($P = 0,0002$). E) Závislost primární produkce na průměrné radiaci (PhAR). LR ($P < 0,0001$). F) Závislost poměru primární produkce a koncentrace chlorofylu-a na průměrné radiaci (PhAR), LR ($P < 0,0001$).

Závislost primární produkce na koncentraci chlorofylu-a je statisticky průkazná ($P = 0,0002$), ale není těsná. Hodnota determinačního koeficientu je $R^2 = 0,086$ (obrázek 14D). Závislost primární produkce na průměrné radiaci PhAR byla prokázána ($P < 0,0001$) a je těsná ($R^2 = 0,792$) (obrázek 14E). Těsná závislost

byla prokázána i poměru primární produkce a koncentrace chlorofylu-a na průměrné radiaci PhAR, $P < 0,0001$, $R^2 = 0,927$.

3.2.6. Lokalita Klec, sezónní průběh 2010

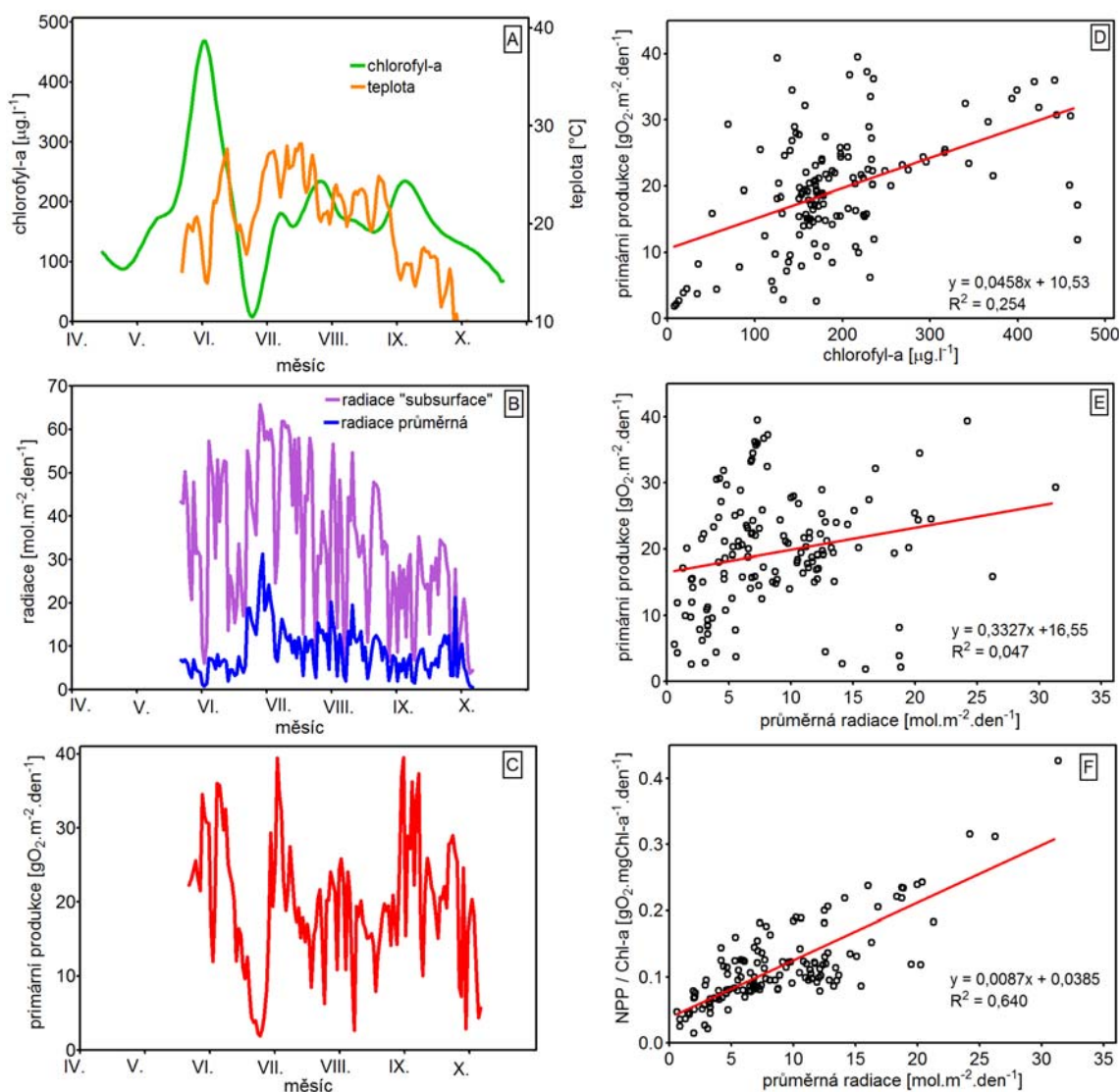
Sezónní průběh chlorofylu-a z roku 2010 na lokalitě Klec je patrný z obrázku 15A. Na přelomu měsíců květen a červen byla koncentrace chlorofylu-a nejvyšší a dosahovala hodnoty téměř $470 \mu\text{g.l}^{-1}$. Ke konci června došlo náhlému odumření populace sinic a k poklesu koncentrace chlorofylu-a až na hodnotu $8 \mu\text{g.l}^{-1}$. Následovalo rychlé obnovení biomasy fytoplanktonu a do poloviny září oscilovala koncentrace chlorofylu-a okolo hodnoty $200 \mu\text{g.l}^{-1}$. Na konci sledovaného období byla koncentrace chlorofylu-a asi $100 \mu\text{g.l}^{-1}$.

Na počátku sezóny, kdy byla koncentrace chlorofylu-a nejvyšší a primární produkce dosahovala prvního maxima, oscilovaly hodnoty průměrné denní radiace ve vodním sloupci v rozmezí $1 - 10 \text{ molPhAR.m}^{-2}.\text{den}^{-1}$. Na počátku července došlo k výrazné změně a průměrná denní radiace se zvýšila až 6x, maximální hodnoty průměrné radiace dosahovaly $30 \text{ molPhAR.m}^{-2}.\text{den}^{-1}$. V tomto období byl zaznamenaný výrazný úbytek chlorofylu-a. Přes letní měsíce byla průměrná radiace vyšší než na počátku sezóny, ale již nedosahovala tak extrémních hodnot jako na počátku července. Průměrná radiace v tomto období oscilovala mezi $1-20 \text{ mol.m}^{-2}.\text{den}^{-1}$. Sezónní průběh průměrné radiace a radiace měřené v těsné blízkosti hladiny se je nachází na obrázku 15B.

Nejvyšší hodnoty primární produkce dosahovaly hodnot $35-40 \text{ gO}_2.\text{m}^{-2}.\text{den}^{-1}$. První maximum primární produkce koresponduje s maximem chlorofylu-a v období na přelomu května a června. Po propadu primární produkce, který souvisí s odumřením velké části fytoplanktonu, došlo na počátku července k dosažení druhého maxima. V tomto období se blížily hodnoty denní primární produkce ke $40 \text{ gO}_2.\text{m}^{-2}.\text{den}^{-1}$, ačkoli koncentrace chlorofylu-a dosahovala jen $200 \mu\text{g.l}^{-1}$. Od poloviny července do konce srpna oscilovaly hodnoty primární produkce okolo hodnoty $15 \text{ gO}_2.\text{m}^{-2}.\text{den}^{-1}$. Na počátku září primární produkce dosáhla opět na vysoké hodnoty $40 \text{ gO}_2.\text{m}^{-2}.\text{den}^{-1}$ (obrázek 15C).

Závislost primární produkce na koncentraci chlorofylu-a vykazuje těsnější vztah ($P < 0,0001$) ale závislost není příliš těsná ($R^2 = 0,254$), obrázek 15D. Vztah primární produkce k průměrné radiaci ukazuje obrázek 15E. S rostoucí radiací PhAR vzrůstá primární produkce. Tento vztah je statisticky průkazný ($P = 0,0108$), ale

hodnota determinačního koeficientu je velmi nízká ($R^2 = 0,047$). S rostoucí průměrnou radiací PhAR ve vodním sloupci roste i poměr mezi čistou primární produkcí a koncentrací chlorofylu-a, tj. fotosyntetický výkon vyjádřený jako množství kyslíku vyprodukovaného 1 mg chlorofylu-a za den. Závislost mezi poměrem primární produkce a koncentrací chlorofylu-a na průměrné radiaci ve vodním sloupci ukazuje obrázek 15F. Závislost je statisticky průkazná ($P < 0,0001$, $R^2 = 0,640$) a ukazuje, že primární produkce fytoplanktonu je světlem limitovaná.



Obrázek 15 A-F: Klec sezóna 2010. A) Sezónní průběh koncentrace chlorofylu-a a denní průměrné teploty na hladině měřené na stanicích. B) Sezónní průběh radiace (PhAR) těsně pod hladinou a průměrných hodnot radiace (PhAR) ve vodním sloupci. C) Sezónní průběh čisté primární produkce. D) Závislost primární produkce na koncentraci chlorofylu-a. LR, ($P < 0,0001$). E) Závislost primární produkce na průměrné radiaci (PhAR). LR, ($P = 0,0108$). F) Závislost poměru primární produkce (NPP) a koncentrace chlorofylu-a (Chl-a) na průměrné radiaci (PhAR). LR, ($P < 0,0001$).

3.3. Primární produkce – celkové zhodnocení

Čistá primární produkce na jednotku plochy byla odhadnuta jako denní integrál primární produkce podle modelu Tallinga (1957) (tabulka 4).

Tabulka 4: Čistá primární produkce fytoplanktonu vyjádřená jako produkce kyslíku a jako produkce organického uhlíku. Lokality Rod a Klec. Sezóny 2008 – 2010.

lokality	rok	interval měření (sez)	počet dnů (sez)	NPP denní (průměr) gO ₂ .m ⁻² .den ⁻¹	NPP (sez) gO ₂ .m ⁻² .sez ⁻¹ gC.m ⁻² .sez ⁻¹	NPP (rok)* gO ₂ .m ⁻² .rok ⁻¹ gC.m ⁻² .rok ⁻¹
Klec	2008	6.5. – 21.10.	169	18,4	3108	3936
					970	1228
Klec	2009	19.5. – 22.10.	157	16,7	2619	3569
					817	1114
Klec	2010	22.5. – 5.10.	137	19,5	2667	4166
Rod	2008	6.5. – 2 8.9.	146	16,1	2348	3442
					733	1074
Rod	2009	19.5. – 28.9.	133	11,7	1562	2513
					487	784
Rod	2010	22.5. – 5.10.	137	12,7	1741	2719
					543	848

Poznámka: *pro výpočet NPP je jako rok brán interval měsíců duben až říjen, sez = délka sezóny, kdy probíhalo vlastní denní měření na stanicích.

Pro odhad denního integrálu primární produkce (NPP) během období měření (sezóny) byly použity denní hodnoty extinkčního koeficientu, koncentrace chlorofylu-a (stanovena 1x týdně – extrapolována po dnech) a hodnoty P_{max} a I_k (pro 2 – 3 týdenní úseky, podle frekvence měření P-I křivek). Průměrné hodnoty denní produkce NPP byly využity pro extrapolaci dat pro zbytek roku tj. období duben až říjen.

Nejvyšší čistá primární produkce fytoplanktonu bylo dosaženo v sezóně 2010 na lokalitě Klec, kde dosáhla hodnoty 4 166 gO₂.m⁻².rok⁻¹. Tato hodnota odpovídá 1300 gC.m⁻².rok⁻¹. Lokalita Klec vykazovala ve všech sledovaných sezónách vyšší primární produkci oproti lokalitě Rod.

Nejnižší čistá primární produkce fytoplanktonu bylo dosaženo na lokalitě Rod. Zde dosáhla hodnoty 1 562 gO₂.m⁻².rok⁻¹, což odpovídá 1562 gC.m⁻².rok⁻¹.

4. Diskuze

Rybniční vody v ČR jsou v současné době většinou klasifikovány jako eutrofní až hypertrofní. Třeboňsko je jednou z nejvýznamnějších rybářských oblastí a většinu rybníků lze zařadit právě do kategorií vysoké eutrofie a hypertrofie. Míra eutrofizace souvisí přímo se způsobem hospodaření na rybnících a nepřímo se způsobem hospodaření v celém povodí. V důsledku činnosti člověka jsou v rybnících přítomny živiny v takovém nadbytku, že rozvoj fytoplanktonu není živinami limitován. V druhé polovině 20. století, eutrofizace rybničního prostředí způsobila enormní nárůst biomasy fytoplanktonu a došlo i ke změnám v jeho taxonomickém zastoupení. Dominantními se staly především sinice, které nejsou vhodnou potravou pro zooplankton. Spolu s narůstající eutrofizací docházelo i navyšování rybích obsádek. Zooplankton tak byl navíc pod silným predančním tlakem ryb, jejichž produkce může dosahovat v extrémních případech i více než $1000 \text{ kg} \cdot \text{ha}^{-1}$ (Pechar et al. 2002).

Pro rozvoj fytoplanktonu je klíčový proces fotosyntézy (Kirk 1994). S dostatečným přísunem živin se pro jeho rozvoj stává limitující faktorem světlo. Na světelné podmínky dokáže fytoplankton reagovat adaptací fotosyntetického aparátu. Sinice navíc regulují svou polohu ve vodním sloupci pomocí aerotopů a tak v případě, že není vodní sloupec promícháván, mohou reagovat na změnu světelných podmínek.

Důležitou informací o stavu fotosyntetického aparátu a celkové fotosyntetické kapacitě poskytují křivky fotosyntéza – světlo (P – I, photosynthesis – irradiance curves). Popis a interpretace P-I křivek pochází ze 40. let 20. století (Smith 1936, Steeman-Nielsen 1947). V 50. letech Talling navrhl a úspěšně testoval jednoduchý model pro odhad primární produkce, ve kterém pro výpočet použil parametry P-I křivek.

Podrobnou analýzu interpretace P-I křivek provedli Richardson et al. (1983) a Henley (1993). Popsali základní modely fotoadaptace fytoplanktonu na rozdílné světelné poměry, popsali vztahy jednotlivých parametrů P-I křivek vůči světelným podmínkám i některé vztahy mezi samotnými parametry. Definovali tak koncept adaptace na nízké intenzity světla, charakterizovaný vyšším obsahem chlorofylu v biomase a vyšší účinností fotosyntézy. Ukázali souvislosti a vztahy mezi parametry

P-I křivky a analyzovali význam parametru I_k , tj. počátku světelné saturace. Jejich závěry jsou potvrzovány i v současných pracích (Falkovski, Raven 2007). Přestože tento koncept P-I křivek je používán již téměř celé století, stále je předmětem intenzivního studia, stejně jako je využíván v modelech pro stanovení primární produkce (Grangeré et al. 2009). Behrenfeld et al. (2007) podrobně analyzují rozdílný mechanismus tzv. I_k závislé a I_k nezávislé fotoadaptace. V řadě případů dochází současně ke změně fotosyntetické účinnosti (α) i fotosyntetické kapacity (P_{max}). V důsledku toho se nemění hodnota I_k . Fyziologický mechanismus není zcela objasněn, ale tuto skutečnost je důležité zohlednit v modelu výpočtu primární produkce. Takové nejistoty a další problémy řeší řada autorů zpřesňováním vlastních modelů P-I křivek i podrobnou verifikací modelů vůči datům z terénu (Cox et al. 2010). V neposlední řadě je zdokonalována i samotná metoda měření P-I křivek (Johnson, Sheldon 2007).

V třeboňských rybníčních vodách je během sezóny běžná koncentrace chlorofylu-a v rozmezí 200 – 800 $\mu\text{g.l}^{-1}$. Turbidita vodního prostředí se navíc zvyšuje aktivitou rybí obsádky, která víří rybníční sediment. U takto turbidních vod lze předpokládat, že fotosyntéza fytoplanktonu bude limitována světlem a že celkově nižší průměrná ozářenost vodního sloupce povede k vytvoření adaptačních mechanismů k nízkým intenzitám světla.

Fytoplankton adaptovaný k nízkým intenzitám světla vykazuje podobný rozsah parametrů P-I křivek. Vysoká účinnost fotosyntézy v rozmezí nízkých intenzit záření se projevuje vysokou hodnotou parametru α (slope světlem limitované části křivky), dosažením maximální fotosyntetické kapacity (P_{max}) při nižších hodnotách optimální ozářenosti (I_{opt}) a výraznou fotoinhibicí při vyšších intenzitách světla. Přestože výsledky měření P-I křivek rybníčního fytoplanktonu velmi často odpovídaly těmto charakteristikám, celkový rozsah zjištěných hodnot byl značný. Tabulka 5 ukazuje rozsah P-I charakteristik z třeboňských rybníků a výsledky pro dvě ekologicky odlišné variety sinice *Aphanizomenon flos-aquae* (Pechar 1992). Přestože rozsah světelných podmínek výskytu (podle průhledností) variet *A. flos-aquae* byl zřetelně větší než je aktuální světelné situace na Třeboňsku, jsou si hodnoty jednotlivých parametrů velmi podobné. Nicméně výsledky experimentů s přirozeným fytoplanktonem z třeboňských rybníků ukazují většinou mnohem vyšší míru adaptace k nízkým intenzitám světla než byla zjištěna u *Aphanizomenon flos-aquae* var. *klebahnii*, vyskytující se při silném vegetačním zákalu. Je to patrné

zejména z vysokých hodnot fotosyntetické účinnosti (slope P-I křivky). Velmi podobné výsledky zjistili Cox et al. (2010) pro fytoplankton velmi eutrofní estuáry v ústí řeky Schelde. Rozsah i průměrnou fotosyntetickou účinnost uvádějí prakticky stejné, v případě P_{max} je srovnatelné minimum a průměrná hodnota, zatímco maximální naměřenou hodnotu P_{max} uvádějí extrémně vysokou $58 \text{ mgO}_2 \cdot \text{mgChl-a}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$. Výrazně odlišný charakter P-I křivek byl pro fytoplankton třeboňských rybníků zjištěn jen v experimentech, kde dominantní složku tvořily Euglenophyta. U těchto experimentů nebyla zjištěna fotoinhibice v měřeném rozsahu světelné intenzity a také ostatní parametry vykazovaly hodnoty, které lze najít u fytoplanktonu adaptovaného na vyšší intenzity světla. Přesto analýza rozptylu ukázala, že parametry fotosyntetické aktivity z experimentů prováděných na přirozených populacích fytoplanktonu se od sebe neliší. Tento závěr je poněkud v rozporu s rozšířeným názorem o taxonomicky specifických P-I charakteristikách. Jednu z posledních prací, která tuto problematiku shrnuje a dokládá taxonomicky specifické P-I charakteristiky, publikovali Schwaderer et al.(2011). Na reprezentativním souboru dat z více než 500 jezer dokládá rozdílné taxonomické zastoupení a fotosyntetické charakteristiky. Absence průkazných rozdílů v případě rybníčního fytoplanktonu může být dána malým počtem výrazně odlišných vzorků (např. Euglenophyta), ale hlavně společnou přítomností různých typů fytoplanktonu ve stejných podmínkách. Je tudíž možné, že pod vlivem stejných podmínek se selektují typy, které budou mít velmi podobné vlastnosti.

Tabulka 5: Porovnání rozsahu a průměrných hodnot zjištěných parametrů P-I křivek a výsledky jiných autorů.

parametr	N = 64 (62) I (0 – 1940)		Pechar 1992 (N = 12) I (0 – 450)		Cox et al. 2010	
	min – max	AVG	min – max	AVG		
α LR	0,023 – 0,222	0,092	0,049 – 0,128	0,081	0,016–0,256	0,103
I_k	47 – 287	145	130 – 281	182		
I_{opt}	202 – 858 (1940)*	503	261 – 880	492		
P_{max}	2,50 – 20,54	12,65	10,4 – 18	13,9	3,53-57,69	14,10
IF	0,0002 – 0,0075 (-0,0028)*	0,032				
A_{480}/A_{664}	0,76 – 1,88	1,26	1,04 – 1,75	1,31		
chl-a / DW	1,14 – 10,59	5,14	6,1 – 10,4	8,65		

Poznámka: * označuje extrémní hodnoty odpovídající fotosyntetické aktivitě měřených vzorků s dominantními Euglenophyta.

Na mechanismus adaptace k nízkým intenzitám ozáření ukazují zjištěné vztahy mezi stanovenými fotosyntetickými parametry. Z pozitivní korelace parametrů P_{max} a α je patrné, že s rostoucí fotosyntetickou účinností (α) roste i maximální fotosyntetická kapacita (P_{max}) (obrázek 6A). Ukazuje to na možnou I_k nezávislou adaptaci (Behrenfeld et al 2007). Závislost fotoinhibičního faktoru (IF) na fotosyntetické účinnosti (α) ukazuje, že s rostoucí α roste i IF. Adaptaci k nízkým intenzitám odpovídá závislost optimální ozářenosti (I_{opt}) na fotosyntetické účinnosti, kdy s rostoucí hodnotou α klesá I_{opt} .

Fytoplankton adaptovaný na nižší intenzity světla by měl vykazovat pozitivní závislost fotosyntetické účinnosti na obsahu chlorofylu-a v sušině. Tato závislost nebyla prokázána. Částečně může být důvodem interference dalšího partikulovaného materiálu při stanovení sušiny sestonu. Ale stejně tak nebyla prokázána závislost fotosyntetické účinnosti na poměru Chl-a/POC. I zde je možná interference organických částic, které netvoří biomasu fytoplanktonu, ale je třeba uvažovat, že mechanismus zvýšení fotosyntetické účinnosti může být řešen i jinak, než zvýšeným obsahem chlorofylu-a v buňkách.

Také s nízkým poměrem A_{480}/A_{664} , který je typický pro fytoplankton adaptovaný na nízké intenzity ozáření, lze očekávat vyšší hodnoty fotosyntetické účinnosti. Tento vztah nebyl pro přirozené populace fytoplanktonu prokázán.

Je možné říci, že ve většině případů se podle charakteru P-I křivky jedná o fytoplankton adaptovaný na nízké intenzity světla. Přesto v některých parametrech byly zaznamenány hodnoty, které např. Pechar (1992) uvádí pro varietu *A. flos-aquae* adaptovanou na podmínky s průhledností větší než 1,5 m. Tento výsledek je ve shodě se zjištěním, že sinice dokáží úspěšně přežít a zachovat aktivitu PSII i při vysokých intenzitách světla, kterým jsou vystaveny na hladině. Analýza fluorescenčního zhášení PSII, kterou pro sinice z třeboňských rybníků popisují Masojídek et al. 2001 je zcela ve shodě s minimální fotoinhibicí při vysokých ozářenostech.

Proti přirozeným populacím vykazovaly odlišnou fotosyntetickou aktivitu kultury sinic. Průměrné hodnoty fotosyntetických parametrů odpovídaly spíše méně aktivním vzorkům přirozeného fytoplanktonu (obrázek 5D).

Testované kultury sinic byly kultivovány po dobu několika let (2-3 roky) než pro ně byla stanovena fotosyntetická aktivita. Za toto krátké časové období přizpůsobily svůj fotosyntetický aparát stabilním podmínkám laboratorního prostředí

natolik, že vystavení silnějšímu záření během experimentu nevedlo ke srovnatelným hodnotám fotosyntetické aktivity s přirozeným fytoplanktonem. Ačkoli vzorky určené ke kultivaci pocházely z eutrofizovaných vod, vykazovaly při stanovení fotosyntetické aktivity velmi odlišný charakter.

Testované vzorky přirozeného fytoplanktonu byly na základě zastoupení dominantních taxonů rozděleny do tří skupin: 1. dominantní sinice, 2. směs sinic a jiných skupin planktonu, především chlorokokálních řas, 3. ostatní fytoplankton, bez sinic. Čtvrtou skupinu tvořily kultury sinic. Na základě výsledku analýzy rozptylu bylo rozhodnuto, že tři skupiny přirozených populací fytoplanktonu nevykazují statisticky významný rozdíl. Všechny tři skupiny přirozeného planktonu se signifikantně lišily od kultur sinic v parametru maximální fotosyntetické kapacity ($P = 0,0002$). Dále byl prokázán signifikantní rozdíl mezi skupinou sinic a mezi kulturou sinic ($P = 0,0001$) v parametru I_k - saturační bod. V tomto parametru tvořily skupiny přirozených populací 2 a 3 homogenní skupinu jak se sinicemi (skupina 1), tak s kulturami sinic. Odlišnost kultur sinic právě v těchto parametrech (I_k a P_{max}) vylučuje použití jejich fotosyntetických charakteristik pro stanovení primární produkce rybníčních ekosystémů, neboť tyto parametry jsou klíčové v modelu denního integrálu primární produkce.

Rozdíly ve fotosyntetické aktivitě mezi přirozeným fytoplanktonem a kulturami sinic jsou dány odlišnými podmínkami prostředí. Mezi přirozenými populacemi fytoplanktonu jsou minimální rozdíly a ani variabilita není příliš velká. Rozdíly ve fotosyntetické aktivitě nebyly zaznamenány ani mezi jednotlivými lokalitami ani mezi sezónami. Tento fakt je dán podobnými světelnými podmínkami prostředí – vysoká turbidita a vysoká biomasa fytoplanktonu, efekt samozastínění. Zároveň tento výsledek umožňuje pro předběžný odhad primární produkce použít dlouhodobé průměrné hodnoty.

Pro stanovení čisté primární produkce fytoplanktonu byl použit model průměrného denního integrálu (Talling, 1957), který umožňuje odhad NPP na základě koncentrace chlorofylu-a, denních hodnot extinkčního koeficientu a fotosyntetických parametrů.

V 90. letech ověřil Pechar (2006) vhodnost použití modelu pro hypertrofní rybníky v oblasti Třeboňska. V tomto období zjistil pro sledované rybníky rozsah denního integrálu primární produkce fytoplanktonu v rozsahu $6 - 14 \text{ gO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{den}^{-1}$.

Stanovené hodnoty čisté primární produkce pro lokality Rod a Klec za sledované období 2008 – 2011 se pohybují v rozsahu 11,7 – 19,5 gO₂.m⁻².den⁻¹. Průměrné hodnoty čisté primární produkce na lokalitě Klec byly 18,2 gO₂.m⁻².den⁻¹ a na lokalitě Rod 13,5 gO₂.m⁻².den⁻¹. Současná stanovení potvrzují vysoké hodnoty denního integrálu čisté primární produkce fytoplanktonu, které se pohybují v horním rozmezí hodnot, které udává Pechar (2006), a dokonce ho převyšují.

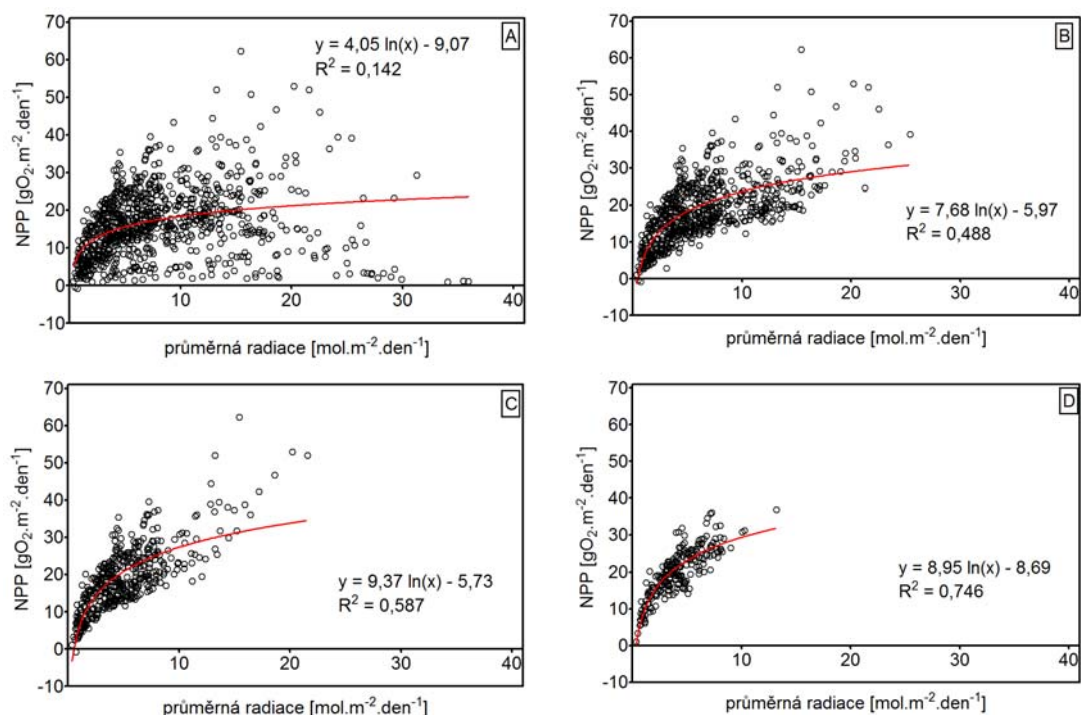
Průměrné hodnoty odhadu čisté primární produkce fytoplanktonu dosáhly 3890 gO₂.m⁻².rok⁻¹ (1214 gC.m⁻².rok⁻¹, 55 254 kJ.m⁻².rok⁻¹) na Kleci a 2891 gO₂.m⁻².rok⁻¹ (902 gC.m⁻².rok⁻¹, 42 503 kJ.m⁻².rok⁻¹) na Rodu. Pechar (2006) uvádí pro třeboňské rybníky z období 90. let 20. století průměrnou hodnotu asi 2 500 gO₂.m⁻².rok⁻¹ (770 gC.m⁻².rok⁻¹, 36600 kJ.m⁻².rok⁻¹). Výsledky z oblasti Blatné, které publikoval Kořínek et al. (1987), ukazují, že hodnoty čisté primární produkce dosahovaly v 60. a 70. letech maximálně asi 16 400 kJ.m⁻².rok⁻¹, ale ve většině případů nepřesáhly 10 000 kJ.m⁻².rok⁻¹. Průměrné hodnoty primární produkce, které shrnuje Potužák et al. (2007) ukazují, že v 60. letech 20. století byla čistá primární produkce v oblasti Blatné a na Třeboňsku přibližně 7 000 kJ.m⁻².rok⁻¹ a v 70. letech 15 000 kJ.m⁻².rok⁻¹.

Rybníky jsou jedny z nejproduktivnějších vodních ekosystémů v oblasti mírného pásu a svou produktivitou jsou srovnatelné s hypertrofními nádržemi v tropech a subtropech.

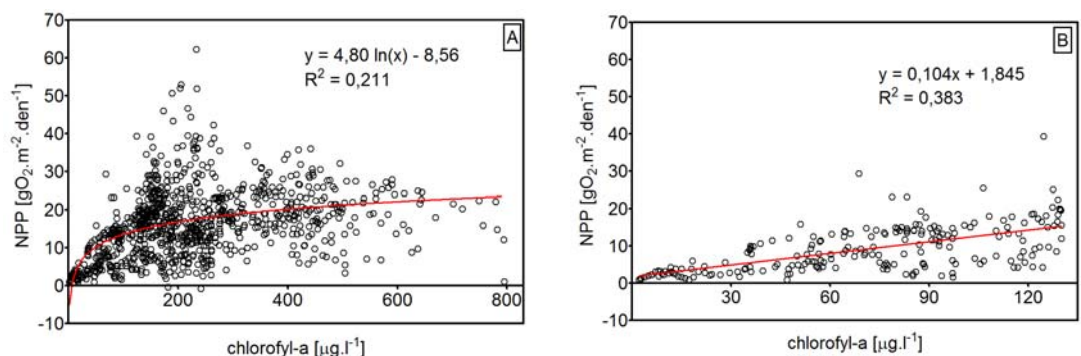
Dobře to potvrzují srovnání s výsledky, které byly publikovány v posledním desetiletí. Harding et al. (2002) uvádí pro Chesapeake Bay maximální hodnotu 662 gC.m⁻².rok⁻¹. Oduor a Schangerl (2007) shrnuje data z tropických jezer a mokřadů v Keni a uvádí hodnoty přibližně 2000 – 5000 gO₂.m⁻².rok⁻¹ (620–1560 gC.m⁻².rok⁻¹). Společným rysem těchto nádrží je, že primární produkce je limitovaná světlem v důsledku zhoršených světelných poměrů daných vysokou turbiditou a efektem samozastínění.

Efekt samozastínění v hypertrofních nádržích lze demonstrovat na postupně tříděných datech pro závislost čisté primární produkci na průměrné radiaci PhAR ve vodním sloupci. Zatímco celý soubor dat, který zahrnuje koncentrace chlorofylu-a v rozsahu 10 – 827 µg.l⁻¹, ukazuje, že světlo může vysvětlit pouze 14% variability, pak soubor dat pro koncentrace chlorofylu-a vyšší než 300 µg.l⁻¹ ukazuje, že primární produkce závisí na ozáření ze 75%. Lépe než lineární regrese popisuje tento vztah logaritmická závislost (obrázek 16).

S vyššími koncentracemi chlorofylu-a klesá těsnost vztahu mezi čistou primární produkcí a koncentrací chlorofylu-a (obrázek 17).



Obrázek 16 A-D: Závislost čisté primární produkce na průměrné radiaci ve vodním sloupci. Hodnoty pro lokality Rod a Klec ze sezón 2008 – 2011. A) Pro rozsah všech hodnot koncentrace chlorofylu-a ($10 - 827 \mu\text{g} \cdot \text{l}^{-1}$), B) Pro rozsah hodnot koncentrace chlorofylu-a $130 - 827 \mu\text{g} \cdot \text{l}^{-1}$, C) Pro rozsah hodnot koncentrace chlorofylu-a $200 - 827 \mu\text{g} \cdot \text{l}^{-1}$, D) Pro rozsah hodnot koncentrace chlorofylu-a $300 - 827 \mu\text{g} \cdot \text{l}^{-1}$.



Obrázek 17 A-B: Závislost čisté primární produkce na koncentraci chlorofylu-a. Hodnoty pro lokality Rod a Klec ze sezón 2008-2011. A) Pro rozsah všech hodnot koncentrace chlorofylu-a ($10 - 827 \mu\text{g} \cdot \text{l}^{-1}$), B) Pro rozsah hodnot koncentrace chlorofylu-a $10 - 130 \mu\text{g} \cdot \text{l}^{-1}$.

Tabulka 6: Vyjádření průměrné denní kapacity NPP a průměrné denní účinnosti NPP pro lokality Klec a Rod.

lokality	denní kapacita NPP			P_{\max}		denní účinnost NPP		α	
	max	min	avg	průměr	%	avg	průměr	%	
Klec	14,7	0,6	6,2	12,7	49	0,0334	0,092	36	
Rod	9,4	0,2	4,6	12,7	36	0,0371	0,092	40	

Poznámka: denní kapacita NPP a P_{\max} [$\text{mgO}_2 \cdot \text{mgChl} \cdot \text{a}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$], denní účinnost NPP a α [$\text{mgO}_2 \cdot \text{mgChl} \cdot \text{a}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$]. [$\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$] $^{-1}$

Hodnoty čisté denní primární produkce, vztažené na koncentraci chlorofylu-a ($\text{gO}_2 \cdot \text{mgChl}^{-1} \cdot \text{den}^{-1}$) lze převést na stejné jednotky, odpovídající maximální fotosyntetické kapacitě ($\text{mgO}_2 \cdot \text{mgChl}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$). Tuto hodnotu lze analogicky nazvat denní kapacita NPP. Hodnoty NPP vztažené na koncentraci chlorofyl-a a denní průměrnou radiaci ($[\text{gO}_2 \cdot \text{mgChl}^{-1} \cdot \text{den}^{-1}] \cdot [\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{den}^{-1}]^{-1}$) lze převést na stejné jednotky, odpovídající fotosyntetické účinnosti α . Tuto hodnotu lze analogicky nazvat denní účinnost NPP. Hodnoty denní kapacity NPP a denní účinnosti NPP pro lokality Rod a Klec jsou uvedeny v tabulce 6. Pro srovnání s parametry P-I křivky tj. kapacitou fotosyntézy (P_{\max}) a účinností fotosyntézy α byly použity průměrné hodnoty těchto parametrů všech stanovení pro přirozený fytoplankton.

Průměrná denní kapacita NPP byla vyšší ve všech sezónách na lokalitě Klec, její celková průměrná hodnota dosahuje $6,2 \text{ mgO}_2 \cdot \text{mgChl}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$, zatím co na lokalitě Rod dosahovala $4,6 \text{ mgO}_2 \cdot \text{mgChl}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$. Poměr mezi průměrnou denní kapacitou a maximální kapacitou fotosyntézy vyjádřený v % ukazuje, že průměrná denní kapacita dosahuje u Klece necelých 50% a u Rodu necelých 40% celkového potenciálu fotosyntézy. Denní účinnost NPP dosahuje na obou lokalitách okolo 40% celkové fotosyntetické účinnosti.

Na základě odhadu čisté primární produkce fytoplanktonu a na základě získaných dat o produkci ryb na sledovaných lokalitách, byla vypočítána účinnost čisté primární produkce vůči produkci ryb (analogicky účinnosti, jak je uvádí Kořínek et al. (1987) (tabulka 7).

Během sledovaných sezón byla čistá primární produkce fytoplanktonu nižší v každém roce na lokalitě Rod.

Tabulka 7: Vyjádření účinnosti NPP k produkci ryb.

lokality	rok	NPP	biomasa ryb		účinnost
		$\text{kJ} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{rok}^{-1}$	$\text{kg} \cdot \text{ha}^{-1}$	$\text{kJ} \cdot \text{ha}^{-1}$	za rok %
Klec	2008	57 862	490	200,9	0,35
Klec	2009	46 663	830	340,3	0,73
Klec	2010	61 236	800	328	0,54
Rod	2008	50 601	210	86,1	0,17
Rod	2009	36 937	490	200,9	0,54
Rod	2010	39 972	570	233,7	0,58

V porovnání s hodnotami, které publikoval Kořínek et al. (1987), je průměrná účinnost produkce ryb velmi nízká, dosahuje hodnoty 0,5%. V oblasti Blatné dosahovaly maximální účinnosti NPP k produkci ryb 5,2%. Za období 60. a 70. let 20. století nezaznamenali Potužák et al. (2007) hodnoty účinnosti nižší než 1,1%. V 60. letech průměrná účinnost produkce ryb dosahovala 2,1% (Blatná), v 70. letech již byla nižší a dosahovala 1,2% (Blatná). V 90. letech dosahovala účinnost k produkci ryb na Třeboňsku pouhých 0,7%. Výsledky potvrzují tendenci, že při vzrůstající NPP se snižuje efektivita přirozeného produkčního prostředí. Nižší účinnost souvisí se zhoršením kvality prostředí pro samotnou produkci ryb (Pechar et al. 2002, Potužák et al. 2007).

5. Souhrn

1. Fotosyntetické parametry byly stanovovány u přirozených populací fytoplanktonu a u laboratorních kultur sinic. Měření probíhala během sezón 2008 – 2011. Vzorky přirozeného fytoplanktonu pocházely z třeboňské rybníční oblasti. Přirozený fytoplanktonem eutrofních až hypertrofních rybníků je tvořen především sinicemi a chlorokokálními řasami. Fotosyntetická aktivita byla stanovována metodou produkce kyslíku, získané hodnoty byly vyhodnoceny pomocí křivek fotosyntéza-světlo (P-I).
2. Statistické vyhodnocení potvrdilo vysokou míru adaptace fytoplanktonu na nízké intenzity ozáření, vysokou fotosyntetickou účinnost (α) a dosažení maximální kapacity fotosyntézy (P_{\max}) při nižších intenzitách ozáření. Zároveň byly zjištěny relativně nízké hodnoty pro fotoinhibici a to včetně sinic. Různé typy fytoplanktonu (podle podílu dominantních taxonů) se navzájem nelišily v hlavních parametrech P-I křivek. Statisticky významně se odlišovaly parametry P-I křivek kultur sinic.
3. Pro lokality Rod a Klec byla v letech 2008-2010 odhadnuta primární produkce podle Tallingova modelu (1957). Výpočty byly založeny na denních měřeních radiace a extinkčního koeficientu vody (automatickými stanicemi instalovanými in situ), sezónním průběhu koncentrace chlorofylu a na fyziologických parametrech P_{\max} a I_k získaných z P-I křivek.
4. Sledované rybníky vykazovaly vysokou primární produkci (v rozsahu od 2500 to 3900 gO₂.m⁻².rok⁻¹ (780 – 1200 gC.m⁻².rok⁻¹). Takto vysoké hodnoty primární produkce řadí třeboňské rybníky mezi nejproduktivnější lokality na světě.
5. V podmínkách silné eutrofizace je světlo je limitujícím faktorem pro primární produkci. Při koncentracích chlorofylu-a nad 300 µg.l⁻¹, průměrná ozářenost vodního sloupce určuje 75 % variability primární produkce.
6. Ačkoli je čistá primární produkce fytoplanktonu v rybnících velmi vysoká, účinnost přenosu energie v trofickém systému je velmi nízká. Pro lokality Rod a Klec byla vypočítána účinnost přenosu čisté primární produkce (NPP) do produkce ryb v rozmezí jen 0,2 – 0,7 %.

6. Seznam nejdůležitějších zkratk a symbolů

- α (s) fotosyntetická účinnost (sklon, „slope“ počáteční na světle závislé části P-I křivky, úhel, který svírá počáteční část P-I křivky s osou x)
[$(\text{mgO}_2 \cdot \text{mgChl-a}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}) \cdot (\mu\text{mol PhAR} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1})^{-1}$]
- ϵ_{PhAR} vertikální extinkční koeficient rybniční vody pro radiaci v oblasti 400–750 nm (PhAR)
[m^{-1}]
- IF (b) fotoinhibiční koeficient, úhel klesání FA po dosažení světelné saturace
[$(\text{mgO}_2 \cdot \text{mgChl-a}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}) \cdot (\mu\text{mol PhAR} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1})^{-1}$]
- Chl-a koncentrace chlorofylu-a
[$\mu\text{g} \cdot \text{l}^{-1}$], nebo [$\text{mg} \cdot \text{m}^{-3}$]
- DW sušina sestonu
[$\text{mg} \cdot \text{l}^{-1}$]
- FA (P) fotosyntetická aktivita
[$\text{mgO}_2 \cdot \text{mgChl-a}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$]
- I_0 denní průměr dopadajícího záření PhAR
[$\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$]
- I_k počátek světelné saturace P-I křivky, $I_k = P_{\text{max}}/\alpha$
pro P-I křivky [$\mu\text{mol PhAR} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$], pro výpočet NPP [$\text{mol PhAR} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$]
- I_{opt} optimální ozářenost, hodnota radiace při dosažení maximální FA
[$\mu\text{mol PhAR} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$]
- NPP denní integrál primární produkce vyjádřené jako produkce kyslíku
[$\text{mgO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{den}^{-1}$]
- POC koncentrace partikulovaného organického uhlíku
[$\text{mg} \cdot \text{l}^{-1}$]
- P_{max} maximální fotosyntetická kapacita (rychlost fotosyntézy) při I_{opt}
[$\text{mgO}_2 \cdot \text{mgChl-a}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$]

7. Použitá literatura

- Barsanti, L., Gualtieri, P. (2006): *Algae, Anatomy, Biochemistry, and Biotechnology.*- CRC Press, Taylor & Francis Group, 301 pp.
- Behrenfeld, M.J., Prášil, O, Babin, M, Bruyant, F. (2004): In search of a physiological basis for covariations in light-limited and light-saturated photosynthesis.- *J.Phycol.* **40**:4-25.
- Cox, T.J.S, Soetaert, K., Vanderborght, J.P., Kromkamp, J.C., Meire, P. (2010): Modeling photosynthesis-irradiance curves: Effects of temperature, dissolved silica depletion, and changing community assemblage on community photosynthesis.- *Limnol.Oceanogr.-Methods* **8**:424- 440.
- Čeřovská, K. (1997): *Eutrofizace a světelné podmínky intenzivně hospodářsky využívaných rybníků Třeboňska.*- Diplomová práce, Jihočeská univerzita v Českých Budějovicích, Zemědělská fakulta.
- Falkowski, P.G., Raven, J.A. (2007): *Aquatic photosynthesis.*- Princeton University Press, 484 pp.
- Grangere, K., Lefebvre, S., Menesguen, A., Jouenne, F. (2009): On the interest of using field primary production data to calibrate phytoplankton rate processes in ecosystem models.- *Estuarine coastal and shelf science* **81**:169-178.
- Harding, L., Mallonee, M., Perry, E. (2002): Toward a predictive understanding of primary productivity in a temperate, partially stratified estuary.- *Estuarine, Coastal and Shelf Science* **55**: 437–463.
- Henley, W.J. (1993): Measurement and interpretation of photosynthetic light-response curves in algae in the context of photoinhibition and diel changes. – *J.Phycol.* **29**: 729–745.
- Johnson, Z.I., Sheldon, T.L. (2007): A high-throughput method to measure photosynthesis-irradiance curves of phytoplankton.- *Limnol.Oceanogr.-methods*, **5**:417- 424.
- Kirk, J.T.O. (1994): *Light and photosynthesis in aquatic ecosystems.* – Cambridge University Press, Cambridge, 401 pp.
- Kořínek, V., Fott, J., Fuksa, J., Lellák, J. and Pražáková, M. (1987): Carp ponds of central Europe. – In: Michael, R.G. (ed.) *Managed aquatic ecosystems., Ecosystems of the World* **29**, Elsevier Amsterdam, 29–63 pp.

- Macedo, M.F., Duarte, P., Ferreira, J.G. (2002): The influence of incubation periods on photosynthesis-irradiance curves.- *Journal of experimental marine biology and ecology* **274**:101-120.
- Masojídek, J., Pechar, L., Koblížek, M., Adamec, L., Komenda, J. (2001): Affinity of surface phytoplankton populations to high irradiance in hypertrophic fish ponds: implications of the competition between chlorococcal algae and cyanobacteria. - *Nova Hedwigia* **123**: 255-273
- Oduor, S.O., Schagerl, M. (2007): Phytoplankton primary productivity characteristics in response to photosynthetically active radiation in three Kenyan Rift Valley saline-alkaline lakes.- *Journal of plankton research* **29**:1041-1050.
- Pechar, L. (1987): Use of the acetone-methanol mixture for extraction and spectrophotometric determination of chlorophyll a in phytoplankton. - *Arch.Hydrobiol. Suppl.* **78** (*Algological Studies* **46**): 99 - 117
- Pechar, L. (1992): Water bloom of *Aphanizomenon flos-aquae* - an ecological study of fishpond populations.- *Archiv für Hydrobiologie - Monographische Beiträge, Stuttgart*, **90**: 339 - 418.
- Pechar, L. (2000): Impacts of long-term changes in fishery management on the trophic level and water quality in Czech fish ponds.- *Fisheries Management and Ecology*, **7**: 23–31.
- Pechar, L. (2006): Procesy eutrofizace mělkých vod – studie rybníčních ekosystémů.-Habilitační práce, Jihočeská univerzita v Českých Budějovicích, Zemědělská fakulta, 42 pp
- Pechar, L., Příkryl, I., Faina, R. (2002): Hydrobiological evaluation of Třeboň fishponds since the end of 19th century. In: Květ J., Jeník J. & Soukupová L. (eds.): *Freshwater Wetlands and Their Sustainable Future: A Case Study of the Třeboň Basin Biosphere Reserve, Czech Republic. Man and the Biosphere Series 28, UNESCO & The Parthenon Paris*, 31-62 pp.
- Platt, T., Gallegos, C.L. and Harrison, W.G. (1980): Photoinhibition of photosynthesis in natural assemblages of marine phytoplankton. *J.Mar.Res.*, **39**,687-701.

- Potužák, J, Hůda, J. and Pechar, L. (2007): Changes in fish production effectivity in eutrophic fishponds – impact of zooplankton structure.- *Aquaculture Internat.* 15: 201-210.
- Richardson, K., Beardall, J., Raven, R.A. (1983): Adaptation of unicellular algae to irradiance: an analysis of strategies.- *New Phytologist*, **93**:157-191.
- Schwaderer, A.S., Yoshiyama, K., de Tezanos Pinto, P., Swenson, N.G., Klausmeier, C.A., Litchman, E. (2011): Eco-evolutionary differences in light utilization traits and distribution of freshwater phytoplankton.- *Limnol.Oceanogr.* **56**: 589-598.
- Smith, E.L. (1936): Photosynthesis in relation to light and carbon dioxide.- *Proc.Natl.Acad.Sci.Wash.* **22**:504-511.
- Steeman Nielsen, E. (1947): Photosynthesis of aquatic Plants with special reference to carbon sources.- H.P. Hansens, Copenhagen.
- Sterner, R.W., Elser, J.J., Fee, E.J., Guildford, S.J., Chrzanowski, T.H. (1997): The light:nutrient ration in lakes: The balance of energy and materials affects ecosystem structure and process.- *The American Naturalist*, **150**:663-684.
- Talling, J.F. (1957): Photosynthetic characteristics of some freshwater plankton diatoms in relation to underwater radiation. – *New Phytol.* **56**: 29–50
- Tesařová, B. (2008): Fotosyntetická aktivita fytoplanktonu eutrofních vod.- Jihočeská univerzita v Českých Budějovicích, Zemědělská fakulta, 41 pp.
- Williams, P.J. le B., Thomas, D.N., Reynolds, C.S. (2002): Phytoplankton productivity. Carbon assimilation in Marine and Freshwater ecosystems.- Blackwell Science, 386.