

Univerzita Karlova v Praze

Přírodovědecká fakulta

Studijní program: Biologie

Studijní obor: Biologie



Martin Mihál

Extrémne abiotické podmienky ako determinanty štruktúry
fytoplanktónu vysokohorských jazier

Extreme abiotic conditions as determinants of phytoplankton structure
in high mountain lakes

Bakalářská práce

Vedoucí závěrečné práce: RNDr. Linda Nedbalová, Ph.D.

Praha, 2013

Prohlášení:

Prohlašuji, že jsem závěrečnou práci zpracoval samostatně a že jsem uvedl všechny použité informační zdroje a literaturu. Tato práce ani její podstatná část nebyla předložena k získání jiného nebo stejného akademického titulu.

V Praze, 16. 6. 2013

Podpis

Pod'akovanie:

Na tejto stránke by som chcel poďakovať svojej školiteľke RNDr. Linde Nedbalové, Ph.D. za čas, ochotu, trpezlivosť a cenné rady spojené s tvorbou mojej bakalárskej práce. Veľká vďaka patrí taktiež mojim rodičom, sestre, rodine, priateľke Evke, kamarátom Maťovi a Mircovi za to, že ma podporujú vo všetkom čo robím.

Abstrakt

Na svete existuje množstvo oblastí s extrémnymi prírodnými podmienkami. Jednými z nich sú vysokohorské jazerá, lokalizované nad hornou hranicou lesa. Bakalárska práca predstavuje hlavné abiotické podmienky, ako determinanty štruktúry fytoplanktónu vysokohorských jazier. Ten sa musí vyrovnáť s významnými zmenami vo svetelných podmienkach, s vysokou intenzitou slnečného žiarenia počas obdobia otvorenej vodnej hladiny a výraznou redukciou žiarenia snehovou a ľadovou pokrývkou. Práca taktiež pojednáva o vplyve teploty, ktorá súvisí s dĺžkou trvania ľadovej a snehovej pokrývky a stratifikáciou jazier. Rozoberá tiež miestne faktory, ako sú topografické tienenie, morfológia jazier a charakter povodia, ktoré ovplyvňujú chemické a fyzikálne vlastnosti jazera. Práca spomína aj vplyv atmosférickej depozície a ďalších faktorov na koncentráciu živín vo vodnom stĺpci. Okrem toho pojednáva o adaptáciách fytoplanktónu na podmienky prostredia, medzi ktoré patri tvorba hlbokého maxima chlorofylu, biosyntéza ochranných látok a potravná stratégia (mixotrofia). Z bakalárskej práce je vidno, že existuje veľké množstvo špecifických abiotických faktorov, ktoré ovplyvňujú fytoplanktón vysokohorských jazier, pričom tieto faktory navzájom interagujú. Výsledkom je charakteristické druhové zloženie s prevahou bičíkovcov.

klúčové slová: vysokohorské jazerá, fytoplanktón, ľad a sneh, teplota, živiny, mixotrofia, UVR a PAR

Abstract

There are many areas with extreme environmental conditions in the world. One of them are high mountain lakes which are located above treeline. Bachelor thesis presents the main abiotic conditions as determinants of phytoplankton structure in high mountain lakes. It has to cope with significant changes in light conditions and high intensity of sunlight during ice-free periods and with an important diminution of radiation by snow and ice cover. The thesis also discusses the influence of temperature, which is related to the duration of the ice and snow cover and a stratification of lakes. It characterizes local factors, such as topographic shading, morphology of lakes and character of basins, which affect chemical and physical properties of lakes. The thesis also mentions the impact of atmospheric deposition and other factors on nutrient concentrations in the water column. In addition, it discusses the adaptations of phytoplankton to environmental conditions, which include development of deep chlorophyll maximum, biosynthesis of protective compounds and nutrition strategy (mixotrophy). The thesis shows that there are many specific abiotic factors, which influence phytoplankton in high mountain lakes and all these factors interact. This results in a characteristic species composition with prevalence of flagellates.

keywords: high mountain lakes, phytoplankton, ice and snow, temperature, nutrients, mixotrophy, UVR and PAR

Obsah

1. Úvod	1
2. Žiarenie.....	3
2.1 Priepustnosť žiarenia.....	3
2.2 Vplyv na fytoplanktón.....	5
2.3 Ochranné stratégie.....	7
2.3.1 Biosyntéza	7
2.3.2 Správanie.....	8
2.3.3 Metabolizmus	8
3. Teplota.....	10
3.1 Teplota, ľadová pokrývka a stratifikácia.....	10
3.2 Vplyv na fytoplanktón.....	11
3.3 Ľad a sneh.....	12
3.3.1 Dynamika ľadovej a snehovej pokrývky a jej vplyv na svetelné pomery jazera	13
3.3.2 Chemické zmeny ľadovej a snehovej pokrývky a jej vplyv na chemizmus jazera .	14
3.3.3 Dynamika fytoplanktónu počas obdobia zimnej pokrývky.....	15
4. Živiny	17
4.2 Faktory ovplyvňujúce trofický stav jazera	17
4.2.1 Povodie.....	17
4.2.2 Atmosférická depozícia.....	18
4.2.3 Acidifikácia	18
4.2.4 Topenie ľadovcov.....	19
4.3 Vplyv na fytoplanktón.....	19
4.4 Mixotrofia.....	20
5. Záver.....	23
6. Zoznam použitej literatúry	25

1. Úvod

Na svete existuje množstvo oblastí s extrémnymi prírodnými podmienkami, ktoré sa môžu zdať z nášho pohľadu nepriaznivé alebo priam nemožné pre život. Medzi takéto extrémne podmienky patria nízka alebo vysoká teplota, veľmi kyslé alebo zásadité pH, vysoký tlak, vysoká intenzita žiarenia, vysoká alebo nízka salinita. Vysokohorské jazerá môžeme taktiež zaradiť medzi takéto extrémne ekosystémy.

Vysokohorské jazerá lokalizované nad hornou hranicou lesa sú vystavené drsným abiotickým podmienkam, ako sú nízka teplota, dlhé obdobie ľadovej a snehovej pokrývky, nedostatok živín a vysoká intenzita slnečného žiarenia (Straškrabová et al., 1999). Tieto podmienky sú výsledkom vysokej nadmorskej výšky, v ktorej sa tieto jazerá nachádzajú. S narastajúcou nadmorskou výškou klesá teplota vzduchu (Livingstone et al., 1999) a zároveň vzrastá množstvo dopadajúceho ultrafialového slnečného žiarenia (Blumthaler et al., 1997). Teplota jazera je podmienená teplotou vzduchu, ale tento vzťah môže byť ovplyvnený miestnymi faktormi, ako topografické tienenie, vystavenie vetru a topenie snehových polí (Thompson et al., 2005). Nízka teplota má priamy súvis s ľadovou a snehovou pokrývkou, ktorá výrazne redukuje množstvo prechádzajúceho slnečného žiarenia. Okrem toho zimná pokrývka ovplyvňuje aj chemizmus jazera (Catalan, 1992). Chemické zloženie vody vysokohorských jazier je taktiež výrazne ovplyvnené vlastnosťami povodia. Patria medzi ne mineralógia podložia, množstvo a zloženie pôdy a vegetácie, sklon a expozícia terénu (Kamenik et al., 2001). Tým pádom povodie ovplyvňuje koncentráciu živín v jazere (Catalan et al., 2006) a priepustnosť žiarenia vo vodnom stĺpci (Sommaruga & Psenner, 1997). Fytoplanktón si musel vyvinúť množstvo adaptácií a stratégií, aby sa vyrovnal s takýmito extrémnymi abiotickými podmienkami.

Výsledkom je špecifické druhové zloženie fytoplanktónu vo vysokohorských jazerách, ktoré je charakteristické nízkou diverzitou. Zastúpený sú najmä bičíkovci so skupín Chrysophyceae, Cryptophyceae, Dinophyceae a Chlorophyceae (Fott et al., 1999; Tolotti et al., 2003).

Vďaka extrémnym podmienkam sú vysokohorské jazerá veľmi citlivé na zmeny prostredia. Tieto jazerá sú charakteristické taktiež jednoduchým potravným reťazcom a malým počtom druhov organizmov. Keď si k tomu prirátame relatívnu izolovanosť od priameho antropogénneho vplyvu, sú vysokohorské jazerá ideálnym indikátorom globálnych zmien a atmosférického znečistenia (Psenner, 2003).

Práve o týchto abiotických podmienkach, ich vplyve na fytoplanktón a jeho adaptáciu na ne, pojednáva moja bakalárska práca.

2. Žiarenie

Vysokohorské jazerá sú vystavené extrémnym zmenám vo svetlených podmienkach. Tieto zmeny sa dejú ako na škále dennej tak sezónnej. Množstvo žiarenia prenikajúce do vody výrazne kolíše medzi extrémne vysokými hodnotami – počas obdobia otvorenej hladiny, a extrémne nízkymi hodnotami – počas obdobia keď je hladina pokrytá vrstvou ľadu a snehu. (Catalan et al., 2006).

Dôležitou zložkou slnečného žiarenia, ktorá výrazne ovplyvňuje život vo vysokohorských jazerách, je ultrafialové žiarenie (UVR, 280–400 nm). Vysokohorské jazerá v porovnaní s nižšie položenými jazerami musia čeliť vyšším intenzitám tohto žiarenia. To je zapríčinené najmä prirodzeným nárastom množstva UVR s nadmorskou výškou a vysokou priehľadnosťou vody týchto jazier (Sommaruga, 2001). Napríklad v európskych Alpách dopadajúce UVR vzrastá s nadmorskou výškou o 11 % na 1000 m pre vlnovú dĺžku 320 nm a o 24 % na 1000 m pre vlnovú dĺžku 300 nm (Blumthaler et al., 1997). Tenšia atmosféra a menší obsah aerosólu prispievajú k vyššej intenzite slnečného žiarenia a vyšším dávkam UVR vzhľadom k fotosynteticky aktívnemu žiareniu (PAR, 400–700 nm) (Rose et al., 2009).

2.1 Priepustnosť žiarenia

Vysokohorské jazerá sú veľmi priepustné ako pre PAR tak aj pre UVR. PAR môže prenikať do značnej hĺbky vodného stĺpca a tým umožňuje tvorbu hlbokého maxima chlorofylu-*a* (DCM). V prípade plytkých jazier môže PAR dosahovať až na dno jazera. Porovnanie prieniku 1 % PAR a UVR do vodného stĺpca v štyroch vysokohorských jazerách je zobrazené v Tab. 1. (Saros et al., 2005).

Tab. 1. Optické vlastnosti štyroch jazier s hĺbkou 1 % pre 320 nm, 380 nm a PAR určených z hodnôt K_d ($z_{1\%} = 4,6/K_d$) (Saros et al., 2005).

	Kersey	Beartooth	Island	Fossil
Elevation (m)	2690	2967	3172	3300
DOC (mg/L)	2.1	1.1	1.4	0.5
1% depth (m)				
320 nm	0.54	1.26	0.91	7.03‡
380 nm	1.39	3.23	2.26	15.64‡
PAR	8.2	14.6	11.0	20.5

‡ = values based on attenuation coefficients measured in August 2003. Note that the 1% PAR depth at that time was 28.5 m.

Vysoká priepustnosť žiarenia vysokohorských jazier je zapríčinená nízkou koncentráciou rozpustených organických látok (DOM), ich optickými vlastnosťami a nízkou koncentráciou chlorofylu. DOM vo vodnom prostredí sú komplexnou zmesou zlúčenín s rozličnými chemickými a fyzikálnymi vlastnosťami, ktorých dominujúcou zložkou je uhlík. Preto sa táto zmes organických látok často vyjadruje ako koncentrácia rozpusteného organického uhlíku (DOC) (Sommaruga & Augustin, 2006).

DOC hrá dôležitú úlohu vo vodných ekosystémoch. Slúži ako zdroj energie pre metabolizmus baktérií a ako faktor pohlcujúci prenikajúce UV a PAR. Odlišujeme dva základné zdroje DOC. Alochtónny zdroj – DOC pochádza z pôdy a vegetácie v okolí povodia. Autochtónny zdroj – DOC je produkovaný fytoplanktónom v jazere (McKnight et al., 1994).

Takže koncentrácia alochtónneho DOC v jazerách má súvis s charakterom ich povodia. Vysokohorské jazerá sú situované nad hornou hranicou lesa, kde v okolí ich povodia je málo vyvinutá pôda a vegetácia (Sommaruga & Psenner, 1997). Dôvodom je krátka vegetačná sezóna, silný vietor a drsné klimatické podmienky (Rose et al., 2009). Podľa Sommaruga et al. (1999) koncentrácia DOC klesá s nadmorskou výškou. V alpských jazerách lokalizovaných v nadmorskej výške 2600–2800 m.n.m. bola koncentrácia DOC o 64 % nižšia než v jazerách vo výške 1970–2200 m.n.m.. Koncentrácia DOC klesajúca s nadmorskou výškou odzrkadľuje úbytok alochtónnych zdrojov DOC. Preto je väčšinou veľká časť DOC vo vysokohorských jazerách autochtónneho pôvodu pochádzajúca z fytoplanktónu (Laurion et al., 2000).

Koncentrácia DOC bola často využívaná k predikcií priepustnosti UV žiarenia, najmä v nížinných jazerách. Séria dát však ukazuje prípady, kedy zoslabovanie UV žiarenia bolo vyššie alebo nižšie než predpovedala koncentrácia DOC. Aj v prípadoch, keď koncentrácie DOC vo vysokohorských jazerách sú podobné jazerám situovaným pod hornou hranicou lesa, vysokohorské jazerá vykazujú nižšie zoslabovanie UVR (Laurion et al., 2000). Preto je takýto model nevhodné uplatňovať k odhadovaniu zoslabovania UV žiarenia vo vysokohorských jazerách.

Za týmito rozdielmi stoja optické vlastnosti chromoforických rozpustených organických látok (CDOM) (Laurion et al., 2000). CDOM sú zložkou DOM, ktorá má význam v absorpcii a zoslabovaní slnečného žiarenia vo vodnom stĺpci. Vďaka charakteristickému priebehu absorpcie (vzrastajúca absorpcia s klesajúcou vlnovou dĺžkou) je CDOM hlavnou premennou kontrolujúcou prienik UVR (Sommaruga & Augustin, 2006). Optické vlastnosti chromoforov prítomných v rozpustených organických látkach sa odlišujú na základe ich pôvodu. DOC autochtónneho pôvodu majú nižšiu špecifickú absorptivitu v porovnaní s DOC alochtónneho

pôvodu (McKnight et al., 1994). Optické vlastnosti CDOM môžu byť ďalej ovplyvnené biotransformáciou, pH vody a režimom miešania (Laurion et al., 2000).

Fotoodfarbenie (photobleaching) DOM je ďalším potenciálnym faktorom spôsobujúcim zmeny v priepustnosti UVR. Špecifická absorptivita DOC bola v povrchovej vrstve vody v porovnaní s hlbšími vrstvami vodného stĺpca nižšia. Toto naznačuje dôležitosť fotoodfarbenia vo vysokohorských jazerách (Laurion et al., 2000; Rose et al., 2009).

Kvantita a kvalita DOM sa mení naprieč gradientom nadmorskej výšky. Takže pri odhadovaní priepustnosti UVR vo vysokohorských jazerách musíme vziať toto do úvahy.

Vo vysokohorských jazerách s nízkou koncentráciou DOC prispieva fytoplanktón značnou mierou k zoslabovaniu prenikania UVR vodným stĺpcom. V jazere Gossenköllesee sa zmenil koeficient zoslabovania prenikania žiarenia (K_d) pre UVR o vlnovej dĺžke 305 nm počas 2 týždňov trvania merania z $0,24 \text{ m}^{-1}$ (10 % žiarenia v hĺbke 9,6 m) na $0,36 \text{ m}^{-1}$ (10 % žiarenia v hĺbke 7,2 m). Táto zmena v zoslabovaní prieniku UV žiarenia bola zapríčinená rozvojom fytoplanktónu po roztopení ľadovej pokrývky. Počas tejto periódy došlo k šesťnásobnému nárastu koncentrácie chlorofylu-*a* (Sommaruga & Psenner, 1997). Podobná situácia bola v jazere Schwarzsee ob Sölden. V tomto jazere sa s hĺbkou zväčšoval koeficient zoslabovania prenikania UVR (K_d) a koncentrácia chlorofylu-*a*, kým zmeny v meraniach filtrovanej vody (DOC, špecifická absorptivita DOC, fluorescencia CDOM) neboli pozorované (Laurion et al., 2000).

Jazero Schwarzsee ob Sölden je príkladom, kedy by použitie koncentrácie DOC (alebo inej vlastnosti filtrovanej vody) k odhadnutiu zoslabovania UV žiarenia, mohlo viesť k veľkému nadhodnoteniu množstva žiarenia dosahujúceho hlbšie vrstvy vody (Laurion et al., 2000).

2.2 Vplyv na fytoplanktón

Výsledky niektorých krátkodobých štúdií ukazujú, že vysoká intenzita UVR spôsobuje inhibíciu fotosyntézy v horných metroch vodného stĺpca jazier situovaných vo vysokých nadmorských výškach. Podľa Villafane et al. (1999) v jazere Titicaca situovanom v tropickej oblasti v nadmorskej výške 3810 m.n.m. bolo UVR zodpovedné za inhibíciu 80 % fotosyntézy v povrchovej vrstve vody. Hlavný podiel na inhibíciu fotosyntézy malo spektrum UVR odpovedajúce UVA žiareniu, ktoré bolo zodpovedné za 60 % inhibície. UVB sa podieľalo na inhibíciu 20 % a PAR taktiež 20 %. Takisto vo vysokohorskom jazere La Caldera situovanom v nadmorskej výške 3050 m.n.m bolo UVR (s hlavným podielom UVA) zodpovedné za inhibíciu 33–83 % primárnej produkcie fytoplanktónu, v závislosti na hĺbke

a ročnej dobe. UVB malo významný vplyv na inhibíciu primárnej produkcie v horných častiach vodného stĺpca len v strede leta (Carrillo et al., 2002). Napriek tomu že UVA je biologicky menej reaktívne, celkové množstvo UVA ktoré dopadne na povrch Zeme, je omnoho väčšie ako množstvo UVB. To môže byť vysvetlením väčšieho vplyvu UVA žiarenia na inhibíciu fotosyntézy (Villafane et al., 1999).

Oproti tomu, výsledky z dlhodobého experimentu (16 dní) v mesokosmu umiestnenom vo vysokohorskom jazere Gossenköllesee naznačujú, že UVB žiarenie nemá žiaden vplyv na rýchlosť rastu fytoplanktónu a zmeny v druhovom zložení (Halac et al., 1997). UVB je malá, ale vysoko reaktívna zložka slnečného žiarenia. Je známe, že spôsobuje mnoho biologických zmien, zahrňujúcich mutagenézu, chronické zníženie kľúčových fyziologických procesov ako je fotosyntéza a akútny fyziologický stres, ktorý môže viesť až k smrti buniek (Vincent & Roy, 1993). Preto Halac et al. (1997) očakávali, že bunky izolované od vplyvu UVB žiarenia budú vykazovať vyššiu rýchlosť rastu, než tie vystavené celému spektru slnečného žiarenia. Táto hypotéza sa nepotvrdila. Možné vysvetlenie absencie negatívneho vplyvu UVB v tomto experimente je, že fytoplanktón žijúci v povrchovej vrstve vody môže byť dobre adaptovaný na vysoké intenzity žiarenia. Rast niektorých druhov ako *Gymnodinium necoides* a *Gymnodinium uberrimum* bol negatívne ovplyvnený UVA a PAR. Senzitivita týchto druhov však bola v súlade s ich dennou distribúciou v jazere. Počas dňa sa nachádzajú v hlbších vrstvách vody, chránené pred vysokou intenzitou žiarenia. Pretože nádoby boli plnené neskoro v noci, boli tieto druhy a ostatný potenciálny migrátory zadržaný v horných vrstvách vody aj počas dňa. Ďalším príkladom je dlhodobý experiment v mesokosmu umiestnenom v jazere Laguna Negra v Chile, kde rast riasy *Ankyra judayi* nebol UVB žiarením ovplyvnený. To naznačuje, že tento druh je schopný znášať vysokú intenzitu UVR, kým rozsievky *Fragilaria construens* a *Fragilaria crotonensis* dominovali v nádobách s odfiltrovaným UVB (Cabrera et al., 1997).

Výsledky štúdií zaoberajúcich sa vplyvom UV žiarenia na život vo vysokohorských jazeroch môžu byť ovplyvnené viacerými faktormi. Napríklad zvolením časového rozpätia experimentu. Podľa Cabrera et al. (1997) by krátkodobá expozícia (6–12 dní) mohla viesť k záverom, že fytoplanktón je UVB žiarením silno negatívne ovplyvnený, kým dlhodobá expozícia (26–33 dní) ukázala opačné výsledky. To môže byť spôsobené relatívnym nedostatkom možností ku kompenzačným reakciám jednotlivých druhov vystavených UVR počas krátkodobých experimentov (Vinebrooke & Leavitt, 2005). Ďalej to môžu byť významné rozdiely v citlivosti k UV žiareniu existujúce naprieč druhmi a skupinami organizmov (Laurion et al., 2000). Okrem toho Korbee et al. (2012) pojednáva o vzťahu UVR

a živín. Výsledky naznačujú, že v prostredí chudobnom na fosfor (vysoký pomer N:P), nemá vysoká intenzita UVR negatívny vplyv na štruktúrne (biomasa) a funkčné (primárna produkcia) vlastnosti fytoplanktónneho spoločenstva. Zmena nastala až po zvýšení množstva fosforu, čo môže nastať napríklad atmosférickou depozíciou, kedy došlo k prejavu negatívneho vplyvu UVR.

2.3 Ochranné stratégie

Fytoplanktón vysokohorských jazier si vyvinul rôzne stratégie ako minimalizovať potenciálne negatívny vplyv vysokej intenzity slnečného žiarenia.

2.3.1 Biosyntéza

Jednou z týchto stratégií je syntéza látok schopných absorpcie UV žiarenia. Medzi takéto látky patria mycosporinové aminokyseliny (MAAs). MAAs je skupina bezfarebných, vo vode rozpustných zlúčenín s nízkou molekulárnou hmotnosťou, vysokým molárnym extinkčným koeficientom (ϵ : 28100 až 50000 M⁻¹ cm⁻¹) a absorpčným maximom medzi 309 a 360 nm. Najvyššia koncentrácia MAAs vo fytoplanktónnych spoločenstvách bola nájdená v najpriehľadnejších a najplytších jazerách (Laurion et al., 2002). Tartarotti & Sommaruga (2006) študovali sezónne zmeny v koncentrácii MAAs v jazere Gossenköllesee. Obsah MAAs bol nízky počas obdobia, kedy bolo jazero pokryté ľadovou a snehovou pokrývkou. Oproti tomu koncentrácia MAAs začala rásť začiatkom topenia ľadovej pokrývky a dosiahla najvyššie hodnoty počas obdobia s otvorenou vodnou hladinou. Najvyššia koncentrácia MAAs bola počas leta blízko hladiny vody a klesala s hĺbkou, čo odpovedá vysokej intenzite UVR v horných častiach vodného stĺpca. Rovnaký trend bol pozorovaný aj v ďalších vysokohorských jazerách (Laurion et al., 2002). Takýto priebeh koncentrácie MAAs odpovedajúci zmenám v intenzite UVR počas roku je v súlade s predstavou, že tieto ochranné látky sú syntetizované ako reakcia na stres spôsobený UVR. Okrem toho silný vzťah medzi teplotou vody a koncentráciou MAAs naznačuje taktiež vplyv teploty na reguláciu syntézy.

Ďalšou skupinou látok schopných absorbovať energiu slnečného žiarenia sú karotenoidy. Tieto látky majú schopnosť vychytávať voľné radikály a premieňať prebytočnú svetelnú energiu na teplo. Ich koncentrácia sa zvyšuje ako reakcia na vysokú intenzitu slnečného žiarenia (Sommaruga, 2001; Dubinsky & Stambler, 2009). Medzi takéto látky patrí napríklad astaxantín. Podľa Wang et al. (2003) astaxantín u *Haematococcus pluvialis* môže slúžiť ako svetelná clona a zároveň ako fyzicko-chemická bariéra. Výsledky experimentu naznačujú, že astaxantín je schopný absorbovať modrú časť svetelného spektra, a tým

redukuje množstvo fotónov dopadajúcich na fotosyntetický systém. V takomto prípade bude pri vysokých intenzitách žiarenia produkované menšie množstvo reaktívneho kyslíku. Okrem toho sa astaxantín koncentroval aj okolo bunečného jadra. To naznačuje, že môže slúžiť ako fyzicko-chemická bariéra, ktorá chráni genóm pred poškodením voľnými radikálmi, vznikajúcimi pri vysokých intenzitách slnečného žiarenia. Medzi karotenoidy patria taktiež xanthofyly. Xanthofylový cyklus hrá rolu v premene nadbytočnej svetlenej energie vo svetlozbernom komplexe na teplo. Napríklad u obrneniek je to premena diadinoxanthinu na diatoxanthin (Demers et al., 1991; Dubinsky & Stambler, 2009)

2.3.2 Správanie

Pre mnoho vysokohorských jazier je charakteristická prítomnosť hlbokého maxima chlorofylu-*a* (DCM). Napriek tomu mechanizmus, ktorý vedie k jeho tvorbe a udržovaniu je stále nejasný (Sommaruga, 2001; Saros et al., 2005).

Za jeden z mechanizmov bolo považované vyhnutie sa vysokej intenzite UVR. K tomuto názoru viedol fakt, že pre vysokohorské jazerá v Alpách je charakteristická dominancia bičíkatých druhov fytoplanktónu (Sommaruga et al., 1999). Preto Sommaruga & Psenner (1997) predpokladali, že tieto organizmy využívajú svoju schopnosť pohybu, aby sa vyhli povrchovej vrstve, kde je vysoká intenzita žiarenia, do hlbších vrstiev vody, kde je táto intenzita nižšia.

Oproti tomu existujú vysokohorské jazerá, ako napríklad v južnej a strednej časti Skalnatých vrchov, nachádzajúcich sa na území Severnej Ameriky, v ktorých sú po väčšinu roku dominujúcou zložkou fytoplanktónu bezbičíkaté druhy. Tieto druhy taktiež tvoria DCM. Málo svetla a relatívne väčšia dostupnosť živín v hypolimniu im umožňuje znížiť sedimentačnú rýchlosť, a tým vytvoriť DCM (Saros et al., 2005). Takže výsledky štúdie Saros et al. (2005) naznačujú, že dostupnosť živín môže hrať dôležitejšiu úlohu pri indukcii formovania DCM vo vysokohorských jazerách než UVR.

2.3.3 Metabolizmus

Fytoplanktón využíva nerovnováhu medzi asimiláciou uhlíku a produkciou biomasy, ktorá je zapríčinená vysokou intenzitou žiarenia a nedostatkom živín. Pri takýchto podmienkach je asimilované veľké množstvo organického uhlíku, ale ten nemôže byť premenený na biomasu kvôli limitácii živinami. Fytoplanktón si vyvinul niekoľko spôsobov ako tento prebytok produktu fotosyntézy využiť. Môže napríklad slúžiť ako alternatívny odvod prebytku energie absorbovaného svetla, a tým zabrániť fotooxidačnému poškodeniu

buniek. Ďalej môže byť využitý na syntézu látok s nízkym pomerom C:N (karotenoidy) a C:P (tuky), ktoré môžu slúžiť ako ochrana pred vysokou intenzitou slnečného žiarenia. Alebo môže dochádzať k jeho vylučovaniu (Berman-Frank & Dubinsky, 1999).

Vylučovanie organického uhlíku ako potravy pre baktérie (Carrillo et al., 2002), súvisí taktiež s mixotrofiou, ktorá môže slúžiť ako adaptácia na vysoké intenzity žiarenia (Medina-Sanchez et al., 2004). Mixotrofii je venovaná samostatná podkapitola tejto práce.

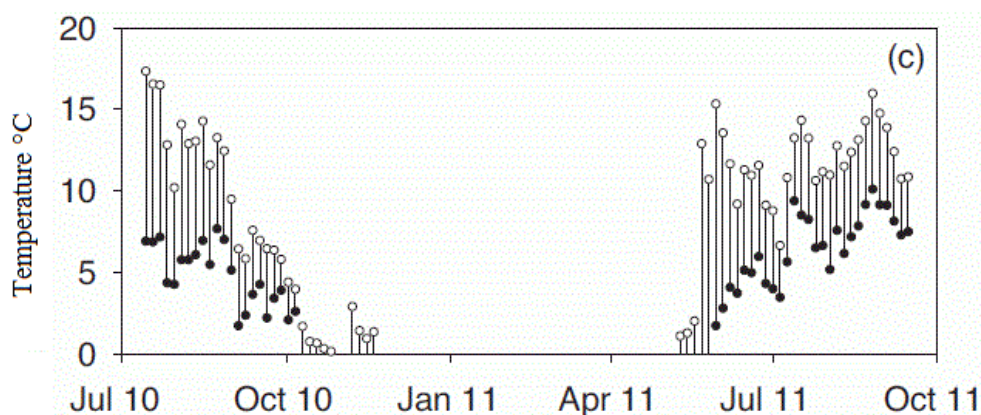
3. Teplota

Teplota vody v jazere je jeden z veľmi dôležitých faktorov ovplyvňujúcich jeho fungovanie. Vysokohorské jazerá vykazujú typický sezónny teplotný priebeh s dlhým obdobím ľadovej pokrývky, s následným rýchlym ohrievaním po roztopení ľadu, krátkou dobou vysokého obsahu tepla a dlhou dobou ochladzovania až po zamrznutie. Tieto jazerá sú väčšinou dimiktické, s miešaním vodného stĺpca v období počas topenia sa ľadovej pokrývky a dlhšou dobou miešania na jeseň po prerušení letnej stratifikácie (Catalan et al., 2002).

3.1 Teplota, ľadová pokrývka a stratifikácia

Teplota vzduchu klesá s pribúdajúcou nadmorskou výškou, a tá ovplyvňuje teplotu jazier (Livingstone et al., 1999). Vo Vysokých Tatrách priemerná mesačná teplota povrchovej vrstvy vody jazera klesala lineárne od 0,6 do 1,8 °C na 100 metrov, v závislosti na ročnom období. Miera poklesu teploty s nadmorskou výškou bola prudšia počas mája – júla (v priemere o - 1,3 °C na 100 m) v porovnaní so zvyškom sezóny, počas obdobia s otvorenou vodnou hladinou (v priemere o - 0,8 °C na 100 m) (Novikmec et al., 2013). Avšak tento vzťah medzi teplotou vzduchu a teplotou jazera, môže byť ovplyvnený mnohými miestnymi faktormi. Patrí medzi ne napríklad tienenie, vystavenie vetru a snehové polia pretrvávajúce počas leta (Thompson et al., 2005).

Topografické tienenie výrazne ovplyvňuje teplotu jazera a taktiež ľadovú pokrývku. Novikmec et al. (2013) poukazujú na kladný vzťah medzi priemernou mesačnou teplotou povrchovej vrstvy vody jazera a celkovou dobou priameho slnečného žiarenia. Ako ukazuje Obr. 1. zatienené jazero vykazuje trvalo nižšie teploty v porovnaní s nezatieneným, v podobnej nadmorskej výške. Výrazný vplyv topografického tienenia môžeme vidieť tiež na jazere Hagelseewli. Teplota povrchovej vrstvy vody jazera bola výrazne nižšia než by sa dalo očakávať vzhľadom na nadmorskú výšku a teplotu vzduchu (Livingstone et al., 1999). Príčinou bolo bralo týčiace sa nad južnou stranou jazera, ktoré výrazne redukuje množstvo slnečného žiarenia dopadajúceho na jazero. Táto redukcia odpovedá okolo 15 % v lete a môže byť až 90 % počas neskorej jesene a zimy, keď je slnko za siluetou brala. Vtedy môže na jazero dopadať len difúzne slnečné žiarenie. Toto tienenie výrazne ovplyvňuje teplotu vody, dĺžku obdobia ľadovej pokrývky a proces topenia. Preto počas procesu topenia môže podstatnú dobu existovať vedľa seba otvorená hladina na severnej a ľadová pokrývka na južnej (zatienenej) strane jazera, čo má výrazný vplyv na teplotu vody (Ohlendorf et al., 2000).



Obr. 1. Rozdiely medzi dennou priemernou teplotou povrchovej vrstvy vody morfológicky podobných jazier s kontrastným množstvom priameho slnečného žiarenia. Zatienené Zmrzlé pleso (čierne) a nezatienené Štvrté Roháčske pleso (biele) \approx 1740 m.n.m. (Novikmec et al., 2013).

Teplota jazera môže byť taktiež ovplyvnená studenou vodou z topiacich sa snehových polí v zatienených častiach povodia. Vtedy paradoxne s rastúcou teplotou vzduchu klesá teplota vody jazera (Thompson et al., 2005).

Ďalšími faktormi ovplyvňujúcimi teplotu vody jazera sú jeho morfometrické parametre. Hĺbka jazera môže ovplyvňovať kolísanie teploty povrchovej vrstvy vody jazera počas dňa. Vo Vysokých Tatrách hlbšie jazerá vykazovali menšie kolísanie v dennej teplote, v porovnaní s plytšími jazerami. Hĺbka spolu s nadmorskou výškou a priamym slnečným žiarením môžu ovplyvniť tiež proces topenia. Hlbšie jazerá a jazerá lokalizované vo väčšej nadmorskej výške rozmrzali pomalšie než jazerá plytšie a situované v menšej nadmorskej výške (Novikmec et al., 2013). Ďalším parametrom ovplyvňujúcim stratifikáciu a hĺbku miešania je veľkosť jazera. Väčšie jazerá majú hlbšiu vrstvu miešania v porovnaní s menšími. Je to z dôvodu väčšej dráhy vetra a plochy, na ktorú môže pôsobiť (Leopold, 2000). Veľkosť jazera spolu s hĺbkou môže ovplyvniť taktiež stabilitu stratifikácie. Napríklad v jazere Laguna Cibera, ktoré je dlhé a plytké, je vodný stĺpec schopný odolávať vplyvu vetra len počas krátkeho obdobia v strede augusta, kedy bol zaznamenaný najvyšší obsah tepla v jeho vode (Catalan et al., 2002).

3.2 Vplyv na fytoplanktón

Teplota môže ovplyvňovať fytoplanktón vysokohorských jazier priamo, ale taktiež nepriamo.

Teplota ovplyvňuje rýchlosť rastu a tiež môže interagovať s ďalšími faktormi, ako je UVR a koncentrácia živín. Podľa Doyle et al. (2005) rast druhov *Gymnodinium* sp., *Fragilaria crotonensis* a *Asterionella formosa* z jazera Beartooth bol najväčší pri teplote 14 °C, kým pre druh *Dinobryon* sp. to bolo pri 6 °C. Okrem toho teplota silno ovplyvnila reakciu všetkých štyroch druhov na UVR, bez ohľadu na ich optimum pre rast. Negatívne pri 6 °C, kým pri 14 °C nebol zaznamenaný negatívny vplyv na žiaden z druhov. To môže súvisieť s teplotne závislou povahou ochranných látok a opravných mechanizmov. Zmena nastala až po pridaní živín, kedy rast *Fragilaria* a *Gymnodinium* bol znížený vplyvom UVR aj pri teplote 14 °C. Kombinácia týchto faktorov môže ovplyvňovať druhové zloženie a distribúciu jednotlivých druhov vo vodnom stĺpci. O teplotných nárokoch jednotlivých druhov fytoplanktónu vysokohorských jazier nemáme dostatok informácií, ale predpokladáme, že budú preferované druhy s optimálnym rastom posunutým do nižších teplôt.

Teplota môže ovplyvňovať fytoplanktón aj nepriamo, pretože ovplyvňuje trvanie a charakter ľadovej pokrývky. O vplyve samotnej ľadovej pokrývky pojednáva samostatná podkapitola. Teploty počas zimy vplývajú na dĺžku obdobia ľadovej pokrývky, a tým menia dĺžku obdobia miešania vodného stĺpca počas topenia a to je obdobie kedy prúdenie roznáša živiny z hlbokých vrstiev alebo sedimentov do celého vodného stĺpca. Tento mechanizmus môže ovplyvniť intenzitu maxima koncentrácie chlorofylu na začiatku stratifikácie (Catalan et al., 2002). Načasovanie topenia ľadovej pokrývky môže ovplyvniť začiatkové podmienky pre vývoj fytoplanktónu. Môže výrazne ovplyvniť aj vývoj niektorých druhov. Napríklad v roku 1996 na jazere Jöri III, keď sa pokrývka roztopila na konci júna, *Rhodomonas lacustris* dominoval počas prvých týždňov otvorenej vodnej hladiny. Oproti tomu v roku 1997, keď sa ľadová pokrývka roztopila až na konci júla, sa *Rhodomonas lacustris* vyskytoval vo veľmi malom množstve. Dominantou bol *Dinobryon cylindricum* var. *alpinum* (Hinder et al., 1999).

Jazerá s dlhšou dobou letnej stratifikácie majú tendenciu mať dve produktívne obdobia. Jedno na začiatku stratifikácie a druhé počas jesenného miešania. Jazerá s kratšou dobou stratifikácie majú väčšinou jeden vrchol produkcie počas obdobia s otvorenou vodnou hladinou (Catalan et al., 2002).

3.3 Ľad a sneh

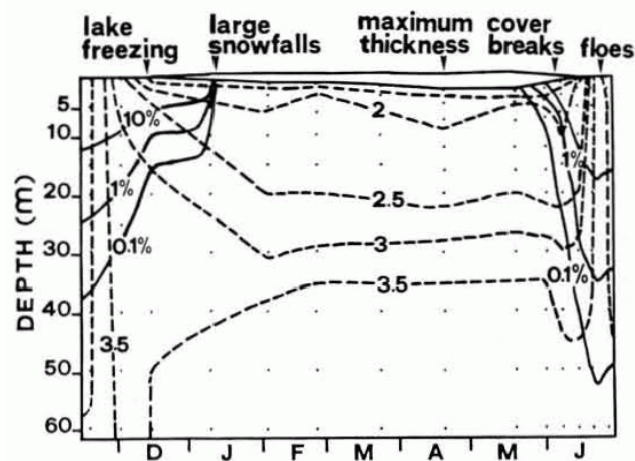
Ako vyplýva už aj z predchádzajúcej časti, vysokohorské jazerá môžu byť pokryté ľadom a snehom po značnú časť roku. Ľadová a snehová pokrývka pôsobí ako bariéra medzi atmosférou a vodou jazera, ktorá redukuje výmenu tepla, vplyv vetra a prenikanie žiarenia

(Catalan, 1992). Preto zimná pokrývka vytvára v jazere špecifické prostredie pre život fytoplanktónu.

3.3.1 Dynamika ľadovej a snehovej pokrývky a jej vplyv na svetelné pomery jazera

Na začiatku zimy, keď jazero začína zamŕzať, sa vytvára veľmi priehľadný ľad a žiarenie môže stále prenikať hlboko do vodného stĺpca. Na základe optického efektu je tento typ ľadu známi ako „čierny ľad“. Počas zimy dochádza na povrchu ľadu k akumulácii snehu. Sneh svojou váhou zatlačí celú pokrývku smerom nadol a dochádza k jeho zaplavovaniu vodou z jazera, až kým nie je dosiahnutá hydrostatická rovnováha. Takto dochádza k tvorbe vrstvy brečky. Táto brečka môže zamrznúť a vytvoriť takzvaný biely ľad, ktorý je v porovnaní s čiernym ľadom menej priehľadný. Nové snehové zrážky poskytujú nové vrstvy snehu a proces zaplavenia, tvorby brečky a zamŕzania sa môže opakovať niekoľko krát počas zimy, vytvárajúc komplexnú štruktúru vrstiev odlišnej povahy v ľadovej pokrývke. Najväčšiu hrúbku dosahuje ľadová pokrývka počas jari a potom nasleduje jej postupné topenie od vrchu smerom nadol. Počas tohto obdobia sa na jej povrchu môžu tvoriť dočasné plytké kaluže, až kým nedôjde k jej kompletnému rozpraskaniu (Catalan, 1989).

Z toho vyplýva, že počas zimy dochádza k značnej zmene svetelných podmienok, ktoré vládnu pod ľadovou a snehovou pokrývkou, ako ilustruje Obr. 2. (Catalan, 1992).



Obr. 2. Izočiary teploty ($^{\circ}\text{C}$) (čiarkovaná čiara) a žiarenia (plné čiary) pre jazero Redó počas periódy zimnej pokrývky (Catalan, 1992).

Ľadová pokrývka redukuje množstvo prechádzajúceho slnečného žiarenia. Toto množstvo závisí na type ľadu a prítomnosti, či absencii vrstvy snehu (Bolsenga et al., 1991).

Čistý ľad (čierny ľad) môže prenášať až 90 % viditeľného spektra žiarenia v závislosti na hrúbke a štruktúre (Bolsenga et al., 1991). Podľa Bolsenga et al. (1996) mohol čistý ľad

o hrúbke 154 cm prenášať dokonca až 24,8 % PAR. To je možné vďaka nízkemu obsahu vzduchových bublín, ktoré spôsobujú rozptyl prenikajúceho žiarenia (Leppäranta et al., 2010). Okrem toho sú počas jeho formovania z neho vylučované chromoforické rozpustené organické látky (CDOM), čo má dôležité optické dôsledky. Zvyšok zadržaných CDOM v ľade môže podliehať dodatočnej degradácii. Dôsledkom toho môže značné množstvo UVR prenikať do vodného stĺpca (Belzile et al., 2002).

Ľad pokrytý snehom vykazuje najnižšiu priepustnosť slnečného žiarenia (Bolsenga et al., 1991). Sneh vykazuje vysoký koeficient zoslabovania prieniku žiarenia, čo je výsledkom vysokého obsahu vzduchových káps (Kirillin et al., 2012). Podiel na redukcii prechádzajúceho slnečného žiarenia má taktiež albedo snehu. Vysoké hodnoty sú typické pre čerstvý sneh a tieto hodnoty klesajú so starnutím snehovej pokrývky (Arst et al., 2006). Biely ľad taktiež výrazne redukuje prechádzajúce žiarenie, a okrem vzduchových bublín obsahuje taktiež CDOM. Takže sneh a biely ľad okrem viditeľného spektra výrazne ovplyvňuje aj prienik UVR (Belzile et al., 2002).

3.3.2 Chemické zmeny ľadovej a snehovej pokrývky a jej vplyv na chemizmus jazera

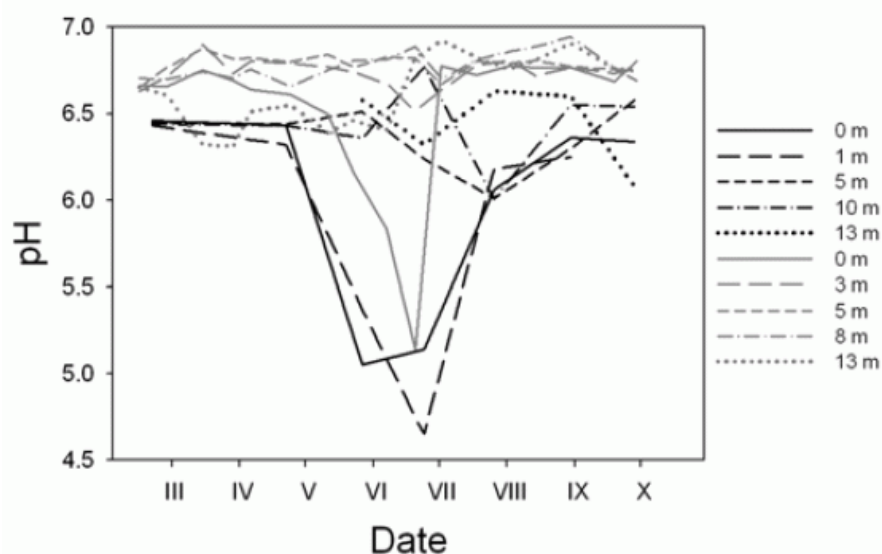
Okrem fyzikálnych zmien prechádza snehová a ľadová pokrývky v priebehu sezóny taktiež zmenami chemickými. Počas zamŕzania dochádza k efektívnemu vylučovaniu solí z ľadu a ich uvoľňovaniu do vody alebo ich koncentrácie na vonkajších vrstvách ľadových zrn a kryštálov (Catalan, 1989). Z ľadu sú vylučované taktiež rozpustené organické látky, čo v niektorých prípadoch (vysoký pomer povrchu k objemu jazera) môže viesť k významnému zvýšeniu ich koncentrácie vo vode (Belzile et al., 2002).

Behom formovania vrstvy brečky, sú do nej vylučované jednak soli z ľadu, ale taktiež soli vyplavované z nových vrstiev snehu. Chemická kompozícia snehových zrážok je variabilná a môže byť ovplyvnená napríklad antropogennou činnosťou alebo morským aerosólom. Vrstva brečky môže byť teda bohatšia na soli než voda jazera (Catalan, 1989; Felip et al., 1999). Počas zaplavovania Na^+ a K^+ ukázali vzrast koncentrácie v horných 5-tich metroch vodného stĺpca, čo naznačuje možnú výmenu látok medzi vrstvou brečky a vodou jazera (Catalan, 1992).

Najvýznamnejšie zmeny v chemizme jazera sa odohrávajú počas topenia ľadovej a snehovej pokrývky a snehu v povodí. Keď sa topí sneh, niektoré ionty ako NO_3^- , SO_4^{2-} , NH_4^+ sú vymývané rýchlejšie než iné a spôsobujú zmeny v chemickom zložení vody, ktorá sa dostáva do jazera (Catalan et al., 1992). Ako ukazuje Obr. 3. pH vody jazera, môže byť silno ovplyvnené topením zimnej pokrývky, čo môže zapríčiniť epizodickú acidifikáciu vrchných

vrstiev vodného stĺpca (Catalan, 1992; Nedbalová et al., 2006). Podľa Nedbalová et al. (2006) kleslo pH povrchovej vrstvy vody v Ľadovom plese nachádzajúcom sa vo Vysokých Tatrách behom júna roku 2001 pod hodnotu šesť. Najnižšia hodnota (pH 5,14) bola nameraná 20. júna. Prejav acidifikácie závisí na pufrčných schopnostiach jazera a na množstve kyslých aniónov dostávajúcich sa do jazera počas topenia sa snehu (Stoddard, 1995). Okrem toho snehová pokrývka pôsobí ako pasca na hmyz, peľ a iný materiál. Takže živiny a partikulované organické látky naakumulované v snehovej a ľadovej pokrývke sú behom topenia relatívne rýchlo uvoľnené do vodného stĺpca (Catalan, 1992).

Zimná pokrývka môže ovplyvniť chemizmus jazera aj tým, že podporuje prípadné vytvorenie anoxických podmienok. Ľadová pokrývka zabraňuje príjmu atmosférického kyslíka a vrstva snehu zabraňuje prieniku svetla do vodného stĺpca, čo sa odzrkadľuje v inhibícii produkcie kyslíka fotosyntézou. Kyslík na rozhraní sedimentov a vody je spotrebovávaný mineralizáciou organického materiálu. To môže mať za následok zníženie pH. Krátko po tom ako je O₂ úplne spotrebovaný, sa zo sedimentov uvoľňuje voľný fosfát. S časom stúpa koncentrácia fosfátu, ktorý sa následne šíri do vodného stĺpca. Súčasne sú uvoľňované aj iné látky ako napríklad mangán a železo (Ohlendorf et al., 2000).



Obr. 3. Časový a priestorový rozsah epizodickej acidifikácie Ľadového plesa v roku 1990 (čierne čiary) a 2001 (šedé čiary) (Nedbalová et al., 2006).

3.3.3 Dynamika fytoplanktónu počas obdobia zimnej pokrývky

Na začiatku zimy, keď je jazero pokryté čiernym ľadom, môže slnečné žiarenie stále prenikať do značnej hĺbky vodného stĺpca, a tým umožňovať vysokú produktivitu fytoplanktónu pod ľadom (Catalan & Camarero, 1991). Tento priebeh je typický pre mnoho

vysokohorských jazier (Catalan et al., 2002). Nárast koncentrácie chlorofylu nemusí nevyhnutne znamenať vrchol produkcie. Obmedzenie vplyvu vetra dovoľuje redistribúciu chlorofylu v závislosti na svetelných podmienkach a navyše obsah chlorofylu na bunku môže vzrásť kvôli aklimatizácií na nízku intenzitu slnečného žiarenia (Felip & Catalan, 2000). Napríklad v ľadovom plese zrástol špecifický obsah chlorofylu-*a* v decembri sedem krát v porovnaní so septembrom toho istého roku (Nedbalová et al., 2006).

Pre vysokohorské prostredie je typické veľké množstvo snehových zrážok. Naakumulovaný sneh na povrchu ľadovej pokrývky jazera výrazne redukuje prechádzajúce slnečné žiarenie až na hodnotu blížiacu sa k nule. Preto je pre mnoho vysokohorských jazier charakteristická veľmi nízka biomasa fytoplanktónu počas veľkej časti obdobia zimnej pokrývky. Nedostatok svetla počas tohto obdobia je pravdepodobne hlavným dôvodom, prečo je najväčšia biomasa fytoplanktónu spojená s obdobím otvorenej vodnej hladiny v najintenzívnejšie študovaných vysokohorských jazerách Európy (Catalan et al., 2002). Oproti tomu opačný vzor výskytu maxima fytoplanktónu počas obdobia zimnej pokrývky bol pozorovaný vo vysokohorskom jazere Paione Superiore. Fytoplanktón tohto jazera dosahoval svoje maximum v období najväčšej hrúbky pokrývky. To ukazuje možný posun u fytoplanktónu k heterotrofnému metabolizmu a význam mixotrofie (Pugnetti & Bettinetti, 1999).

Počas obdobia topenia bola zaznamenaná najnižšia biomasa fytoplanktónu. Jedným z dôvodov môže byť neschopnosť populácie fytoplanktónu adaptovaného na nízku intenzitu žiarenia, vyrovnáť sa s vysokou intenzitou žiarenia (Catalan, 1992). Okrem toho fytoplanktón horných vrstiev vodného stĺpca môže byť počas tohto obdobia ovplyvnený poklesom pH (Catalan, 1992; Nedbalová et al., 2006).

Z toho vyplýva že sa fytoplanktón vysokohorských jazier musí vyrovnáť s drastickými zmenami vo svetelných podmienkach, ktoré prebehnú behom veľmi krátkeho časového intervalu. Od vysokej intenzity slnečného žiarenia behom obdobia otvorenej vodnej hladiny až po minimum počas prítomnosti ľadovej a snehovej pokrývky. Popri negatívnom vplyve snehovej pokrývky na primárnu produkciu fytoplanktónu má obdobie zimnej pokrývky pozitívny vplyv na obsah živín. Jednak dochádza k ich uvoľňovaniu zo sedimentov, ale taktiež samotný sneh môže obsahovať množstvo živín, ktoré sa počas topenia dostávajú do vody týchto jazier.

4. Živiny

4.2 Faktory ovplyvňujúce trofický stav jazera

4.2.1 Povodie

Chemické zloženie vody vysokohorských jazier je výrazne ovplyvnené vlastnosťami povodia. Patria medzi ne mineralógia podložia, množstvo a zloženie pôdy a vegetácie, sklon a expozícia terénu (Kamenik et al., 2001). Jeho relatívne malá veľkosť zapríčiňuje väčšinou oligotrofný charakter týchto jazier (Catalan et al., 2006). Typ povodia taktiež ovplyvňuje dopad atmosférickej depozície na chemizmus jazera. Kopáček et al. (1995) pojednáva o vplyve vegetácie a pôdy na koncentráciu celkového dusíku (TN) a fosforu (TP) vo vysokohorských jazerách vo Vysokých Tatrách. S ubúdajúcou pôdou a vegetáciou v povodí sa zvyšovala koncentrácia TN v jazerách. Najvyššie hodnoty dosahovala v jazerá so skalnatým povodím. Dôvodom je krátka doba zadržania dusíku v prostredí s málo vyvinutou pôdou a minimom vegetácie. Zvýšená koncentrácia dusíku mala taktiež súvis so sklonom povodia. V povodí so strmými svahmi dochádza k rýchlejšiemu odtoku vody, a tým je skrátená doba zadržania dusíku a jeho vystavenia biologickým procesom (Kopáček et al., 1995; Kamenik et al., 2001). Typ povodia taktiež určoval zloženie TN. Inverzný vzťah medzi hlavnými komponentmi TN vo vode bol výsledkom odlišných zdrojov NO_3^- a celkového organického dusíku (TON). Koncentrácia TON závisela na množstve vegetácie a pôdneho organického materiálu v povodí a na koncentrácií TP v jazere. Oproti tomu atmosférická depozícia anorganického dusíku bola hlavným zdrojom dusičnanov a koncentrácia NO_3^- bola nepriamo úmerná množstvu pôdy v povodí (Kopáček et al., 2000). Z toho vyplýva taktiež inverzný vzťah medzi koncentráciou NO_3^- a rozpustenými organickými látkami (DOC), pozorovaný vo vysokohorských jazerách (Camarero et al., 2009).

Okrem toho je chemické zloženie vody ovplyvnené aj mineralógiou podložia. Minerálne látky sú uvoľňované do vody prostredníctvom chemického (rozpúšťanie hornín) a mechanického zvetrávania. Chemické zvetrávanie je ovplyvnené množstvom pôdy, ktorá zvyšuje dobu zadržania vody, a tým zvyšuje intenzitu rozpúšťania hornín (Psenner & Catalan, 1994). Na proces zvetrávania má vplyv taktiež vegetácia. Podľa Stauffer (1990) hlavnou úlohou vegetácie je stabilizácia pôdy povodia (spomaľuje mechanické zvetrávanie) a podpora chemického zvetrávania prostredníctvom produkcie kyselín. Oproti tomu mechanické zvetrávanie je výraznejšie v oblasti s prudkými svahmi a holým skalnatým povrchom (Kameník et al., 2001).

Zdrojom živín pre jazero môžu byť aj ďalšie činnosti odohrávajúce sa v jeho povodí. Napríklad prísun dusíka môže byť ovplyvňovaný prítomnosťou oviec a dobytky na alpských pastvinách (Kamenik et al., 2000). V niektorých prípadoch sú procesy ovplyvňujúce prísun externých živín bizarné. Príkladom je Jazero v Ledvici, kde zosuvy spôsobené zemetraseniami hrajú významnú úlohu v obohatení jazera živinami (Brancelj et al., 2002).

4.2.2 Atmosférická depozícia

Aj napriek tomu, že vysokohorské jazerá sú relatívne vzdialené od priameho ľudského vplyvu, môžu byť silno ovplyvnené atmosférickou depozíciou dusíku, ktorá nepretržite rastie vďaka rôznym antropogénnym aktivitám (Elser et al., 2009). Okrem toho dochádza k nárastu transportu prachu, ktorý obohacuje jazerá o dôležité živiny ako je fosfor a základné kationy ako vápnik a horčík (Ballantyne et al., 2011).

Napríklad pohorie Sierra Nevada v Španielsku je výrazne ovplyvnené atmosférickou depozíciou fosforu. Atmosférická depozícia fosforu bola spojená hlavne so suchým spádom a ukazovala sezónny priebeh spojený s exportom saharského prachu, s maximami na jar a v lete. Výsledky štúdie Morales-Baquero et al. (2006) potvrdili priame prepojenie medzi atmosférickou depozíciou a trofickým stavom jazera. V mediteránnom regióne je tento prísun dôležitým zdrojom fosforu, ktorý ovplyvňuje biogeochémiu oligotrofných jazier.

Oproti tomu depozícia dusíku bola spojená hlavne s dažďovými zrážkami (Morales-Baquero et al., 2006). Depozícia dusíku je obecné veľmi variabilná naprieč regiónmi. Jazerá na severe Nórska a Fínska vykazovali významne nižšie hodnoty než jazerá v Alpách a Vysokých Tatrách (Catalan et al., 2002). Priame prepojenie medzi atmosférickou depozíciou a koncentráciou dusičnanov v jazere ukazujú informácie o historickom vývoji koncentrácie NO_3^- v jazerách vo Vysokých Tatrách, kde koncentrácia NO_3^- vo vode tesne nasleduje vývoj emisií obsahujúcich anorganický dusík v tomto regióne (Kopáček et al., 1998).

4.2.3 Acidifikácia

Rozsiahle oblasti v Európe a v Severní Amerike vrátane vysokohorských pohorí boli v minulom storočí významne postihnuté kyslou atmosférickou depozíciou. Acidifikácia vody jazier a pôdy v ich povodí spôsobila zásadné zmeny vo fungovaní týchto ekosystémov, okrem iného prostredníctvom ovplyvnenia dostupnosti fosforu v závislosti na pH. Vo Vysokých Tatrách bola nameraná nízka koncentrácia celkového fosforu pri pH medzi 4,8–6,2 a vyššia koncentrácia pri $\text{pH} > 6,2$ a $< 4,8$. To môže byť zapríčinené imobilizáciou fosforu v dôsledku

tvorby zrazenín s iónmi železa a hliníku. Preto atmosférická depozícia dusíku môže paradoxne viesť k zníženiu koncentrácie fosforu, a tým k oligotrofizácií (Kopáček et al., 1995; Kopáček et al., 2000).

4.2.4 Topenie ľadovcov

Počas posledného storočia značne ustúpili vysokohorské ľadovce v mnohých oblastiach sveta. Výsledné zmeny v odtoku ľadovcov nielenže ovplyvňujú hydrologický cyklus, ale taktiež môžu pozmeniť fyzikálne (zákal z ľadovcovej múky) a biochemické vlastnosti ekosystémov ležiace v povodí pod nimi. V jazerách strednej a severnej časti Skalnatých vrchov zásobovaných vodou z topiacich sa ľadovcov a snehu (GFS) bola nájdená koncentrácia NO_3^- podstatne vyššia (v priemere $114 \pm 17 \mu\text{g N L}^{-1}$) ako v jazerách zásobovaných len samotným topením snehu (SF) (v priemere $4 \pm 1 \mu\text{g N L}^{-1}$). Pomer rozpusteného anorganického dusíku k celkovému fosforu naznačoval, že SF jazerá sú limitovane dusíkom, kým GSF jazerá sú limitované fosforom. Okrem toho môže dochádzať k zmenám svetelných podmienok vo vodnom stĺpci kvôli vysokému prísunu ľadovcovej múky (Saros et al., 2010).

Celkovo môžeme zhrnúť, že chemické zloženie vysokohorských jazier je primárne určené atmosférickou depozíciou a zvetrávaním hornín (Psenner & Catalan, 1994; Morales-Baquero et al., 2006). Tieto dva procesy taktiež ovládajú zásobovanie jazier fosforom a anorganickým dusíkom (čo sú dve rozhodujúce živiny pre rast fytoplanktónu). Výsledný trofický stav jazera je odrazom rovnováhy medzi prísunom živín a dopitom po živinách v celom ekosystéme povodia (Kopáček et al., 2000).

4.3 Vplyv na fytoplanktón

Morris & Lewis (1988) ukázali, že fytoplanktón vo vysokohorských jazerách v Colorade môže byť limitovaný dusíkom alebo fosforom. Limitujúca živina sa môže meniť v priebehu sezóny, čo je typické pre jazerá s nízkou koncentráciou dusičnanov. Oproti tomu vysokohorské jazerá so zvýšenou atmosférickou depozíciou dusíku sú prevažne limitované fosforom (Catalan et al., 2002). Dobrým indikátorom stavu limitácie živinami v jazere je pomer rozpusteného organického dusíku (DIN) a celkového fosforu (TP) (Morris & Lewis, 1988).

Zvýšená koncentrácia dusičnanov môže viesť k acidifikácii a zmenám v spoločenstve fytoplanktónu (Gardner et al., 2008). Taktiež zvýšená depozícia fosforu môže ovplyvniť

primárnu produkciu a pozmeniť druhové zloženie (Morales-Baquero et al., 2006). Príkladom môže byť jazero La Caldera v Španielsku, kde v reakcii na prísun fosforu prostredníctvom atmosférickej depozície došlo k nárastu bakteriálnej biomasy a zníženiu druhovej diverzity spoločenstva fytoplanktónu. Len jeden druh, *Chromulina nevadensis*, bol významne spojený s prísunom fosforu. Nárast biomasy tohto jedného druhu bol príčinou zníženia druhovej diverzity fytoplanktónového spoločenstva (Pulido-Villena et al., 2008). Možným vysvetlením nárastu biomasy práve tohto druhu by mohla byť jeho schopnosť žiť sa na bakteriálnej biomase (Medina-Sanchez et al., 2006).

Možnou reakciou fytoplanktónu na limitáciu fosforom je syntéza alkalických fosfatáz, ktoré zvyšujú dostupnosť anorganického fosforu (Labry et al., 2005; Korbee et al., 2012). Ale dostupných informácií z prostredia vysokohorských jazier je veľmi málo. Okrem toho ďalšou stratégiou ako sa môže fytoplanktón vyrovnávať s limitáciou živinami je mixotrofia.

4.4 Mixotrofia

Mixotrofné organizmy kombinujú autotrofnú fotosyntézu s heterotrofnou výživou. Medzi hlavné taxonomické skupiny zahŕňajúce mixotrofné druhy patria Chrysophyceae, Cryptophyceae a Dinophyceae (Jones, 1997; Callieri et al., 2006). Táto schopnosť kombinovať viaceré spôsoby výživy je rozdielna medzi druhmi. Na základe ich potravných stratégií Jones (1997) rozdelil mixotrofné organizmy do štyroch skupín. Prvá skupina zahŕňa organizmy, ktoré sú primárne heterotrofné a fototrofia sa zapája, keď koncentrácia koristi limituje heterotrofný rast. Pre organizmy z ďalších troch skupín je dominantným spôsobom výživy fotosyntéza, ale význam mixotrofie v ich metabolizme sa líši. Organizmy druhej skupiny môžu dopĺňať živiny pre rast fagotrofiou, ale na rozdiel od prvej skupiny len počas limitácie svetlom. Požívanie koristi je obvykle nepriamo úmerné intenzite svetla. V ďalšej skupine mixotrofná výživa dopĺňa esenciálne látky pre rast a požívanie koristi je priamo úmerné intenzite svetla. Posledná skupina zahŕňa organizmy s veľmi nízkym podielom heterotrofnej výživy, ktorá môže slúžiť na údržbu buniek. Mixotrofia zahŕňa širokú škálu potravných stratégií, ktoré môžu byť výhodné za rôznych podmienok. Schopnosť uspieť za určitých podmienok v kompetícii s obligátnymi fagotrofmami a obligátnymi heterotrofmami môže mať výrazný vplyv na štruktúru celého planktónového spoločenstva (Jones, 2000).

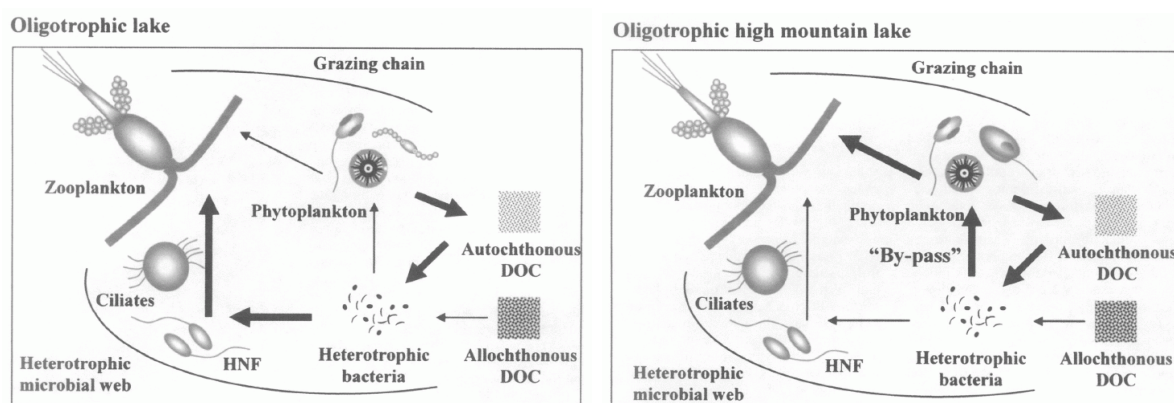
Fytoplanktón je schopný poskytnúť baktériám organický substrát, na ktorom sú závislé (Carrilo et al., 2002). Baktérie sú zároveň schopné úspešne súperiť s fytoplanktónom o fosfor ako limitujúci prvok (Currie & Kalff, 1984). Mixotrofné druhy schopné fagocytózy využívajú túto skutočnosť a konzumujú bakteriálne bunky. Takže v prostredí s dostatkom slnečného

žiarenia, ale limitovanom živinami, fytoplanktón živí baktérie vylučovaním “lacného“ organického uhlíku produkovaného fotosyntézou a zároveň zbiera “drahé“ minerálne živiny obsiahnuté v týchto baktériách (Caron et al., 1993; Thingstad et al., 1996; Medina-Sanchez et al., 2004).

Mixotrofné druhy sú teda zvýhodnené v podmienkach vyčerpania živín, pretože sú schopné získať fosfor a dusík z baktérií (Nygaard & Tobiesen, 1993). Baktérie sú navyše vhodným zdrojom dusíka a fosforu, pretože ich pomer C:N a C:P je zvyčajne nižší než u fytoplanktónu (Caron et al., 1993).

Ďalším extrémnym abiotickým faktorom, s ktorým sa musí fytoplanktón vysokohorských jazier vyrovnávať je vysoká intenzita žiarenia. Ultrafialové žiarenie môže inhibovať primárnu produkciu fytoplanktónu (Carrilo et al., 2002) a zároveň príjem a asimiláciu rozpustených minerálnych živín (Hessen et al., 1995; Döhler, 1997). Pri týchto stresujúcich svetelných podmienkach mixotrofia umožňuje fytoplanktónu získavať organický uhlík a minerálne živiny prostredníctvom fagotrofie (Medina-Sanchez et al., 2004).

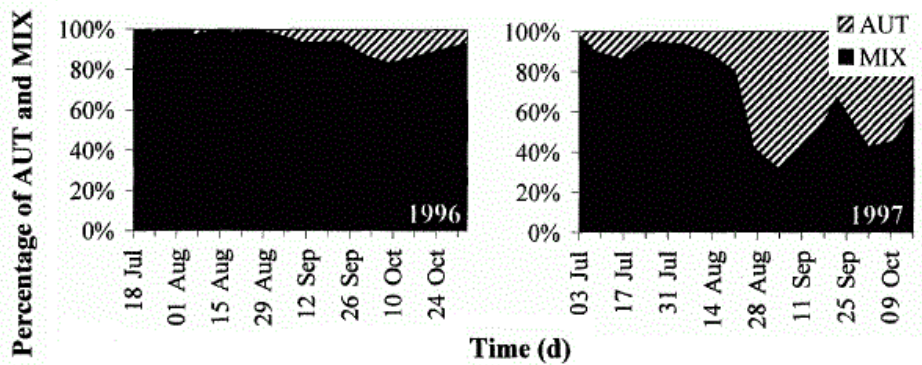
Mixotrofia slúži ako skrátená cesta toku uhlíku naprieč potravným reťazcom spásáčov, ako znázorňuje Obr. 4. To vysvetľuje pomerne nízku biomasu heterotrofných organizmov v spoločenstvách vysokohorských jazier. Táto skutočnosť môže, vďaka redukcii počtu trofických úrovní, zvýšiť efektivitu prenosu energie (Medina-Sanchez et al., 2004).



Obr. 4. Rozdiel v toku uhlíku potravným reťazcom v oligotrofných a vysokohorských oligotrofných jazierách. Hrúbka šípky ukazuje relatívnu dôležitosť toku uhlíku (Medina-Sanchez et al., 2004).

Z vyššie spomínaných výhod mixotrofie vyplýva, že vysokohorské jazerá sú optimálnym prostredím pre mixotrofné druhy (Callieri et al., 2006). Preto tieto organizmy môžu tvoriť podstatnú časť spoločenstva fytoplanktónu. V oligotrofnom alpskom jazere Lago Paione Superiore tvorili mixotrofné organizmy až 94 % celkového množstva fytoplanktónu

(Callieri et al., 2002). Podobnú situáciu môžeme vidieť aj na Obr. 5., ktorý znázorňuje percentuálne zastúpenie mixotrofných a obligátne autotrofných druhov vysokohorského jazera La Caldera (Medina-Sanchez et al., 2004). Medzi bežné mixotrofné rody patria napríklad *Gymnodinium*, *Dinobryon*, *Chromulina*, *Cryptomonas* a *Ochromonas* (Callieri et al., 2006).



Obr. 5. Sezóna a medziročné rozdiely v zastúpení mixotrofných (MIX) a obligátne autotrofných (AUT) druhov jazera La Caldera (Medina-Sanchez et al., 2004).

Vo vysokohorských jazerách sú mixotrofné druhy zodpovedné za konzumáciu značného množstva bakteriálnej produkcie (Medina-Sanchez et al., 2004; Callieri et al., 2006). Tento silný predačný tlak mixotrofných druhov fytoplanktónu voči bakterioplanktónu môže viesť k premene v morfológii baktérií. Malé jednobuněčné baktérie (požierané mixotrofmami) sú nahradzované baktériami s dlhšími bunkami a dochádza k tvorbe vlákien, čím sa baktérie chránia pred konzumáciou (Vrba et al., 2003).

Zhodnotenie intenzity fagotrofie v prírodných podmienkach je metodicky náročné, preto je dostupných dát o vplyve mixotrofie na tok uhlíku pomerne málo. Nedá sa vychádzať len s prítomnosti jednotlivých druhov, u ktorých bola mixotrofia dokázaná, prípadne predpokladaná. Tieto druhy môžu za rôznych podmienok vykazovať odlišné chovanie.

5. Záver

Fytoplanktón vo vysokohorských jazeroch je ovplyvnený extrémnymi abiotickými faktormi, medzi ktoré patrí vysoká intenzita žiarenia, nízka teplota, ľadová a snehová pokrývka a nízka koncentrácia živín.

Počas obdobia otvorenej vodnej hladiny je fytoplanktón vysokohorských jazier vystavený vysokej intenzite slnečného žiarenia. Preto si vyvinul rôzne stratégie ako minimalizovať potenciálne negatívny vplyv. Jednou zo stratégií je biosyntéza látok schopných pohlcovať UVR alebo absorbovať prebytočnú energiu slnečného žiarenia. Medzi takéto látky patria mycosporinové aminokyseliny a karotenoidy. Ďalšou možnou stratégiou je tvorba hlbokého maxima chlorofylu-*a* (DCM). Novšie štúdie však ukazujú, že dostupnosť živín v hlbších častiach vodného stĺpca môžu hrať dôležitejšiu úlohu pri indukcii formovania (DCM) než UVR. Fytoplanktón je schopný využiť aj nerovnováhu medzi asimiláciou uhlíku a produkciou biomasy a využiť ju na odvod prebytku energie absorbovaného svetla alebo syntézu ochranných látok.

Fytoplanktón vysokohorských jazier ovplyvňuje priamo aj nepriamo teplota. Priamo môže ovplyvňovať rýchlosť rastu fytoplanktónu, ale o teplotných nárokoch jednotlivých druhov nemáme dostatok informácií. Predpokladáme však, že budú preferované druhy s optimom rastu posunutým do nižších teplôt. Nepriamo pôsobí prostredníctvom ľadovej a snehovej pokrývky, jej trvania a charakteru. Zimná prikrývka výrazne redukuje prienik slnečného žiarenia. V tomto období môžu byť zvýhodnené mixotrofné druhy, ktoré sú schopné prejsť k heterotrofnej výžive, a tak kompenzovať nedostatok slnečného žiarenia. Popri negatívnom vplyve snehovej pokrývky na primárnu produkciu fytoplanktónu, má obdobie zimnej pokrývky pozitívny vplyv na obsah živín. Jednak dochádza k ich uvoľňovaniu zo sedimentov, ale taktiež samotný sneh môže obsahovať množstvo živín, ktoré sa počas topenia dostávajú do vody týchto jazier.

Chemické zloženie vysokohorských jazier je primárne určené atmosférickou depozíciou a zvetrávaním hornín v ich povodí. Tieto dva procesy taktiež ovládajú zásobovanie jazier fosforom a anorganickým dusíkom (čo sú dve rozhodujúce živiny pre rast fytoplanktónu). Výsledný trofický stav jazera je odrazom rovnováhy medzi prísunom živín a dopitom po živinách v celom ekosystéme povodia. Vysokohorské jazerá sú v dôsledku relatívne malého povodia väčšinou oligotrofné. Rast fytoplanktónu je v takom prípade limitovaný fosforom. V takýchto podmienkach sú zvýhodnené mixotrofné druhy, ktoré sú schopné kompenzovať nedostatok živín konzumáciou baktérií.

Fytoplanktón vysokohorských jazier je dobre adaptovaný na tieto extrémne abiotické podmienky.

Štúdiom extrémnych abiotických podmienok, vzťahov medzi nimi, ich vplyvov na chemické a fyzikálne vlastnosti vysokohorských jazier a odpoveď jednotlivých druhov fytoplaktónu na ne, môžeme prispieť k lepšiemu predvídaníu dopadu globálnych zmien prostredia na tieto ekosystémy. Taktiež by to mohlo prispieť k presnosti rekonštrukcií globálnych podmienok v minulosti zo sedimentov týchto jazier.

6. Zoznam použitej literatúry

- ARST, H., ERM, A., LEPPÄRANTA, M. & REINART, A. 2006. Radiative characteristics of ice-covered fresh-and brackish-water bodies. *Proceedings of the Estonian Academy of Science. Geology*, 55, 3-23.
- BALLANTYNE, A. P., BRAHNEY, J., FERNANDEZ, D., LAWRENCE, C. L., SAROS, J. & NEFF, J. C. 2011. Biogeochemical response of alpine lakes to a recent increase in dust deposition in the Southwestern, US. *Biogeosciences*, 8, 2689-2706.
- BELZILE, C., GIBSON, J. A. E. & VINCENT, W. F. 2002. Colored dissolved organic matter and dissolved organic carbon exclusion from lake ice: Implications for irradiance transmission and carbon cycling. *Limnology and Oceanography*, 47, 1283-1293.
- BERMAN-FRANK, I. & DUBINSKY, Z. 1999. Balanced growth in aquatic plants: Myth or reality? Phytoplankton use the imbalance between carbon assimilation and biomass production to their strategic advantage. *Bioscience*, 49, 29-37.
- BLUMTHALER, M., AMBACH, W. & ELLINGER, R. 1997. Increase in solar UV radiation with altitude. *Journal of Photochemistry and Photobiology B-Biology*, 39, 130-134.
- BOLSENGA, S. J., EVANS, M., VANDERPLOEG, H. A. & NORTON, D. G. 1996. PAR transmittance through thick, clear freshwater ice. *Hydrobiologia*, 330, 227-230.
- BOLSENGA, S. J., HERDENDORF, C. E. & NORTON, D. C. 1991. Spectral transmittance of lake ice from 400-850 nm. *Hydrobiologia*, 218, 15-25.
- BRANCELJ, A., SISKO, M., MURI, G., APPLEBY, P., LAMI, A., SHILLAND, E., ROSE, N. L., KAMENIK, C., BROOKS, S. J. & DEARING, J. A. 2002. Lake Jezero v Ledvici (NW Slovenia) - changes in sediment records over the last two centuries. *Journal of Paleolimnology*, 28, 47-58.
- CABRERA, S., LOPEZ, M. & TARTAROTTI, B. 1997. Phytoplankton and zooplankton response to ultraviolet radiation in a high-altitude Andean lake: short-versus long-term effects. *Journal of Plankton Research*, 19, 1565-1582.
- CALLIERI, C., BERTONI, R. & CORNO, G. 2002. Dynamics of bacteria and mixotrophic flagellates in an Alpine lake in relation to *Daphnia* population development. *Journal of Limnology*, 61, 177-182.
- CALLIERI, C., CORNO, G. & BERTONI, R. 2006. Bacterial grazing by mixotrophic flagellates and *Daphnia longispina*: a comparison in a fishless alpine lake. *Aquatic Microbial Ecology*, 42, 127-137.
- CAMARERO, L., ROGORA, M., MOSELLO, R., ANDERSON, N. J., BARBIERI, A., BOTEV, I., KERNAN, M., KOPÁČEK, J., KORHOLA, A., LOTTER, A. F., MURI, G., POSTOLACHE, C., STUHLÍK, E., THIES, H. & WRIGHT, R. F. 2009. Regionalisation of chemical variability in European mountain lakes. *Freshwater Biology*, 54, 2452-2469.
- CARON, D. A., SANDERS, R. W., LIM, E. L., MARRASE, C., AMARAL, L. A., WHITNEY, S., AOKI, R. B. & PORTER, K. G. 1993. Light-dependent phagotrophy in the fresh-water mixotrophic chrysophyte *Dinobryon cylindricum*. *Microbial Ecology*, 25, 93-111.

- CARRILLO, P., MEDINA-SÁNCHEZ, J. M. & VILLAR-ARGAIZ, M. 2002. The interaction of phytoplankton and bacteria in a high mountain lake: Importance of the spectral composition of solar radiation. *Limnology and Oceanography*, 47, 1294-1306.
- CATALAN, J. & CAMARERO, L. 1991. Ergoclines and biological processes in high mountain lakes - similarities between summer stratification and the ice-forming periods in lake Redo (Pyrenees). *Verhandlungen des Internationalen Verein Limnologie*, 24, 1011-1015.
- CATALAN, J. 1989. The winter cover of a high-mountain mediterranean lake (Estany-Redo, Redo, Pyrenees). *Water Resources Research*, 25, 519-527.
- CATALAN, J. 1992. Evolution of dissolved and particulate matter during the ice-covered period in a deep, high-mountain lake. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 49, 945-955.
- CATALAN, J., BALLESTEROS, E., CAMARERO, L., FELIP, M. & GACIA, E. 1992. Limnology in the Pyrenean lakes. *Limnetica*, 8, 27-38.
- CATALAN, J., CAMARERO, L., FELIP, M., PLA, S., VENTURA, M., BUCHACA, T., BARTUMEUS, F., DE MENDOZA, G., MIRÓ, A., CASAMAYOR, E. O., MEDINA-SÁNCHEZ, J. M., BACARDIT, M., ALTUNA, M., BARTRONS, M. & DE QUIJANO, D. D. 2006. High mountain lakes: extreme habitats and witnesses of environmental changes. *Limnetica*, 25, 551-584.
- CATALAN, J., VENTURA, M., BRANCELJ, A., GRANADOS, I., THIES, H., NICKUS, U., KORHOLA, A., LOTTER, A. F., BARBIERI, A., STUHLÍK, E., LIEN, L., BITUSIK, P., BUCHACA, T., CAMARERO, L., GOUDSMIT, G. H., KOPÁČEK, J., LEMCKE, G., LIVINGSTONE, D. M., MULLER, B., RAUTIO, M., SISKI, M., SORVARI, S., SPORKA, F., STRUNECKY, O. & TORO, M. 2002. Seasonal ecosystem variability in remote mountain lakes: implications for detecting climatic signals in sediment records. *Journal of Paleolimnology*, 28, 25-46.
- CURRIE, D. J. & KALFF, J. 1984. A comparison of the abilities of freshwater algae and bacteria to acquire and retain phosphorus. *Limnology and Oceanography*, 29, 298-310.
- DEMERS, S., ROY, S., GAGNON, R. & VIGNAULT, C. 1991. Rapid light-induced-changes in cell fluorescence and in xanthophyll-cycle pigments of *Alexandrium excavatum* (Dinophyceae) and *Thalassiosira pseudonana* (Bacillatiophyceae): a photo-protection mechanism. *Marine Ecology Progress Series*, 76, 185-193.
- DOHLER, G. 1997. Effect of UVB radiation on utilization of inorganic nitrogen by Antarctic microalgae. *Photochemistry and Photobiology*, 66, 831-836.
- DOYLE, S. A., SAROS, J. E. & WILLIAMSON, C. E. 2005. Interactive effects of temperature and nutrient limitation on the response of alpine phytoplankton growth to ultraviolet radiation. *Limnology and Oceanography*, 50, 1362-1367.
- DUBINSKY, Z. & STAMBLER, N. 2009. Photoacclimation processes in phytoplankton: mechanisms, consequences, and applications. *Aquatic Microbial Ecology*, 56, 163-176.
- ELSER, J. J., KYLE, M., STEGER, L., NYDICK, K. R. & BARON, J. S. 2009. Nutrient availability and phytoplankton nutrient limitation across a gradient of atmospheric nitrogen deposition. *Ecology*, 90, 3062-3073.

- FELIP, M. & CATALAN, J. 2000. The relationship between phytoplankton biovolume and chlorophyll in a deep oligotrophic lake: decoupling in their spatial and temporal maxima. *Journal of Plankton Research*, 22, 91-105.
- FELIP, M., CAMARERO, L. & CATALAN, J. 1999. Temporal changes of microbial assemblages in the ice and snow cover of a high mountain lake. *Limnology and Oceanography*, 44, 973-987.
- FOTT, J., BLAŽO, M., STUHLÍK, E. & STRUNECKÝ, O. 1999. Phytoplankton in three Tatra Mountain lakes of different acidification status. *Journal of Limnology*, 58, 107-116.
- GARDNER, E. M., MCKNIGHT, D. M., LEWIS, W. M. & MILLER, M. P. 2008. Effects of nutrient enrichment on phytoplankton in an alpine lake, Colorado, USA. *Arctic Antarctic and Alpine Research*, 40, 55-64.
- HALAC, S., FELIP, M., CAMARERO, L., SOMMARUGA-WÖGRATH, S., PSENNER, R., CATALAN, J. & SOMMARUGA, R. 1997. An in situ enclosure experiment to test the solar UVB impact on plankton in a high-altitude mountain lake. I. Lack of effect on phytoplankton species composition and growth. *Journal of Plankton Research*, 19, 1671-1686.
- HESSEN, D. O., VAN DONK, E. & ANDERSEN, T. 1995. Growth responses, P-uptake and loss of flagellae in *Chlamydomonas reinhardtii* exposed to UV-B. *Journal of Plankton Research*, 17, 17-27.
- HINDER, B., GABATHULER, M., STEINER, B., HANSELMANN, K. & PREISIG, H. R. 1999. Seasonal dynamics and phytoplankton diversity in high mountain lakes (Jöri lakes, Swiss Alps). *Journal of Limnology*, 58, 152-161.
- JONES, H. L. J. 1997. A classification of mixotrophic protists based on their behaviour. *Freshwater Biology*, 37, 35-43.
- JONES, R. I. 2000. Mixotrophy in planktonic protists: an overview. *Freshwater Biology*, 45, 219-226.
- KAMENIK, C., KOINIG, K. A., SCHMIDT, R., APPLEBY, P. G., DEARING, J. A., LAMI, A., THOMPSON, R. & PSENNER, R. 2000. Eight hundred years of environmental changes in a high Alpine lake (Gossenköllesee, Tyrol) inferred from sediment records. *Journal of Limnology*, 59, 43-52.
- KAMENIK, C., SCHMIDT, R., KUM, G. & PSENNER, R. 2001. The influence of catchment characteristics on the water chemistry of mountain lakes. *Arctic Antarctic and Alpine Research*, 33, 404-409.
- KIRILLIN, G., LEPPÄRANTA, M., TERZHEVIK, A., GRANIN, N., BERNHARDT, J., ENGELHARDT, C., EFREMOVA, T., GOLOSOV, S., PALSHIN, N., SHERSTYANKIN, P., ZDOROVENNOVA, G. & ZDOROVENNOV, R. 2012. Physics of seasonally ice-covered lakes: a review. *Aquatic Sciences*, 74, 659-682.
- KOPÁČEK, J., HEJZLAR, J., STUHLÍK, E., FOTT, J. & VESELÝ, J. 1998. Reversibility of acidification of mountain lakes after reduction in nitrogen and sulphur emissions in Central Europe. *Limnology and Oceanography*, 43, 357-361.

- KOPÁČEK, J., PROCHÁZKOVÁ, L., STUHLÍK, E. & BLAŽKA, P. 1995. The nitrogen-phosphorus relationship in mountain lakes: Influence of atmospheric input, watershed and pH. *Limnology and Oceanography*, 40, 930-937.
- KOPÁČEK, J., STUHLÍK, E., STRAŠKRABOVÁ, V. & PŠENÁKOVÁ, P. 2000. Factors governing nutrient status of mountain lakes in the Tatra Mountains. *Freshwater Biology*, 43, 369-383.
- KORBEE, N., CARRILLO, P., MATA, M. T., ROSILLO, S., MEDINA-SÁNCHEZ, J. M. & FIGUEROA, F. L. 2012. Effects of ultraviolet radiation and nutrients on the structure-function of phytoplankton in a high mountain lake. *Photochemical & Photobiological Sciences*, 11, 1087-1098.
- LABRY, C., DELMAS, D. & HERBLAND, A. 2005. Phytoplankton and bacterial alkaline phosphatase activities in relation to phosphate and DOP availability within the Gironde plume waters (Bay of Biscay). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 318, 213-225.
- LAURION, I., LAMI, A. & SOMMARUGA, R. 2002. Distribution of mycosporine-like amino acids and photoprotective carotenoids among freshwater phytoplankton assemblages. *Aquatic Microbial Ecology*, 26, 283-294.
- LAURION, I., VENTURA, M., CATALAN, J., PSENNER, R. & SOMMARUGA, R. 2000. Attenuation of ultraviolet radiation in mountain lakes: Factors controlling the among- and within-lake variability. *Limnology and Oceanography*, 45, 1274-1288.
- LEPPÄRANTA, M., TERZHEVIK, A. & SHIRASAWA, K. 2010. Solar radiation and ice melting in Lake Vendyurskoe, Russian Karelia. *Hydrology Research*, 41, 50-62.
- LIVINGSTONE, D. M., LOTTER, A. F. & WALKER, I. R. 1999. The decrease in summer surface water temperature with altitude in Swiss Alpine lakes: A comparison with air temperature lapse rates. *Arctic, Antarctic and Alpine Research*, 31, 341-352.
- MCKNIGHT, D., ANDREWS, E., SA, S. & AIKEN, G. 1994. Aquatic fulvic-acids in algal-rich Antarctic ponds. *Limnology and Oceanography*, 39, 1972-1979.
- MEDINA-SÁNCHEZ, J. M., VILLAR-ARGAIZ, M. & CARRILLO, P. 2004. Neither with nor without you: A complex algal control on bacterioplankton in a high mountain lake. *Limnology and Oceanography*, 49, 1722-1733.
- MEDINA-SÁNCHEZ, J. M., VILLAR-ARGAIZ, M. & CARRILLO, P. 2006. Solar radiation-nutrient interaction enhances the resource and predation algal control on bacterioplankton: A short-term experimental study. *Limnology and Oceanography*, 51, 913-924.
- MORALES-BAQUERO, R., CARRILLO, P., BAREA-ARCO, J., PEREZ-MARTINEZ, C. & VILLAR-ARGAIZ, M. 2006. Climate-driven changes on phytoplankton-zooplankton coupling and nutrient availability in high mountain lakes of Southern Europe. *Freshwater Biology*, 51, 989-998.
- MORRIS, D. P. & LEWIS, W. M. 1988. Phytoplankton nutrient limitation in Colorado mountain lakes. *Freshwater Biology*, 20, 315-327.

- NEDBALOVÁ, L., STUHLÍK, E. & STRUNECKÝ, O. 2006. Phytoplankton of a mountain lake (Ľadove pleso, the Tatra Mountains, Slovakia): Seasonal development and first indications of a response to decreased acid deposition. *Biologia*, 61, S91-S100.
- NOVIKMEC, M., SVITOK, M., KOČICKÝ, D., ŠPORKA, F. & BITUŠÍK, P. 2013. Surface water temperature and ice cover of Tatra Mountains lakes depend on altitude, topographic shading, and bathymetry. *Arctic, Antarctic and Alpine Research*, 45, 77-87.
- NYGAARD, K. & TOBIESEN, A. 1993. Bacterivory in algae - a survival strategy during nutrient limitation. *Limnology and Oceanography*, 38, 273-279.
- OHLENDORF, C., BIGLER, C., GOUDSMIT, G.-H., LEMCKE, G., LIVINGSTONE, D. M., LOTTER, A. F., MÜLLER, B. & STURM, M. 2000. Causes and effects of long periods of ice cover on a remote high Alpine lake. *Journal of Limnology*, 59, 65-80.
- PSENNER, R. & CATALAN, J. 1994. Chemical composition of lakes in crystalline basins: a combination of atmospheric deposition, geologic background, biological activity and human action. In Margalef, R. (ed.), *Limnology Now: a Paradigm of Planetary Problems*. Amsterdam: Elsevier, 255-314.
- PSENNER, R. 2003. Alpine lakes: extreme ecosystems under the pressures of global change. *EAWAG news*, 55, 12-14.
- PUGNETTI, A. & BETTINETTI, R. 1999. Biomass and species structure of the phytoplankton of a high mountain lake (Lake Paione Superiore, Central Alps, Italy). *Journal of Limnology*, 58, 127-130.
- PULIDO-VILLENA, E., RECHE, I. & MORALES-BAQUERO, R. 2008. Evidence of an atmospheric forcing on bacterioplankton and phytoplankton dynamics in a high mountain lake. *Aquatic Sciences*, 70, 1-9.
- ROSE, K., WILLIAMSON, C., SAROS, J., SOMMARUGA, R. & FISCHER, J. 2009. Differences in UV transparency and thermal structure between alpine and subalpine lakes: implications for organisms. *Photochemical & Photobiological Sciences*, 8, 1244-1256.
- SAROS, J. E., INTERLANDI, S. J., DOYLE, S., MICHEL, T. J. & WILLIAMSON, C. E. 2005. Are the deep chlorophyll maxima in alpine lakes primarily induced by nutrient availability, not UV avoidance? *Arctic Antarctic and Alpine Research*, 37, 557-563.
- SAROS, J. E., ROSE, K. C., CLOW, D. W., STEPHENS, V. C., NURSE, A. B., ARNETT, H. A., STONE, J. R., WILLIAMSON, C. E. & WOLFE, A. P. 2010. Melting alpine glaciers enrich high-elevation lakes with reactive nitrogen. *Environmental Science & Technology*, 44, 4891-4896.
- SOMMARUGA, R. & AUGUSTIN, G. 2006. Seasonality in UV transparency of an alpine lake is associated to changes in phytoplankton biomass. *Aquatic Sciences*, 68, 129-141.
- SOMMARUGA, R. & PSENNER, R. 1997. Ultraviolet radiation in a high mountain lake of the Austrian Alps: Air and underwater measurements. *Photochemistry and Photobiology*, 65, 957-963.
- SOMMARUGA, R. 2001. The role of solar UV radiation in the ecology of alpine lakes. *Journal of Photochemistry and Photobiology B-Biology*, 62, 35-42.

- SOMMARUGA, R., PSENNER, R., SCHAFFERER, E., KOINIG, K. & SOMMARUGA-WÖGRATH, S. 1999. Dissolved organic carbon concentration and phytoplankton biomass in high-mountain lakes of the Austrian Alps: Potential effect of climatic warming and UV underwater attenuation. *Arctic Antarctic and Alpine Research*, 31, 247-253.
- STAUFFER, R. E. 1990. Granite weathering and the sensitivity of alpine lakes to acid deposition. *Limnology and Oceanography*, 35, 1112-1134.
- STODDARD, J. L. 1995. Episodic acidification during snowmelt of high elevation lakes in the Sierra Nevada mountains of California. *Water Air and Soil Pollution*, 85, 353-358.
- STRAŠKRABOVÁ, V., CALLIERI, C., CARILLO, P., CRUZ-PIZARRO, L., FOTT, J., HARTMAN, P., MACEK, M., MEDINA-SÁNCHEZ, J. M., NEDOMA, J. & ŠIMEK, K. 1999. Investigations on pelagic food webs in mountain lakes – aims and methods. *Journal of Limnology*, 58, 77-87.
- TARTAROTTI, B. & SOMMARUGA, R. 2006. Seasonal and ontogenetic changes of mycosporine-like amino acids in planktonic organisms from an alpine lake. *Limnology and Oceanography*, 51, 1530-1541.
- THINGSTAD, T. F., HAVSKUM, H., GARDE, K. & RIEMANN, B. 1996. On the strategy of "eating your competitor": A mathematical analysis of algal mixotrophy. *Ecology*, 77, 2108-2118.
- THOMPSON, R., KAMENIK, C. & SCHMIDT, R. 2005. Ultra-sensitive Alpine lakes and climate change. *Journal of Limnology*, 64, 139-152.
- TOLOTTI, M., THIES, H., CANTONATI, M., HANSEN, C. M. E. & THALER, B. 2003. Flagellate algae (Chrysophyceae, Dinophyceae, Cryptophyceae) in 48 high mountain lakes of the Northern and Southern slope of the Eastern Alps: biodiversity, taxa distribution and their driving variables. *Hydrobiologia*, 502, 331-348.
- VILLAFANE, V., ANDRADE, M., LAIRANA, V., ZARATTI, F. & HELBLING, E. 1999. Inhibition of phytoplankton photosynthesis by solar ultraviolet radiation: studies in Lake Titicaca, Bolivia. *Freshwater Biology*, 42, 215-224.
- VINCENT, W. F. & ROY, S. 1993. Solar ultraviolet-B radiation and aquatic primary production: damage, protection, and recovery. *Environmental Reviews*, 1, 1-12.
- VINEBROOKE, R. D. & LEAVITT, P. R. 2005. Mountain Lakes as Indicators of the Cumulative Impacts of Ultraviolet Radiation and other Environmental Stressors. *Global Change and Mountain Regions*. Springer Netherlands.
- VRBA, J., NEDOMA, J., KOHOUT, L., KOPÁČEK, J., NEDBALOVÁ, L., RÁČKOVÁ, P. & ŠIMEK, K. 2003. Massive occurrence of heterotrophic filaments in acidified lakes: seasonal dynamics and composition. *Fems Microbiology Ecology*, 46, 281-294.
- WANG, B., ZARKA, A., TREBST, A. & BOUSSIBA, S. 2003. Astaxanthin accumulation in *Haematococcus pluvialis* (Chlorophyceae) as an active photoprotective process under high irradiance. *Journal of Phycology*, 39, 1116-1124.