

UNIVERZITA KARLOVA V PRAZE

Přírodovědecká fakulta

Ústav pro životní prostředí

Studijní program: Ekologie a ochrana prostředí

Studijní obor: Ochrana životního prostředí



Chironomidae acidifikovaných horských vod

Chironomid fauna of acidified mountain waters

Bakalářská práce

Martina Malá

Vedoucí práce: RNDr. Jolana Tátošová Ph.D.

Praha, květen 2013

Prohlášení:

Prohláším, že jsem bakalářskou práci zpracovala samostatně pod vedením vedoucí práce RNDr. Jolany Tátošové PhD. s použitím citovaných zdrojů uvedených v seznamu literatury.

Tato práce, ani její podstatná část, nebyla předložena k získání jiného nebo stejného akademického titulu.

Tato elektronická verze bakalářské práce je totožná s elektronickou verzí vloženou do SIS.

V Praze dne 24. 5. 2013

.....
Martina Malá

Pod kováni:

Na prvním místě bych ráda podkovala mé kolekolitelce RNDr. Jolan Tátošové, Ph.D za její příkladné vedení bakalářské práce, velkou trpělivost a ochotu. Za poskytnutí cenných rad, spoustu potřebných materiálů a inspirativní povídání o praxích.

Další velký dík patří mé kamarádce Mince Naglové za podporu během celé doby bakalářského studia, poskytování materiálů, rad a psychickou oporu. Děkuji také svému příteli Filipovi Likovskému a všem kamarádům a známým, kteří mi více či méně podporovali během psaní bakalářské práce.

Velký dík patří i mé rodině, a to jak za materiální, tak psychickou podporu po celou dobu (nejen vysokoškolského) studia.

ABSTRAKT

Acidifikace sladkovodních ekosystémů vyvrcholila v 80. letech 20. století. Došlo k celkové změně chemismu povrchových vod, vymizení ryb a některých citlivých druhů zooplanktonu a zoobentosu. Od té doby se emise hlavních znečišťujících látek (SO_2 , NO_x a NH_3) výrazně snížily a začal probíhat proces zotavení (šřecoverý) z acidifikace. Zejména biologická recovery probíhá velmi pomalu a není zcela jasné, zda se jedná o úplně reversibilní proces.

Čeleď *Chironomidae* slouží jako velmi dobrý nástroj k hodnocení acidifikace a recovery, zejména díky jejich druhové senzitivitě, ale i toleranci k nízkému pH, koncentracím rozpuštěného O_2 , obsahu fluorinů, schopnosti adaptace ke změnám potravní nabídky a celkově vysoké druhové adaptabilitě k náročným podmínkám. Potrava a koncentrace rozpuštěného O_2 jsou pravděpodobně nejdůležitější faktory ovlivňující společenstvo pakomárů v povrchových vodách. Kosmopolitní výskyt, vysoká druhová diverzita a vysoké abundance výskytu je předurčuje pro využití v biomonitoringu i výzkumu povrchových vod. Překážkou je náročná determinace, a proto se, oproti jiným skupinám zoobentosu, studiem čeledi *Chironomidae* zabývá mnohem méně studií. Metoda CPET, využívající sběr exuvií, má velký potenciál pro biomonitoringu díky jednodušší determinaci.

Bakalářská práce shrnuje současně poznatky o problematice čeledi, zejména se zaměřuje na její význam v prostředí sladkovodních ekosystémů a reakce na určité faktory v prostředí. V neposlední řadě poukazuje také na význam této čeledi v různých vědeckých disciplínách. Bakalářská práce je zaměřena zejména na larvální stádia v souvislosti s problematikou acidifikace a jejich vztahem k různým environmentálním faktorům.

Klíčová slova: *Chironomidae*, acidifikace, horská jezera a potoky

SUMMARY

Acidification of freshwater ecosystems peaked in 1980. There were overall changes in the chemistry of surface waters. As a result, some fish and sensitive species of zooplakton and zoobenthos disappeared. After the peak emissions of major pollutants (SO₂, NO_X a NH₃) declined significantly, which started the process of recovery from acidification. Nevertheless, biological recovery proceeds very slowly and it is not clear whether it is a completely reversible process.

Chironomids serve as a very useful tool to assess acidification and recovery processes, mainly due to their tolerance of low pH, high sensitivity to concentration of dissolved oxygen, nutrient content and adaptability to changes in food supply. Chironomids have in general high adaptability of species to harsh conditions. Food supply and concentration of dissolved oxygen are likely the main factors which influence the assemblages of chironomids in freshwater ecosystems. Chironomids are suitable for use in surface water research and biomonitoring due to their world-wide distribution, high species diversity and density. In comparison to other families of zoobenthos there is far less studies of chironomid assemblages, because of demanding determination. The CPET method, which uses collection of pupal exuviae, has great potential for biomonitoring because of easier determination.

This bachelor thesis summarizes current knowledge about chironomids and their significance in freshwater ecosystems and their importance in scientific disciplines. The thesis focuses on larval stages in connection with acidification and relation of chironomids to various environmental factors.

Key words: Chironomids, acidification, mountain lakes and streams

OBSAH

1. ÚVOD	7
2. ELE CHIRONOMIDAE	8
2.1. ŽIVOTNÍ CYKLUS	8
2.2. VÝZNAM	11
2.2.1. Význam ve sladkovodních ekosystémech	11
2.2.2. Význam pakomár v dlouhodobém monitoringu povrchových vod	12
<i>Využití larválních stádií</i>	13
<i>Využití exuvií</i>	13
2.2.3. Význam ve výzkumné činnosti	14
3. NEJVÝZNAMNÉ ŽIVOTNÍ ENVIRONMENTÁLNÍ FAKTORY A JEJICH VLIV NA ELE CHIRONOMIDAE	16
3.1. VLIV NADMOŘSKÉ VÝŠKY A TEPLoty VODY	18
3.2. FOSFOR A CHLOROFYL-	19
3.3. KONCENTRACE ROZPUŠTĚNÉHO KYSLÍKU	21
3.4. PAKOMÁŘI A NÍZKÉ PH	21
4. PROBLEMATIKA ACIDIFIKACE	25
4.1. VLIV ACIDIFIKACE NA CHEMISMUS VOD	26
4.2. RECOVERY . CHEMICKÁ A BIOLOGICKÁ	29
5. DOSAVADNÍ VÝZKUM NA ZÁJMOVÝCH ÚZEMÍCH ČR A SLOVENSKA	31
5.1. ČUMAVA	31
5.2. VYSOKÉ TATRY	32
6. ZÁVĚR	34
POUŽITÁ LITERATURA	35

1. ÚVOD

řele *Chironomidae* je zna n opomíjenou eledí hmyzu, a svými specifickými vlastnostmi v mnohém vyniká nad ostatními. Jedná se o po etn a druhov nejbohat-í řele hmyzu zastoupenou ve sladkovodních ekosystémech (Cushing and Allan, 2001) a obvykle i nejrozmanit j-í ve vztahu k biodiverzit . P estofle jsou pakomá i roz-í eni tak ka po celém sv t , podle nejnov j-ích zdroj zahrnují asi 20 000 druh , a mají význam jak v lokální, tak v globální biodiverzit , je to velmi málo prozkoumaná skupina z hlediska taxonomického i ekologického (Raunio et al., 2011). V Evrop je známých asi 1200 druh , v eské republice 271 a 384 na Slovensku (Bitu-ík and Brabec, 2009).

Zástupci eledi *Chironomidae* mají r zné preference habitat a v porovnání s ostatními skupinami hmyzu je najdeme v -írokém spektru prost edí. V larválním stádiu osídlují sladkovodní ekosystémy, a to jak tekoucí, tak stojaté nebo dokonce brakické vody, litorál mo í, ra-elinu, hn j (Walker, 2007), phytotelmy (krátkodob zadržovaná voda na terestrických rostlinách), zamok ené p dy a n kte í zástupci jsou výhradn terestri tí. Zárove se vyskytují v r zných podnebných pásmech, od arktického po rovník, a v r zných nadmo ských vý-kách. Najdeme je ve vodách tekoucích z ledovc í v horkých pramenech a sub-saharský druh *Polypedilum vanderplanki* je dokonce schopen kryptobiózy (ametabolický stav; Armitage et al., 1995).

Velká ást studií zabývajících se spole enstvem bentosu tuto řele p ehlíí a v nuje se jim řna plný úvazek÷ jen velmi málo badatel . P ítom potenciál využití eledi *Chironomidae* nap . ve vztahu k acidifikaci je velký, protofle jsou vysoce druhov adaptabilní k r zným faktor m v prost edí, v etn pH. Ekologie jednotlivých druh je navíc odli-ná. Jak se tedy m ní abundance, diverzita a druhové slofení v závislosti r zných abiotických faktorech, jako je nap íklad nadmo ská vý-ka, teplota, množství flivin a na nich závislá dostupnost potravy?

2. ELE CHIRONOMIDAE

ele Pakomárovitých (*Chironomidae*) se řadí do řádu Dvoukřídlých (*Diptera*). Pakomárovití jsou spolu s příbuznou řádkou Korekovitých (*Chaoboridae*) podobní řádku Komárovitých (*Culicidae*), ale Pakomárovití se vyznačují tím, že jako dospělci neobdávají (Walker, 2007). Hlava imaga Pakomárovitých nese zakrnělý ústní ústrojí a dožívají se jen několik dní (Hartman et al., 2005), kdy se soustředí především na rozmnožování (Armitage et al., 1995).

Řadí se na několik podřádků *ó Buchonomyiinae, Chironominae, Diamesinae, Orthoclaudiinae, Podonominae, Prodiamesinae, Tanypodinae* (Armitage et al., 1995; Bitušík and Brabec, 2009), *Chilenomyiinae a Telmatogetoninae* (Armitage et al., 1995).

V následující kapitole jsou popsány jednotlivé fáze vývoje s důrazem na stádium larvy a kukly.

2.1. životní cyklus

ele *Chironomidae* patří mezi hmyz s proměnou dokonalou, vývoj tedy probíhá přes 4 stádia: vajíčko ó larva ó kukla ó imago (Armitage et al., 1995; Hartman et al., 2005; Walker; 2001, Walker; 2007). Doba vývoje od vajíčka až po dospělého je ovlivněna několika faktory, například dostupností potravy, intenzitou světla a teplotou, z nichž významnou limitující je právě teplota (Armitage et al., 1995; Balci and Kennedy, 2002). Laboratorní výzkumem několika různých druhů pakomárů potvrdil, že s rostoucí teplotou se snižuje generační doba, a to v každé fázi vývoje, i v řádu několik dní. Je zřejmé, že v případě horských oblastí, kde přetrvává chladnější klima po celý rok, budou populace pakomárů tímto faktem limitované (Balci and Kennedy, 2002). Na druhou stranu existují zástupci, kteří jsou schopni vývoje i za velmi nízkých teplot a lze je nalézt například ve vodách z tajících ledovců, kde teplota často nepřekrojuje 3,5 °C.

Po oplození kladou samice pakomárů vajíčka nejčastěji za svítání nebo za soumraku na vodní hladinu nebo do její blízkosti. Lokality i počet kladených vajíček jsou často velmi specifické pro jednotlivé druhy. Samičky je obvykle kladou ve větších počtu zabalené do slizového pouzdra, ale výjimkou není ani kladení vajíček samostatně (Armitage et al., 1995).

Z vají ek se po n kolika dnech/týdnech (v závislosti na teplot se genera ní doba m fle zkrátit i prodloužit) vylíhne první stádium larvy. Larva b hem svého vývoje vyst ídá 4 stádia ó instary. Ve stojatých vodách je první instar zpravidla planktonní, nazývá se *larvule* a lze u n j najít výrazné morfologické odchylky od následujících instar . Tento instar je d leflitý z hlediska distribuce pakomár hlavn ve stojatých vodách. Planktonní larvule si nap íklad na základ intenzity sv tla vybere habitat, kde se usídílí. P i p echodu do druhého instaru se larva usadí na dn , a na povrchu t la vylu uje chitinozní pokoffku, kterou si obalí hrudní a zade kovou ást t la. Následuj t i instary, mezi kterými se larva vfdy svléká (Armitage et al., 1995; Walker, 2001). Pro v-echny platí, fle jsou eucefalní, protáhlého válcovitého tvaru, s dob e vyvinutou sklerotizovanou hlavou s horizontálními mandibulami. První hrudní lánek nese párové panořky a poslední zade kový lánek pár po-ínek. Tyto vý n lky mohou být r zn redukovány, zvlá-t u terestrických zástupc . Dýchání probíhá celým povrchem. N které druhy mají v t le hemoglobin (erven zbarvení ó zástupce *Chironomus plumosus*; Obr. 1), a navíc jsou schopni zv t-ít t lní povrch vytvo ením papil na 8. zade kovém lánku. Díky t mto adaptacím jsou schopni p eřívát v podmínkách s nízkými koncentracemi rozpu-t ného kyslíku (Armitage et al., 1995; Cushing a Allan, 2001; Hartman et al., 2005).



Obr. 1 ó larva zástupce *Chironomus plumosus* (autor ó Ivo Antu-ek, zdroj ó www.biolib.cz, snímek pouřít se souhlasem autora)

V t-ina larválních stádií pakomár je litorálních, ale vyskytují se i druhy profundální. Tyto druhy se v-ak vyskytují v mnohem men-ích abundancích neřli druhy osídľující litorál stojatých vod, zejména z d vodu zhor-ených podmínek v dostupnosti

kyslíku, nedostatku světla a nedostatku potravy. Larvy pakomár mají velmi široké spektrum potravních preferencí. Najdeme mezi nimi filtrátory, detritovory, spásatele (škrabce) a bakterie, zavrtávají se do ponořené dřeva a rostlin (tzv. minující druhy) a některé jsou dokonce dravé. Zajímavostí je, že některé dokážou dokonce změnit potravní strategii během svého larválního stádia podle dostupnosti potravy (Armitage et al., 1995; Walker, 2001).

Po dokončení larválního vývoje začne larva vylučovat sekret podobný vlákně hedvábí, kterým se připevňuje k pevnému podkladu a zahájí kuklení. Stádium kukly probíhá u jednotlivých zástupců v řádu několika hodin až dnů. Kukla má protáhlý tvar s rozšířenou a podstatně zvětšenou hlavohruď. Ve chvíli, kdy dojde k dovyvinutí dospělého jedince, osvobodí se z hedvábné komůrky a plave k vodnímu povrchu, odkud se líhne dospělce a nechá na povrchu kukelní svlečku (exuvii). Díky nesmáklivé voskové vrstvě na povrchu pokožky a naplnění vzduchem plave svlečka na hladině do doby, než za nou voskovou vrstvou rozkládají bakterie (Ferrington et al., 1991; Armitage et al., 1995). Sběr exuvií z vodní hladiny je pak jednou z možných metod biomonitoringu (Bitušek et al., 2006; Bitušek and Svitok, 2006). Podrobněji je tato problematika rozvinuta v samostatné kapitole 2.2.2.

Po vylíhnutí z kukly je dospělce (Obr. 2) téměř okamžitě schopen letu a najde si co nejdříve místo rojení. Pakomáři nejsou příliš dobří letci. Jejich doletová vzdálenost se pohybuje v řádu stovek metrů a mnohdy jim pomáhá proudění v trů. Druhy flující v náročných podmínkách se obvykle příliš nevzdalují od místa vylíhnutí (Armitage et al., 1995). Dospělci flují velmi krátce a během svého flivota se soustředí hlavně na reprodukci. Tvouí nápadné roje, které jsou projevem namlouvacích rituálů, jež mají často velmi zajímavé modifikace a specializace (Armitage et al., 1995; Hartman et al. 2005).



Obr. 2 Imago same ka *Chironomus plumosus* (autor ó Josef Dvo ák; zdroj ó www.biolib.cz; snímek poufít se souhlasem autora)

2.2. Význam

2.2.1. Význam ve sladkovodních ekosystémech

ele *Chironomidae* hraje podstatnou roli ve vodních ekosystémech. Sloufí jako zdroj potravy pro v t-í bezobratlé nebo obratlovce, masy vají ek mají v oblib ryby (Armitage et al., 1995) a imaga jsou pak vyhledávanou potravou například vla-ťovek nebo ji i ek (Walker, 2007). Podílejí se také na samo isticích procesech (Hartman et al., 2005) a rozkladu autochtonní a alochtonní organické hmoty. Pakomá i fungují také velmi dobře jako ekosystémoví inženýři (Raunio et al., 2011), kdy ovliv ují, a uflp ímo nebo nep ímo, dostupnost zdroj pro r zné druhy vodních organismů a svým p sobením vytvá í, pozm ují nebo udržují biotop (Jones et al., 1994). Nap íklad zlep-ují míru porozity

svrchní vrstvy sedimentu pomocí undulačních pohybů a vytvářením různých komrek, a zvláště tak plochu, kam se dostane rozpustný kyslík. Díky tomu a zároveň díky přijímání potravy a jejímu následnému vyloučení podporují mikrobiální činnost, která zajišťuje přechod fluvin uložných v sedimentu do vody (Biswas et al., 2009).

Podle struktury a druhového složení společenstva pakomárů je možné velmi dobře hodnotit kvalitu vody v daném vodním ekosystému, ať už jezerech (Bitušík and Svitok, 2006) nebo tekoucích vodách (Armitage et al., 1995; Bitušík and Záborská, 1999). Jako indikátory je lze využít hlavně proto, že jsou kosmopolitní rozšíření a vyskytují se ve vysokých abundancích. Takové organismy se nazývají eurýkní (Raddum and Fjellheim, 1984). Důležitým faktorem je i míra citlivosti na změny koncentrace kyslíku, dostupnosti, kvality a množství potravy a další faktory spojené s tokem fluvin v ekosystému (Bitušík and Svitok, 2006). V praxi se pak používají exuvie kukel (Bitušík and Záborská, 1999; Bitušík, et al., 2006; Bitušík and Svitok, 2006), larvální stádia a za zmínku stojí určitě i využití fosilních zbytků pakomárů v paleolimnologii (Luoto, 2011). Tato problematika bude podrobněji popsána v samostatných kapitolách zaměřených na sběr larev a exuvií a stručně také na paleolimnologii.

Přestože je čeleď *Chironomidae* obecně považována za velmi odolnou v i nízkému pH, jsou ve výzkumu acidifikace tekoucích i stojatých vod kvůli obtížné determinaci často opomíjeni (Armitage et al., 1995). Přehlížení takto velké skupiny může mít za následek výrazné zkreslení informací, kupříkladu neúplné zhodnocení lokální biodiverzity a jejího vztahu k fungování sladkovodního ekosystému (Raunio et al., 2011). Vztah pakomárů k pH nebyl plně kvantifikován a z hlediska využití k bioindikaci má tato otázka velký výhledový potenciál do budoucna (Walker, 2007). Je však otázka, zda je možné zobecnit pro tak velkou čeleď s mnoha specifickými znaky a vlastnostmi ve všech sférách jejich fluvity, vůbec možné.

2.2.2. Význam pakomárů v dlouhodobém monitoringu povrchových vod

Monitoring povrchových vod nařízený Rámcovou směrnicí EU (2000/60/ES) je systém pro zjištění ekologického stavu tekoucích a stojatých vod. Zahrnuje vymezení povodí na celém území daného státu a následnou analýzu všech jeho charakteristik,

zhodnocení dopadu lidské činnosti, ekonomickou analýzu využití vod, registr oblastí se zvláštní ochranou a kompletní seznam všech vodních zdrojů, které vyprodukují více než 10 m³ vody/den nebo ho využívá více než 50 osob. Následně musí být tok monitorován z hlediska jeho ochrany a zajištění dobrého chemického a ekologického stavu (EUROPA, 2010). A právě k tomu se využívají bentické organismy včetně pakomárů, protože jak bylo poukázáno v samotném úvodu, jedná se o kosmopolitní čeleď, která je navíc tolerantní k mnoha faktorům, které mohou být limitující pro jiné organismy.

Využití larválních stádií

Larvy pakomárů jsou v rámci profundálních společenstev nejhojnějšími zástupci, a díky tomuto faktu, včetně jejich reakcí na kyslíkové poměry, množství a kvalitu potravy na dně, se stali významným nástrojem hodnocení a klasifikace hlubokých stratifikovaných jezer na severní polokouli (Bitušík et al., 2003). Je to však velmi obtížné vzhledem k rozdílné sezónní druhové dynamice pakomárů, kdy se zástupci různých podčeledí líhnou a vylétávají v jiném ročním období, a různé preferenci habitatu (Armitage et al., 1995). Proto je nutné optimalizovat odběry, zejména jejich četnost, a brát tento aspekt na v úvahu. Navíc výzkum založený pouze na vzorcích larválních stádií může poskytnout neúplný obrázek o společenstvu. Pro úplné určení distribuce je vhodné kombinovat tuto metodu s metodou CPET (Luoto, 2011).

Využití exuvií

Jak už bylo řečeno v kapitole vztahující se k životnímu cyklu pakomárů, po dokončení etapy vývoje kukla-imago dojde k odloučení kukelní svlečky (exuvie), která se stane plavat na hladině. V případě tekoucích vod se exuvie hromadí v místech, kde voda víří, na hluchá místa, kde není téměř žádný proud, nebo se zachytávají na vegetaci, která zasahuje do toku (Ferrington et al., 1991).

Jednou z možností monitorování a hodnocení kvality jak stojatých tak i tekoucích vod je sběr exuvií z kukel (Bitušík and Záborská, 1999; Bitušík et al., 2006; Bitušík and Svitok, 2006), metoda známá pod zkratkou CPET (Chironomid Pupal Exuviae Technique; Luoto, 2011). Například v jezerech nejvyššího slovenského pohoří Vysoké Tatry to byl

vytvoren úplný seznam druhů v rámci projektu EMERGE tím výlučnou touto metodou (Bitušík et al., 2006).

Využití sběru kukelních exuvií z vodního povrchu ve srovnání se sběrem bentických larev vychází pozitivně pro kukelní exuvie, díky větší efektivitě, snadnější determinaci a z toho plynoucí menší časové náročnosti (Ferrington et al., 2011). Velká obozřetnost je však na místě v případě výzkumu jezer, a to zejména z důvodu, že kukelní exuvie pakomárů mohou pocházet z různých habitatů (Bitušík and Svitok, 2006). Tekoucí vody (Havas and Rosseland, 1995) a litorál jezer nabízejí velmi různou heterogenní podmínky na rozdíl od profundálu, kde jsou zpravidla stabilnější a homogenní podmínky. Pro správnou interpretaci je tedy nutné povědomí o rozdílnosti fluválních larev nebo velmi dobrá znalost vztahů pakomárů k biotickým a abiotickým podmínkám v daném systému (Brodersen and Lindegaard, 1999). Kombinovat metodu CPET a sběr larev by bylo zřejmě neefektivnější pro docílení optimálních výsledků.

2.2.3. Význam ve výzkumné činnosti

Výzkumná činnost s využitím potenciálu pakomárů zahrnuje mnoho disciplín. Jmenovitě různé experimenty v laboratorním prostředí, pokusy v mikrokosmech a mesokosmech (tzv. kávové pokusy) jako simulace prostředí a aplikace různých podmínek a zkoumání jejich vlivu na pakomáry (Balci and Kennedy, 2002; Biswas et al., 2009). Neopomenutelnou část tvoří pokusy in situ, kdy jsou vzorky odebrány přímo v terénu a z jejich následné analýzy se vyhodnotí výsledky (Rossaro, 1991; Stuchlík, 2003). V takovém případě se zkoumají různé parametry, jako vliv substrátu na druhové složení (Dermott et al., 1986), vliv koncentrace rozpuštěného kyslíku, habitatové preference jednotlivých druhů, dostupnost a kvalita potravy (Bitušík and Svitok, 2006) a u tekoucích vod pak například vliv kolísání průtoku (povodňového a vysychání; Horecký, 2003). Tyto jednotlivé parametry jsou velmi často spojené s výzkumem významného environmentálního faktoru, který ovlivňuje ekosystém, jako je například vliv eutrofizace (Wiederholm, 1974; Luoto, 2011) nebo acidifikace (Halvorsen et al., 2001; Baldigo et al., 2009) na druhové složení, abundanci a celkovou biomasu. Velké množství dlouhodobých studií porovnává data z různých výzkumů a od různých autorů. Z toho vyplývá obtížné porovnávání jednotlivých studií z důvodu rozdílné metodiky odběru (vybavení použité k odběru,

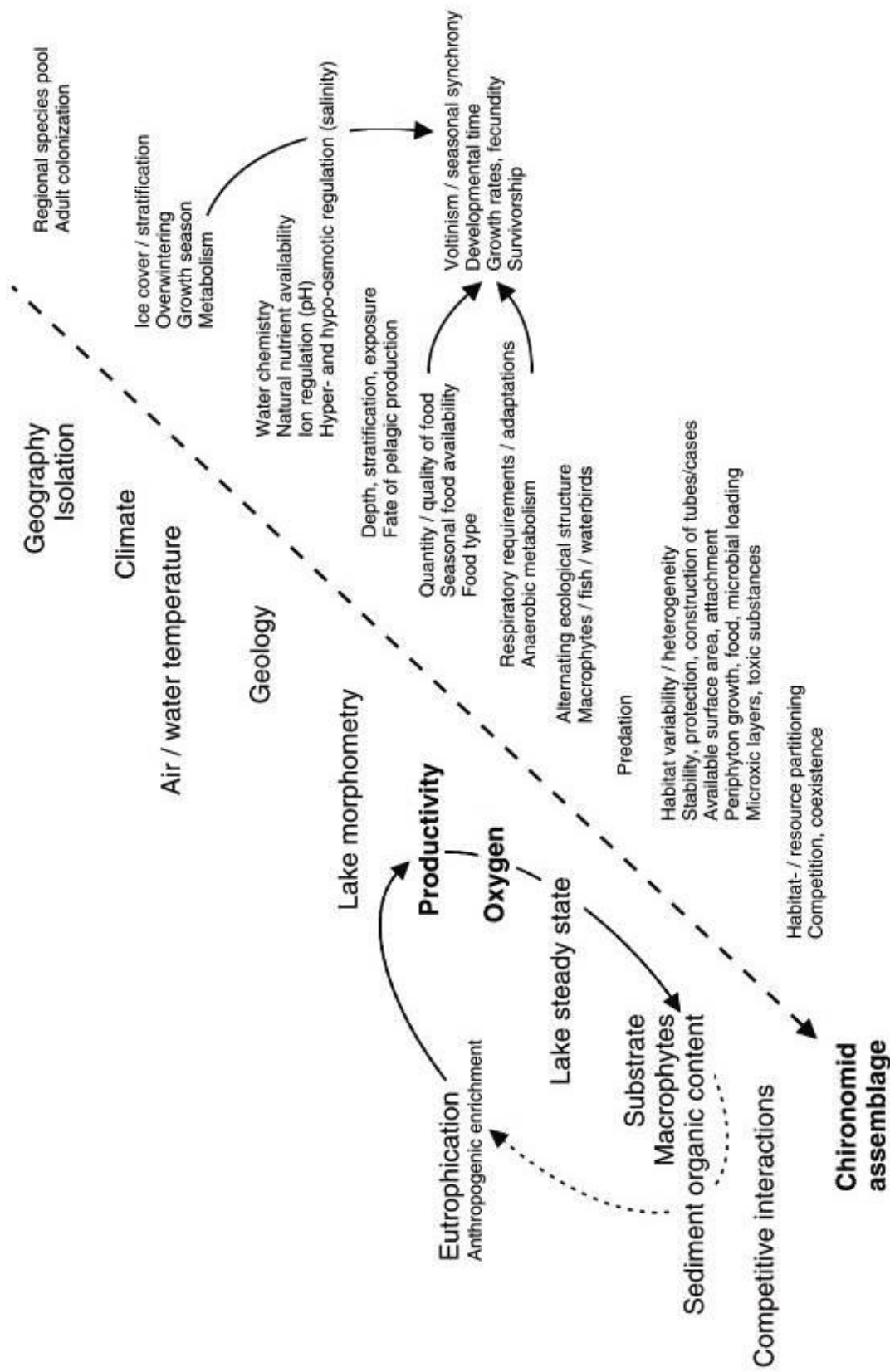
velikost ok v sítěch a analytické metody) a je nutné brát tyto skutečnosti v potaz (Wiederholm, 1974). V případě výskytu ryb ve vodním ekosystému je třeba zahrnout vztah predátor-kořist v hodnocení celkové abundance, biomasy a velikostní struktury (Keller et al., 1990).

Specifickým odvětvím ve výzkumné oblasti je paleolimnologie, která se zabývá studii jezerních sedimentů a v nich deponovaných hlavových kapsulí subfosilních pakomárů (Lotter et al., 1997). Tato metoda umožňuje zkoumat pomocí různých matematických modelů druhové složení i v preacidifikačním období (Birks, 1998). Stáří jednotlivých vrstev sedimentu se určuje radiokarbonovou metodou. Jednotlivé vrstvy substrátu se propeřou přes síto a vysbívají se z nich vzorky hlavových kapsulí, ze kterých se vytvoří trvalé preparáty, které se pomocí klíčů určují na nejnižší možné úrovni (Hynynen and Meriläinen, 2005). Pro určení druhů v paleolimnologii jsou na hlavové kapsuli důležitými rozlišovacími znaky mandibuly, premandibuly, labrum, maxilly a antény (Bitušík, 1994). Nevýhodou této metody může být fakt, že hlavové kapsule v sedimentu mohou pocházet jak z litorálu, tak z profundálu jezer (Brodersen and Lindegaard, 1999).

3. NEJVÝZNAMNÉ JÜÍ ENVIRONMENTÁLNÍ FAKTORY A JEJICH VLIV NA ELE CHIRONOMIDAE

Abundance a druhové slofení spole enstva pakomár je ovlivn no kombinací abiotických ó teplota, fotoperiodicita, koncentrace rozpu-t ného kyslíku, dostupnost potravy aj. ó a biotických faktor , jako je nap íklad predace, kompetice nebo parasitismus (Armitage et al., 1995; Obr. 3). P i sledování vlivu ur ítého faktoru na spole enstvo pakomár (a i jiných vodních organism) je nutné brát v úvahu fakt, fle biotické a abiotické faktory nep sobí odd len , ale vzájemn se ovliv ují. Nap íklad Dermott (1985) sledoval vliv r zné -kály pH v jezerech Turkey v Kanad na celkovou po etnost zoobentosu. Z výsledk vyplývá, fle byla jezera více ovlivn na spolup sobením teploty, hloubky, koncentrace rozpu-t ného kyslíku a charakteru substrátu v jezerech, nefl hodnotou pH. Je v-ak t eba velké obez etnosti v odd lování t chto faktor od vlivu nízkého pH, a to obzvlá- v rámci jezer s odli-nou velikostí, hloubkou a chemismem (Dermott, 1985). Obecn se zdá, fle s nar stající nadmo skou vý-kou navíc klesá vliv biotických faktor a nar stá vliv faktor abiotických (Füreder et al., 2006).

V závislosti na zam ení bakalá ské práce budou následující podkapitoly v novány n kolika nejpodstatn j-ím environmentálním faktor m, které mají v t-í i men-í vliv na abundanci a druhové slofení spole enstva pakomár v acidifikovaných horských vodách. Antropogenn acidifikované sladkovodní ekosystémy se d lí podle vlivu na biotu na t i skupiny ó neacidifikované, acidifikované a siln acidifikované (Stuchlík, 2003).



Obr. 3 – Schématické znázornění míry vlivu různých faktorů na společenstvo pakomárů. Klíma (teplota), dostupnost O₂, množství a kvalita potravy jsou faktory, které mají pravděpodobně největší vliv na rychlost růstu larev a celkově na přežití (Brodersen and Quimlan, 2006).

3.1. Vliv nadmořské výšky a teploty vody

Nadmořská výška je důležitou charakteristikou, protože určuje nejen teplotní režim jezera, ale i podmínky a vegetaci poměry v lokalitě (Bitušík et al., 2003). Z hlediska distribuce ředičů *Chironomidae* (a i dalších zástupců makrozoobentosu) v alpských jezerech poukázal Füreder et al. (2006) na skutečnost, že s nadmořskou výškou klesá počet taxonů i druhová diverzita. S rostoucí nadmořskou výškou se však zvyšuje počet jedinců (počet jedinců ve vzorku), ale od 2600 m n. m. opět dochází k prudkému poklesu (Füreder et al., 2006).

Teplota vody ovlivňuje rychlost vývoje daného jedince, a to ve všech stádiích vývoje (Armitage et al., 1995). Zákonitě působí i na celkový počet generací, které dokončí vývoj během jednoho roku. Tropické druhy zvládnou dovést svůj cyklus i několikrát do roka (jsou takzvaně multivoltní), zatímco druhy vyskytující se v chladnějších oblastech jsou převážně univoltní i bivoltní (Walker, 2001). Rossaro (1991) určil teplotní preference pro 127 druhů pakomárů a poskytl tak užitečné informace k ekologii jednotlivých druhů. Z hlediska dostupnosti řivů lze zobecnit závislost na teplotě tak, že jezera s vyšší teplotou jsou bohatší na celkové množství řivů oproti jezerům chladnějším. Avšak teplejší jezera leží zpravidla v nižších nadmořských výškách v obydlených oblastech, a tím spíše jsou vystavena vyššímu působení řivů z antropogenního znečištění (Verbruggen et al., 2011).

V případě výzkumu tatranských jezer si Bitušík et al. (2003) rozdělil distribuci společně s pakomáry podle polohy v různých nadmořských výškách, obecně na jezera subalpínského (1550-1800 m n. m.) a alpínského pásma (1800-2300 m n. m.). Jezera alpínského pásma se nachází mezi horní hranicí lesa a sněhovou čarou (pomyslná čára, nad kterou je permanentně sněhová pokrývka). Z analýzy exuvií kukel 22 jezer Vysokých i Západních Tater definoval několik druhů charakteristických pro daná jezera alpínského a subalpínského pásma. Na které druhy navíc stanovil jako indikátory. Pro jezera z pásma subalpínského vymezil jako charakteristické tyto druhy: *Psectrocladius octomaculatus*, *Zavrelimyia* sp., *Prodiamesa olivacea*, *Cricotopus perniger* a indikátorním druhem je *Microtendipes chloris*. Je třeba brát na v úvahu, že druhová skladba těchto jezer nebyla tak významně ovlivněna, nebo tato jezera nebyla v minulosti zasafena acidifikací tak silně, jako jezera nad horní hranicí lesa. U jezer v alpínském pásmu stanovil charakteristickým druhem *Micropsectra radialis* a indikátorním druhem *Pseudodiamesa nivosa* (Bitušík et al., 2003).

3.2. Fosfor a chlorofyl-

Množství flavin obsažených ve vodě určuje celkovou trofii vodního ekosystému. Vody oligotrofní obsahují málo flavin, ve vodách eutrofních jsou naopak nadbytečné koncentrace flavin a vody mesotrofní jsou na pomezí oligotrofních a eutrofních. Množství flavin pak určuje celkovou biomasu fytoplanktonu, a tedy i dostupnost potravy.

Profundálních pakomárů v hodnocení trofie jezer vyuffřivali v dci jifi v 1. polovině 20. století a od té doby došlo k značnému vývoji této problematiky. Právě podobně jako první provedl rozdělení jezer podle profundálních pakomárů Thienemann (1920). Následoval ho Brundin (1958), který rozdělil jezera na šest typů, podle typických druhů, které se v nich vyskytovali:

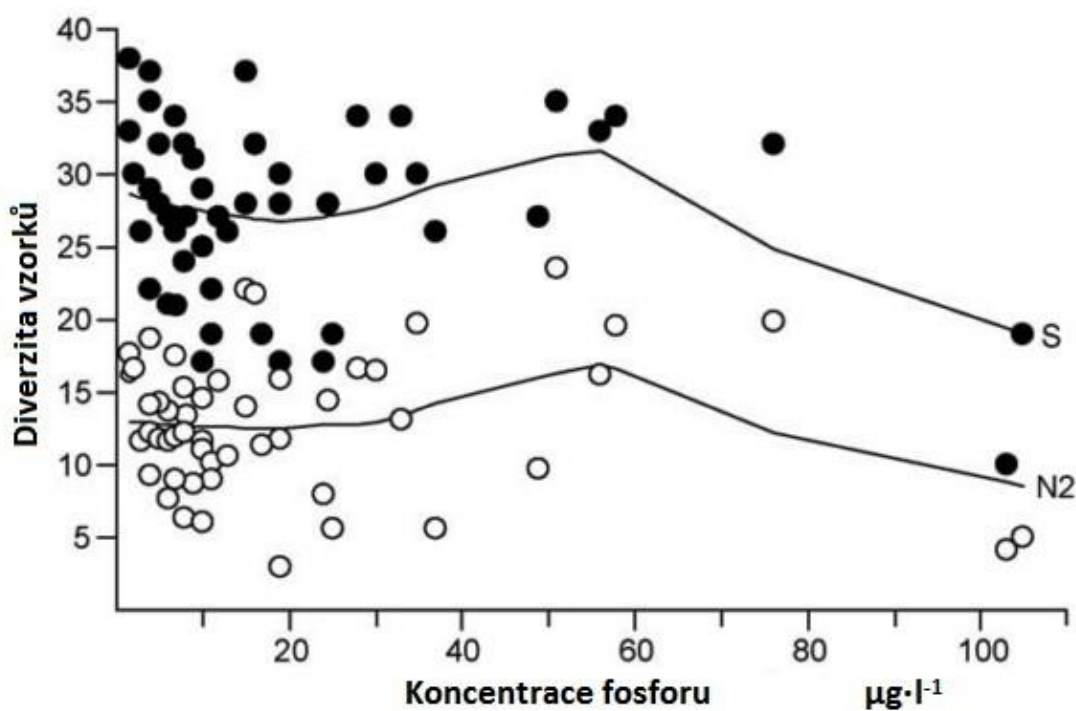
- I *Heterotrissocladus subpilosus* ó ultraoligotrofní jezera
- I/II *Tanytarsus* ó *Heterotrissocladus* ó oligotrofní jezera
- II *Tanytarsus lugens* ó mírně oligotrofní jezera
- II/III *Stictochironomus* ó *Sergentia* ó mesotrofní jezera
- III a) *Chironomus anthracinus* ó mírně eutrofní jezera
 b) *Chironomus plumosus* ó silně eutrofní jezera

Wiederholm (1974) určil ty i typické druhy pro různé koncentrace fosforu (P) a chlorofylu-*a*. Saether (1979) postoupil ještě dál a rozdělil jezera podle druhového složení na 15 typů (-). Těchto druhových skupin (-) spadá k jezerům oligotrofním, ty i skupiny (-) k mesotrofním a šest skupin (-) k eutrofním jezerům. Objevil také nápadnou závislost druhového složení pakomárů z 15 typů jezer (-) na parametru koncentrace celkového P/průměrná hloubka jezer a parametru koncentrace chlorofylu-*a*/průměrná hloubka jezer (Saether, 1979). Recentně se touto problematikou zabývala například práce Brodersen and Lindegaard (1999).

S eutrofizací dochází k poklesu podílu taxonů, které sbírají detrit a naopak ke zvyšování podílu taxonů, které jsou vázány na epilyptické asy (Bituňk, 1996).

Luoto (2011) vytvořil na základě analýzy 51 Finských jezer (nejen acidifikovaných) graf závislosti diverzity pakomárů na koncentraci celkového fosforu (TP; Graf 1). Výzkum ukázal, že nejvyšší diverzita pakomárů je v eutrofizovaných a nejnižší v hypereutrofizovaných jezerech. V oligotrofních a mesotrofních je pak průměrná. Zároveň

uvádí, že obsah celkového fosforu, celkového dusíku a koncentrace rozpuštěného kyslíku v hypolimniu jsou jedny z nejdůležitějších faktorů ovlivňujících společenstvo pakomár (Luoto, 2011). Biswas et al. (2009) dokázal díky experimentu v mikrokosmech, že pakomáři jsou schopni napomáhat uvolňování orthofosfátů deponovaných v sedimentu do vodního sloupce.



Graf . 1 Graf závislosti diverzity pakomár na koncentraci celkového fosforu. N2 – index diverzity (počet velmi hojných druhů ve vzorku; prázdné kroužky); S – celkový počet druhů zjištěných ve vzorku (plné kroužky) v 51 studovaných jezerech Finska (Luoto, 2011).

Množství flivů ovlivňuje produkci pas, a tedy i potravní nabídku pro zooplankton a zoobentos (Stuchlík, 2003). Při pozvolné sedimentaci allochtonního materiálu (mrtvého zooplanktonu a fytoplanktonu) v hlubokých oligotrofních jezerech dochází k jeho rozkladu bakteriemi. Materiál dopadá na dno již téměř zmineralizovaný a chudý na organické látky a fliviny. Výsledné prostředí je tak nepříznivé pro flivot zoobentosu, ale pakomáři se zde přesto vykytují v relativně vysokých abundancích (Tátosová, ústní sdělení). V oligotrofních jezerech jsou totiž pro profundální pakomáři důležitým zdrojem potravy bakteriální nárosty na substrátu. Pakomáři jsou velmi přizpůsobiví potravní nabídce, takže například i draví zástupci pod eledi *Tanypodinae* jsou schopni flivit se bakteriemi

v případě potřeby. Existují rozdíly mezi poddruhy, rody a dokonce i druhy v tom, jakou preferují potravu a jak jí přijímají (Armitage et al., 1995).

3.3. Koncentrace rozpuštěného kyslíku

Kyslík (O₂) se do vody dostává nejprve fotosyntetickou asimilací vodních rostlin, difuzí ze vzduchu a z povrchových proudů. Při nadměrné koncentraci P a N (v eutrofních jezerech) dochází k velkému rozvoji fytoplanktonu v epilimniu. Po odumření fytoplanktonu a při jeho následném rozkladu a sedimentaci je pak kyslík spotřebováván a v hypolimniu dochází k výraznému poklesu jeho koncentrace. Tento jev může vyústit až v anoxii (Brodersen and Quinlan, 2006).

Některými zástupci jako například *Chironomus plumosus* nebo *Ch. anthracinus* jsou známy i jejich schopnost snášet i déle trvající nízké koncentrace kyslíku (hypoxie). Některé druhy jsou také schopné strávit období inaktivnosti a vegetativního klidu, a tím se vyrovnat s nepříznivými podmínkami (Armitage et al., 1995). Verbruggen et al. (2011) uvádí, že v hypolimniu teplejších jezer s vyšším obsahem fluvin, a tedy nižší koncentrací kyslíku, se vyskytují především tolerantní druhy snášející i velmi nízké koncentrace rozpuštěného O₂, jako například rody *Chironomus*, *Dicrotendipes*, *Ablabesmyia* a *Procladius*. Naopak v chladnějších jezerech s nižším obsahem fluvin a vyšším obsahem kyslíku se vyskytovaly druhy s nízkou adaptací k hypoxii (Verbruggen et al., 2011), kterým je například rod *Tanytarsus* (Brodersen and Quinlan, 2006). Díky tomu se dá pokládat okysličení hlubokých částí stratifikovaných jezer jedním z nejdůležitějších faktorů určujících druhové složení pakomárů (Luoto, 2011; Verbruggen et al., 2011).

3.4. Pakomáři a nízké pH

Obecně lze říci, že i když rod *Chironomidae* reaguje velice dobře i na velmi nízké pH o hodnotách 3,5-5,5 (Walker, 2007). Na základě studie antropogenně acidifikovaného jezera Round Loch ve Skotsku v minulosti usoudili, že pakomáři snášejí acidifikaci daleko lépe než jiné organismy vázané na vodu (Heiri, 2007), jako například zástupci řádu *Ephemeroptera*, *Plecoptera* (Vrba et al., 2003) nebo *Mollusca* (Dermott et al., 1986).

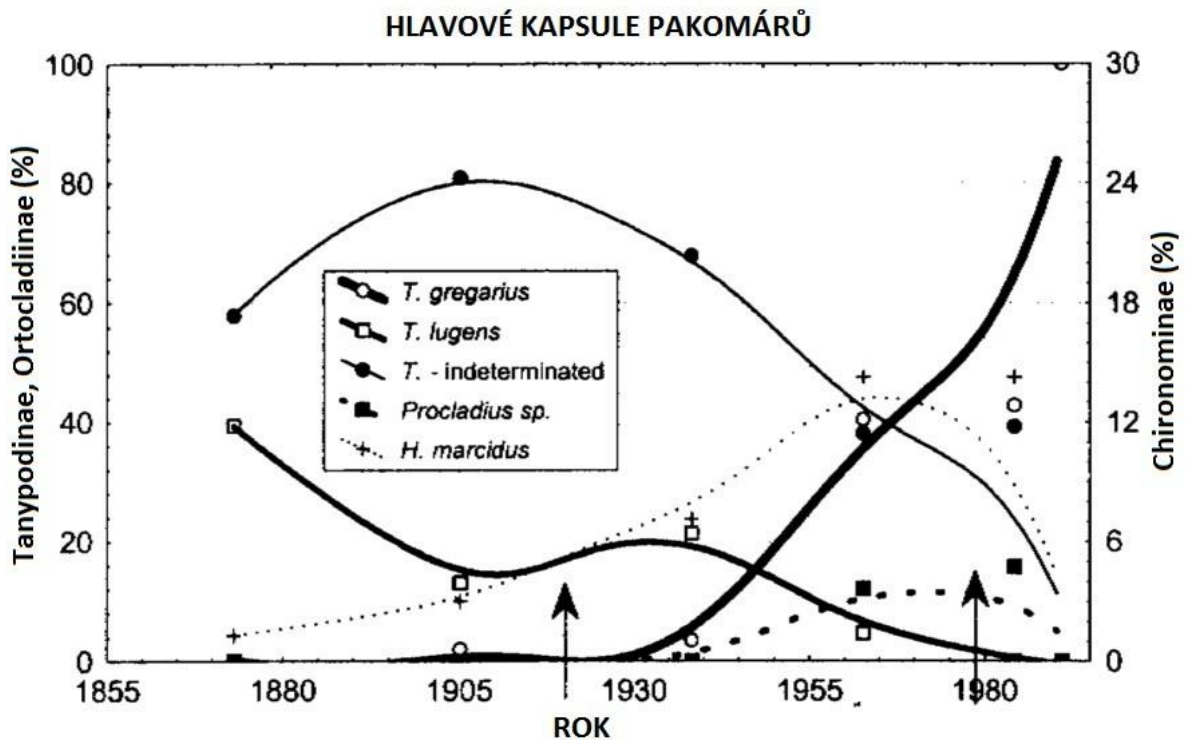
Rody *Chironomus*, *Phaenopsectra*, *Psectrocladius* a *Zalutschia* dosahují vysoké po etnosti i ve velmi kyselých vodách (Walker, 2007). Například výskyt druhu *Chironomus riparius* byl zaznamenán i při pH 2,8 a *Chironomus plumosus* dokonce ve vodě s pH 2,3 (Armitage et al., 1995). Naopak druh *Micropsectra radialis* je považován za citlivý k nízkému pH. Jak dokládá ve své práci Bitušík et al. (2003), jsou zásadně nepřítomnost druhu *M. radialis* v tatranském Batizovském plese, kde se vzhledem k jeho charakteru výskyt tohoto druhu předpokládá, může znamenat, že je jezero ovlivněno acidifikací a biologická recovery stále probíhá. Na druhou stranu je druh *M. radialis* typickým zástupcem ultraoligotrofních neacidifikovaných jezer (Kubovík et al., 2003), a vzhledem k tomu, že Batizovské pleso patří mezi mírně acidifikovaná jezera, je pravděpodobně již došlo ke zvýšení celkové trofy jezera a nyní už není oligotrofní (Stuchlík et al., *in prep.*). Bylo by užitečné zjistit, zda se *M. radialis* vyskytovala v Batizovském plese i před acidifikací, a k tomu by mohla pomoci paleolimnologická analýza jezera. V případě, že by se výskyt potvrdil, dalo by se očekávat její navrácení během procesu recovery, a její zásadně nepřítomnost může znamenat, že je jezero stále ovlivněno acidifikací, jak se domnívá Bitušík et al. (2003). Pokud by se *M. radialis* ve vzorku sedimentu nenalela, znamenalo by to, že její nepřítomnost v jezeře ovlivnil jiný faktor (Tátosová, ústní sdělení).

V případě růstu acidity dojde k nahrazení různorodého společenstva pakomárů několika tolerantnějšími druhy. Na zátku dosahuje nové společenstvo vysoké po etnosti, ale s klesajícím pH následuje později i prudký pokles abundance (Armitage et al., 1995).

Celkově se poznatky studií na senzitivitu pakomárů k nízkému pH liší (Tátosová and Stuchlík, 2003). Například Halvorsen et al. (2001) nenašel žádnou spojitost mezi nízkým pH a celkovou abundancí v jezerech národního parku Killarney v Kanadě. Usoudil, že dříve pro vodu dospěli k opačnému závěru v případě Skandinávských jezer, je takový, že ve výzkumech byla zahrnuta jezera s hodnotou pH i 3,9, a tím mohly být zjištěné rozdíly v druhové bohatosti výraznější. Stejně tak studie Dermott (1985) a Dermott et al. (1986) prokázaly jen nepatrnou souvislost mezi pH a abundancí a druhovým složením pakomárů ve výzkumu 41 kanadských jezer. Dermott et al. (1986) navíc uvedl, že daleko větší vliv na druhové složení měl podíl organické hmoty v sedimentu.

Výzkum v Evropě ale uvádí jiné výsledky. Na základě paleolimnologické analýzy hlavových kapsulí larev pakomárů ze dna Starolesnianského plesa bylo doloženo,

flé snížení pH mělo na distribuci pakomárů vliv. Senzitivní druh *Tanytarsus lugens* byl nahrazen ve velké míře acidotolerantním druhem *Tanytarsus* sp. cf. *gregarius* (Bitušík, 1994; Stuchlík et al., 2002). Na grafu 2 je tento trend patrný a rovněž je na něm viditelný výrazný pokles v relativní početnosti druhu *Heterotrissocladius marcidus* a *Procladius* sp. Velké množství hlavových kapsulí zástupců rodu *Tanytarsus* (*T.* indetermined) nebylo determinováno (Stuchlík et al., 2002). Bitušík (1994) zároveň zaznamenal celkový pokles početnosti druhů směr k vrchní části zkoumané vrstvy, která vznikala již pod vlivem acidifikace. Ve vrstvách 15-16cm bylo nalezeno 6-7 druhů, kdežto ve vrstvách 0,25-0,75cm pouhý jeden druh (*Tanytarsus* sp. cf. *gregarius*). K podobným výsledkům dospěl Brodin (1990) v případě výzkumu jezer Skotska, Švédska a Norska.



Graf 2 Relativní početnost zástupců čeledi *Chironomidae* v závislosti na analýze hlavových kapsulí pakomárů ze dna Starolesnianského plesa ve Vysokých Tatrách. Typicky značí dvě výrazné změny v druhovém složení, které byly zaznamenány z paleolimnologické analýzy (Stuchlík et al., 2002).

Spíše než přímý účinek kyselého prostředí ovlivňuje početnost a druhové složení pakomárů změna v dostupnosti potravy. V důsledku okyselení dochází k potlačování buněčného rozkladu organického materiálu. Z toho důvodu klesá početnost filtrátorů, kteří

preferují spíše jemný substrát (FPOM – fine particle organic matter), a naopak stoupá abundance drti (Shredders), kteří vyhledávají substrát složený z hrubých částic (CPOM – coarse particle organic matter; Hildrew et al., 1984). Navíc, rozhraní voda-sediment – tenká vrstva na rozhraní obou prostředí – má v případě jemného sedimentu obvykle pH vyšší než u hrubozrnných substrátů. Profundální pakomáci flující v jemném zmineralizovaném sedimentu budou tedy spíše chráněni před úinkou nízkého pH oproti druhům litorálním (Dermott, 1985), kde je substrát promýván proudy způsobenými vlnami a jemné částice se tam neusadí (Armitage et al., 1995).

4. PROBLEMATIKA ACIDIFIKACE

Problematika acidifikace úzce souvisí s procesem atmosférické depozice, která je p í inou vstupem cizorodých látek z atmosféry na zemský povrch. Atmosférická depozice se rozli-uje na mokrou depozici, která má slofku vertikální (dé- , sníh a dal-í sráfky) a slofku horizontální (námraza, mlha, jinovatka aj.), a suchou depozici, která se rozd luje na absorpci plyných sloflek a usazování tuhých ástic. V p ípad látek zp sobujících kyselou atmosférickou depozici mluvíme zjednodu-en o kyselých de-tích. Fenomén kyselých de- byl odhalen ufl v roce 1872 Angli anem R. A. Smithem, ale systematické studium kyselé atmosférické depozice zahájili badatelé afl v 50. letech 20. století (Moldan, 1992), jako odpov na výrazné zm ny v ekosystémech stojatých vod. Alarmující byl tehdy p edev-ím velký úbytek nebo úplný úhyn ryb v n kterých jezerech na jihu Skandinávie. Výzkum potvrdil, fle se tak d je díky zm nám pH a celkového chemismu vod (Almer et al., 1974). B flná de- ová voda má mírn kyselé pH 5,6 kv li rozpu-t nému CO₂, díky kterému se v kapce tvo í kyselina uhli ítá. Sráfky ovlivn né kyselou atmosférickou depozicí dosahují obvykle pH 4,0-4,5 a lokáln dokonce i okolo pH 3 (Vallero, 2007).

Afl o deset let pozd ji v dci dosp li ke zji-t ní, fle acidifikaci zp sobují emise zne í-ujících plyn ó oxidu si í ítého (SO₂) a oxid dusíku (NO_x) a amoniaku (NH₃). Zmín né polutanty se do atmosféry dostávají bu p irozenou cestou (pro S ó emise H₂S z oceán a p d, vulkanická innost; pro N ó lesní a stepní poflary, mikrobiální denitrifikace, výboje v atmosfé e, rozkladné procesy v p d a sedimentech), nebo z antropogenních zdroj , jako je spalování fosilních paliv (SO₂ a NO_x), letecká a automobilová doprava (NO_x) nebo zem d lství (NH₃). V atmosfé e pak dochází k fotochemické oxidaci oxid síry a dusíku na kyselinu sírovou (H₂SO₄) a kyselinu dusi nou (HNO₃), které se atmosférickou depozicí dostávají na zemský povrch. D leflitý p ísp vek k celkové acidifikaci má i NH₃, který je ve vodách a p dách procesem nitrifikace bakteriemi p em n n na dusi nany za produkce H⁺ iont (Kopá ek, 1997), cofl p íspívá k vyluhování toxických látek z p d (Kalff, 2002). Podrobn ji je tato problematika popsána v podkapitole 4.1 o vlivu acidifikace na chemismus vod.

Velmi d leflitým faktorem a zárove d vodem, pro je kyselá atmosférická depozice jedním z nejdiskutovan j-ích témat v celosv tovém m ítku, je i skute nost, fle

přiznání se významně uplatňuje dálkový transport polutantů (Menz and Seip, 2004). Tento jev je způsoben skutečností, že hlavní acidifikační složky SO_2 a NO_x a produkty jejich oxidace SO_4^{2-} a NO_3^- mají dobu zdržení v atmosféře 1-3 dny a za tuto dobu mohou překonat vzdálenost až 1200 kilometrů (Kalff, 2002). Příkladem jsou kyselá deště ve skandinávských zemích, které si nezapíjeli svým jednáním, ale byly způsobeny právě dálkovým přenosem emitovaných látek ze Spojeného Království a střední a východní Evropy (Menz and Seip, 2004). Naopak NH_3 je emitován do nižších vrstev atmosféry, a proto u něj není uplatněn tak výrazný dálkový transport, jako u SO_2 a NO_x (Kopáček, 1997).

Nejhorší dopad má acidifikace na vodní ekosystémy v horských oblastech, kde je více srážek a navíc sklon terénu a složení půdy s nízkou pufrací kapacitou nepodporují dlouhé zdržení srážkové vody, která se tím pádem rychle dostane do jezer a tekoucích vod (Vallero, 2007). Epizodický výrazný pokles pH způsobuje i jarní tání sněhu, ve kterém jsou zadrženy acidifikující složky (Wetzel, 2001; Kalff, 2002; Vallero, 2007). Nejvíce je postižena Evropa, severovýchod Severní Ameriky a část východní Asie (Kalff, 2002). Ažkoli se emise hlavních znečišťujících látek od dob svého největšího způsobení rapidně snížily (Veselý, 1996; Wright et al., 2005; Hardekopf et al., 2008; Kopáček et al., 2011), jsou tyto polutanty stále akumulovány v půdě (Menz and Seip, 2004) a jejich postupné uvolňování do povrchových vod nedovoluje úplné chemické zotavení vodních systémů z acidifikace a hovoříme o tzv. hysterezi (Kopáček et al., 2002).

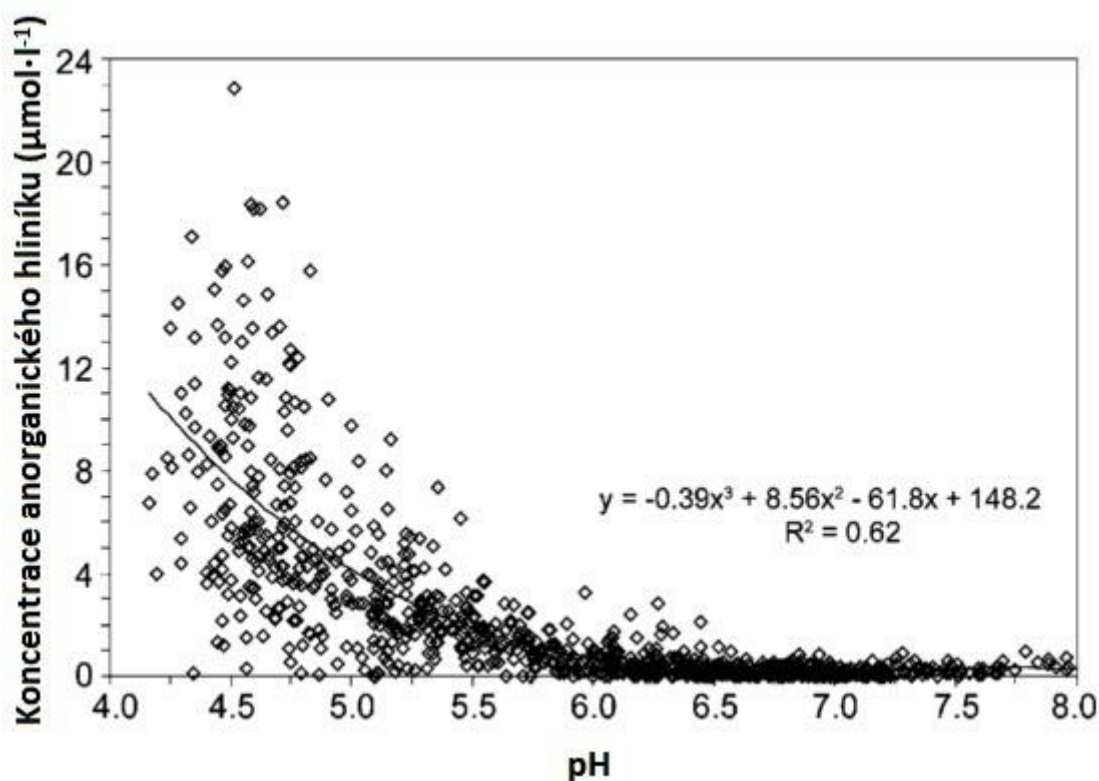
4.1. Vliv acidifikace na chemismus vod

Bohaté pH povrchových vod se pohybuje mezi hodnotami 6,5-8,3, výjimkou jsou například rašeliniště, kde je přirozeně kyselé prostředí. Do bazické části stupnice se hodnota pH dostává především fotosyntetickou asimilací rostlin nebo znečištěním zásadami (Hartman et al., 2005).

Hlavním ukazatelem acidifikovaných vod je pokles pH (Kalff, 2002) a kyselá neutralizační kapacity (KNK), která je definována jako úbytek bazických kationtů (Ca^{2+} , Mg^{2+} , Na^+ , K^+) minus úbytek aniontů (SO_4^{2-} , Cl^- , NO_3^-). Prahová hodnota KNK vody vhodné pro život většiny klíčových organismů, využívaných jako indikátory je $20 \mu\text{eq l}^{-1}$ (Wright et al., 2005). Acidifikace je přitom definována jako pokles KNK následkem vyerpání

uhlitanových (HCO_3^-) iontů, které tvoří pufrační systém povrchových vod. S tímto procesem je spojen nárůst koncentrace vodíkových iontů (H^+), díky kterým se vyluhují některé toxické látky z půdy (Kalff, 2002), jako například hliník (Al), kadmium (Cd), měď (Cu), zinek (Zn), mangan (Mn) a nejspíše i olovo (Pb; Mannings et al., 1996)

Hliník (Al) patří také mezi takto vyluhované látky. V běžných podmínkách se vykytuje v půdě v nereaktivních formách zadržován zejména anorganickými a biotickými procesy. Ve vodě pak při běžném pH představuje méně než desetinu složku. Problém nastává při působení kyselých látek atmosférickou depozicí (Driscoll, 1985; Wetzel, 2001) nebo navíc v horských oblastech epizodicky při jarním tání, kde jsou kyselé látky akumulovány ve sněhu a při odtávání se rychle dostávají do toku a snižují tak pH (Dermott, 1985; Wetzel, 2001; Kalff, 2002; Vallero, 2007). Následkem toho výrazně roste koncentrace nestabilního Al, vyluhovaného z půdy s nízkou pufrační kapacitou, který se pak dostává touto cestou do tekoucích vod a jezer (Wetzel, 2001). Na grafu 3 je jasně viditelná souvislost mezi nízkým pH a koncentrací nestabilního Al, kdy při nízkém pH významně roste jeho koncentrace (Baldigo et al., 2009). Ve vodách s neutrálním pH je koncentrace nestabilního Al v tůině menší než $10 \mu\text{g}\text{d}^{-1}$ (Wetzel, 2001), zatímco v acidifikovaných vodách může dosahovat i koncentrace okolo $200 \mu\text{g}\text{d}^{-1}$ (Soldán et al., 2012) a místy i okolo $400 \mu\text{g}\text{d}^{-1}$ (Halvorsen et al., 2001). Nestabilní formy hliníku mají toxické účinky pro ryby a ostatní vodní organismy (Driscoll, 1985; Havas and Rosseland, 1995; Wright et al., 2005).



Graf 3 Vztah mezi hodnotou pH a koncentrací nestabilní formy anorganického hliníku. Naměřeno ve vzorcích z 200 potoků v horách Adirondack (New York, USA). Osa x je hodnota pH; osa y je koncentrace nestabilního Al ($\mu\text{mol}\cdot\text{l}^{-1}$) (Baldigo et al., 2009).

Rozpuštěný organický uhlík (dissolved organic carbon – DOC) tvoří asi 50-75% z celkového obsahu huminových látek ve sladkovodních ekosystémech. Jedná se o směs složenou z různých komplexních sloučenin vzniklých rozkladem organické hmoty nebo vyuhlováním z půdy. DOC může mít v závislosti na složení a koncentraci funkci pufru a zmírňovat tak účinky acidifikace. Jedním z těchto mechanismů je i fixování toxického nestabilního Al. Vody s přirozeným vyšším obsahem DOC se lépe vyrovnávají s poklesem pH pod hodnotou 5. DOC může mít i toxické účinky, zejména platí nepřímo v závislosti na pH (Kullberg et al., 1993).

Acidifikace působí v rámci chemismu povrchových vod také na kolob h fosforu (P) a dusíku (N), jejichž koncentrace ve vodním sloupci jsou ovlivněny pH (Almer et al., 1974) a obsahem reaktivního Al. Za příklad mohou sloužit čímská jezera bohatá na celkový hliník (Vrba et al., 2006; Kopáček and Vrba, 2006). Při snížení pH pod hodnotu 6 nebo zvýšení nad hodnotu 5 (Stuchlík, 2003) dojde k vysrážení koloidního hydroxidu hlinitého $[\text{Al}(\text{OH})_3]$, který na sebe velmi ochotně váže molekuly reaktivního fosforu a tyto komplexy jsou pak deponovány v sedimentu (Kopáček et al., 2000; Vrba et al., 2006;

Kopáček and Vrba, 2006) a jsou tudíž jako zdroj živin pro fytoplankton nevyužitelné. Při výrazném snížení množství fosforu a dusíku se jezero stává oligotrofním. Tento jev je výrazný i v jezerech ležících nad horní hranicí lesa, protože v porovnání s jezery ležícími pod horní hranicí lesa, jsou omezeny v přísunu fosforu a organických látek z vnějšího prostředí (Stuchlík, 2003).

S koncentrací reaktivního fosforu pak souvisí i koncentrace chlorofylu-*a*, který udává biomasu fytoplanktonu obsaženého ve vodě. Množství fytoplanktonu představuje potravní dostupnost pro zooplankton a zoobentos (Stuchlík, 2003). Koncentrace chlorofylu-*a* v závislosti na pH dosahuje minima především v rozmezí hodnot pH 5-6 (Stuchlík et al., *in prep.*). V případě tatranských jezer bylo toto rozmezí stanoveno na hodnoty 5,2-6,2. U jezer s hodnotami pH > 6,2 (zařazených do kategorie neacidifikované) byly naměřeny koncentrace chlorofylu-*a* 0,2-2 $\mu\text{g}\cdot\text{d}\text{l}^{-1}$, zatímco u jezer s hodnotami pH < 5,2 (silně acidifikované) dosahovala koncentrace chlorofylu-*a* hodnot vyšších než 2 $\mu\text{g}\cdot\text{d}\text{l}^{-1}$. U jezer s pH 5,2-6,2 (acidifikované) byla koncentrace chlorofylu-*a* nižší než 0,2 $\mu\text{g}\cdot\text{d}\text{l}^{-1}$, z čehož vyplývá vysrážení fosforu hliníkem. Poslední jmenovaná kategorie jezer byla tedy nejméně bohatá na fytoplankton a výrazně byla ovlivněna početností i druhové složení zooplanktonu (Stuchlík, 2003).

Výsledkem snížení celkového množství živin a organických látek je výrazná změna organoleptických vlastností acidifikovaných vod, které jsou zpravidla velmi kyselé, a tím je zvyšována průhlednost. V případě některých Skandinávských jezer dosahovala až 10 m (Almer et al., 1974).

4.2. Recovery – chemická a biologická

Jak už bylo řečeno v úvodu k problematice acidifikace, emise hlavních znečišťujících látek se od 70. let, kdy dosáhly svého maxima, výrazně snížily. První známky zotavení (tzv. recovery) vodních ekosystémů byly zaznamenány v Evropě v 90. letech díky poklesu emisí SO_2 (Stuchlík et al., 2002; Wright et al., 2005). Prvními projevy byl růst hodnot pH a KNK a pokles koncentrace reaktivního nestabilního hliníku (Wright et al., 2005). Někdy bylo napomáháno procesu recovery i tzv. vápněným, což ovlivnilo rychlost chemické recovery. V případě biologické recovery se však jednalo o sporné výsledky, jejichž interpretace byla odlišná v případě různých organismů (Raddum

and Fjellheim, 1994). Přes značný pokrok na mnoha územích, nelze konstatovat, že je problém vyřešen. Proces recovery stále probíhá a probíhat bude (Wright et al., 2005). Doba trvání se může v jednotlivých lokalitách lišit i v řádu desítek let (Veselý, 1996) a závisí především na množství podzemní vody, vyplavování bazických kationtů, adsorpci a desorpci síranů a na trendech v depozici reaktivního dusíku (Menz and Seip, 2004). Biologickou recovery jezer podmiňuje navíc ještě faktory jako množství flivy a s tím spojená dostupnost potravy. Je třeba brát v úvahu i rozdílné ekologické nároky organismů (Stuchlík, 2003).

K odpovědi možného vývoje do budoucna byly vytvořeny dva modely – MAGIC (Model for Acidification of Groundwater in Catchments) a SMART (Simulation Model for Acidification of Regional Trends). Model MAGIC vypracoval například Stuchlík et al. (2002) ve výzkumu Starolesnianského plesa nebo Hardekopf et al. (2008) pro predikci vývoje acidifikace v povodí potoka Litavky v Brdech a ukázal, že zotavení z acidifikace bude probíhat ještě desítky let.

Na problematiku recovery se také zaměřilo i několik velkých celoevropských projektů – RECOVER:2010 (Wright et al., 2005), AL-PE (Bitušek, 1994; Zavořová, 2003), MOLAR (Zavořová, 2003) a EMERGE (Wright et al., 2005; Tátošová, 2008). Všechny jmenované projekty zahrnovaly také výzkum na slovenské i polské části Vysokých Tater. Projekt AL-PE zahrnoval výzkum Starolesnianského plesa ve Vysokých Tatrách. Acidifikaci a procesu recovery se vnovalo i několik dalších projektů uvedených například v práci Hynynen and Meriläinen (2005). Z modelu MAGIC podle Wright et al. (2005) vyplývá, že do roku 2016 u většiny acidifikovaných vod stoupne hodnota KNK nad $20\mu\text{eq}\text{d}^{-1}$. Z toho ovšem nelze usuzovat, že se vše navrátí ve stejný stav jako před acidifikací, zvláště pokud přihlídneme k faktu, že emise oxidu siřičitého a dusíku nejsou nulové, a že je na mnoha místech vlivem acidifikace stále vyčerpána pufrační kapacita podzemí (Wright et al., 2005). Jedná se o pomalý proces (Keller et al., 1990) a zároveň je více než zřejmé, že bude velmi individuální pro jednotlivé oblasti. Na mnoha místech je navíc komplikována intenzita a rychlost recovery hysterezí (nerovnováhou mezi depozicí síry a jejím odtokem z povodí; Kopáček et al., 2002; Stuchlík, 2003).

Pro hodnocení biologické recovery vodního ekosystému je nutné znát složení fauny i v době před acidifikací (Bitušek et al., 2010). Pokud nejsou dostupná data, lze využít paleolimnologických metod ke zjištění druhového složení v preacidifikačním období (Birks, 1998).

5. DOSAVADNÍ VÝZKUM NA ZÁJMOVÝCH ÚZEMÍCH R A SLOVENSKA

Na území bývalého Československa probíhalo na některých místech vcelku intenzivní limnologické bádání. Limnology lákala zejména vysokohorská jezera ležící mimo civilizaci v drsných klimatických podmínkách a nabízející ojedinělé podmínky pro výzkum. Jezera ležící mezi horní hranicí lesa a sněhovou čarou představují velmi cenné ukazatele změny, protože nejsou díky umístění ve vysokých polohách a velké vzdálenosti od obydlených zón pod vlivem přímého antropogenního změny (Füredi et al., 2006). Zároveň mají často nízkou pufrovací kapacitu díky podloží, a proto jsou citlivé na změny v chemismu (Bittner, 1994). Proto byla vždy v prvním zájmu českých i slovenských limnologů hlavně jezera Vysokých Tater a jezera Třemavy.

5.1. Úvod

Na území Třemavy leží celkem 8 jezer ledovcového původu, z toho 5 (Černé j., Čertovo j., Plešné j., Prácheňské j. a Laka) leží na české straně a 3 (Rachelsee, Grosser Arbersee a Kleiner Arbersee) na německé straně hranice (Veselý, 1996). Jezera na české straně hranice jsou navíc jediná přirodní jezera nacházející se na území České republiky (Soldán et al., 2012). Leží v nadmořské výšce 900-1100 m n. m obklopená převážně smrkovými a smrkovo-bukovými lesy (Vrba et al., 2000). Třemavská jezera se nacházejí v zahloubených ledovcových karech, na jejichž svazích a v blízkosti jezer leží předsady s extrémně nízkou mocností, které mají nízkou síranovou adsorbní kapacitu. Proto dochází k přímému přechodu síranů do vod a k okyselení jezer. Naopak ostatní povrchové vody Třemavy se nacházejí na podloží a předsadách s vysokou síranovou adsorbní kapacitou a jsou chráněny před acidifikací. Problém nastane ve chvíli, až se adsorbní kapacita vyčerpá (Hruška and Majer, 1996).

Limnologická bádání na Třemavě započala již před 130 lety, ale díky sledkem atmosférické acidifikace se výzkum zintenzivnil až v posledních letech desetiletí. Výzkum na Třemavě se zapojením ředi *Chironomidae* je poměrně chudý. Po II. Světové válce byla Třemavská jezera navíc pro vodu nepřístupná, nebo v této pohraniční oblasti zde vedla tzv. Šlezná opona (Tátosová, 2008). Data z preacidifikačního období chybí

nebo nejsou publikována a k dispozici jsou pouze data z roku 1990 a 2000 (Soldán et al., 2012). Jak už bylo řečeno, paleolimnologie má velký potenciál tyto data získat. V posledních letech byly provedeny paleolimnologické analýzy Prácheňského, Hornického (Bitušek and Kubovík, 2000) a Plešného jezera. Poslední jmenovaný výzkum mapuje druhové složení pakomáří za období ca. 10,5 tisíce let (Tátosová et al., 2006). Z hlediska distribuce pakomáří lze najít podobnost mezi druhovým složením na Šumavě a druhovým složením severských boreálních jezer. Spíše než se severskými jezery by bylo ale vhodnější srovnávat šumavská jezera s tatranskými jezery montánního pásma, ale v posledních letech se výzkum ve Vysokých Tatrách zaměřil téměř výhradně na jezera subalpínského a alpínského pásma. V současné době máme rozdělit šumavská jezera v závislosti na jejich chemismu do 2 kategorií:

- (1) Chronicky acidifikovaná (Hornické j., Hertovo j., Plešné j., a Rachelsee)
- (2) Méně acidifikovaná (j. Laka, Prácheňské j., Grosser Arbersee a Kleiner Arbersee; Soldán et al., 2012)

5.2. Vysoké Tatry

Na česko-polské hranici na území Vysokých Tater se nachází bezmála 140 trvalých jezer ležících nad horní hranicí lesa v nadmořských výškách od 1200 do 2145 m n. m. V subalpínském pásmu do 1800 m n. m. je okolí jezer porostlé především borovicí klenou (*Pinus mugo*), zatímco v alpínském pásmu nad 1800 m n. m. najdeme alpínské louky nebo skalnatý povrch (Bitušek et al., 2006). Oligotrofní charakter jezer, drsné klimatické podmínky, nízká mocnost podlaží a v alpínském pásmu navíc i nízký přísun allochtonní hmoty má vliv na diverzitu a druhové složení společenstva bentosu (Stuchlík, 2003; Závadilová, 2003).

Tatranským jezerům byla v minulosti v porovnání s šumavskými jezery věnována větší pozornost. První výzkum společenstva bentosu byl proveden již na konci 19. století (Tátosová, 2008). Populace profundálních pakomáří zkoumal ve 30. letech např. Závadil (1935) a Hrab (1939). S příchodem problematiky acidifikace byla jezera zapojena do rozsáhlých výzkumů (Stuchlík, 2003; Tátosová and Stuchlík, 2003). V posledních letech se pakomáří v tatranských jezerách (Bitušek et al. 2003, 2006; Kubovík et al., 2003;

Za ovi ová, 2003, Stuchlík, *in prep.*) a jejich p ítok a odtok (Hamerlík et al., 2006) v novalo n kolik studií eských a slovenských limnolog .

Bitu-ík et al. (2006) zjistil, že společně s pakomáři jsou zpravidla uniformní a druhově chudé a povazuje druh *Zalutstchia tatrica* za spolehlivý ukazatel kyselého prostředí v Tatrách. *Pseudodiamesa nivosa* je pak indikátor ultra-oligotrofních podmínek (Saether, 1979) a charakteristický druh pro jezera s velmi nízkou teplotou bez ohledu na nadmořskou výšku. Dalším typickým druhem je *Micropsectra radialis* (Bitu-ík et al., 2006), který indikuje mírně oligotrofní podmínky (Brundin, 1958). Ve Vysokých Tatrách se navíc projevila skutečnost, že silně acidifikovaná jezera měla v této produkci řas oproti neacidifikovaným (Bitu-ík et al., 2006). Jak bylo popsáno v podkapitole o chemismu acidifikovaných vod, množství chlorofylu-*a* je podmíněno pH, když při pH v rozmezí 5-6 je koncentrace chlorofylu-*a* nejnižší, a je tedy i nízká dostupnost potravy. Například v případě Starolesnianského plesa došlo během chemické recovery ke zvýšení hodnoty pH, ze 4,5 na 5,5 a oproti stavu během acidifikace nyní vykazuje oligotrofní charakter (Stuchlík et al., *in prep.*).

6. ZÁVĚR

- (1) Z výzkum acidifikovaných jezer, jejich chemismu a spole enstva pakomár vyplývá, že druhové slofení a celková po etnost pakomár v povrchových horských vodách se m ní v závislosti na nadmo ské vý-ce, teplot , dostupnosti flivin a koncentraci rozpu-t ného O_2 . S nadmo skou vý-kou klesá diverzita, ale zvy-uje se po et jedinc nalezených ve vzorku. Nízká teplota vody výrazn ovliv uje rychlost r stu, a tedy i délku celého vývojového cyklu, pop ípad po et vývojových cykl dokon ených v jednom roce.
- (2) Je dokázáno, že pakomá i nebyli, oproti jiným organism m, zasaeni p ímým ú inkem nízkého pH, ale spí- procesy spojenými s acidifikací ekosystému. Lze konstatovat, že byli ovlivni zm nami v celkové trofi jezer spojenými s acidifikací. Nejv t-í vliv na distribuci a druhové slofení pakomár má koncentrace O_2 a dostupnost flivin (dostupnost potravy). Podle druhového slofení v závislosti na toleranci nebo senzitivit jednotlivých druh k t mto podmínkám je mofné klasifikovat celkovou trofi jezer.
- (3) Tmava a Vysoké Tatry jsou jifl dlouhou dobu v zájmu zkoumání eských a slovenských limnolog . Ob jmenované lokality byly v minulosti více i mén zkoumány v souvislosti s vlivem acidifikace. V dne-ní dob ufl je sledovanou veli inou rychlost chemické a biologické recovery. Jak ufl bylo mnohokrát e eno, že *Chironomidae* je z mnoha d vod dobrým nástrojem k hodnocení procesu acidifikace. Jaká je rychlost biologické recovery v závislosti na zm n chemismu vod od dob vrcholné acidifikace? Odpovídá výsledk m vyplývajících z model a zji-t ných z výzkumu jiných skupin zoobentosu? Jak se zm nilo druhové slofení pakomár od dob acidifikace? V návaznosti na p edchozí výzkum se na tyto otázky zam ím ve své budoucí diplomové práci.

POUĎITÁ LITERATURA

- Almer, B.; Dickson, W.; Ekström, C.; Hörnström, E.; Miller, U., **1974**, Effect of acidification on Swedish lakes vol. 3/no. 1, *Ambio* 3, 30-36.
- Armitage, P.D.; Cranston, P.S.; Pinder, L.C.V., **1995**, Chironomidae: Biology and ecology of non-biting midges, Chapman & Hall, London.
- Balci, P.; Kennedy, J.H., **2002**, Egg To Adult Development Times Of Five Species Of Chironomids (*Diptera*), *Entomological News* 113, 21-24.
- Baldigo, B.P.; Lawrence, G.B.; Bode, R.W.; Simonin, H.A.; Roy, K.M.; Smith, A.J., **2009**, Impacts of acidification on macroinvertebrate communities in streams of the western Adirondack Mountains, (New York, USA), *Ecological Indicators* 9, 226-239.
- Birks, H.J.B., **1998**, Numerical tools in palaeolimnology ó Progress, potentialities, and problems, *Journal of Paleolimnology* 20, 307-332.
- Biswas, J.K.; Rana, S.; Bhakta, J.N.; Jana, B.B., **2009**, Bioturbation potential of chironomid larvae for the sediment-water phosphorus exchange in simulated pond systems of varied nutrient enrichment, *Ecological Engineering* 35, 1444-1453.
- Bitušík P., **1994**, A preliminary report of response of sub-fossil Chironomids (*Diptera: Chironomidae*) in the lake Starolesnianské pleso (The High Tatra Mts., Slovakia) to acidification of lake water, *Zborník X. limnologickej konferencie, Stará Turá*, 29-33.
- Bitušík, P., **1996**, Indikácia kvality vody potoka Bystrica (Velká Fatra) využitím metody analyzovania exúvií kukiel pakomárov (*Diptera, Chironomidae*), *Acta Facultatis Ecologiae* 3, 53-59.
- Bitušík, P.; Záborská, V., **1999**, Vyufftie pakomárov (*Diptera: Chironomidae*) na indikáciu zneistenia horného úseku rieky Nitra a rieky Handlovka, *Acta Facultatis Ecologiae* 6, 141-149.
- Bitušík, P.; Kubovík, V., **2000**, Sub-fossil chironomid assemblages (*Diptera: Chironomidae*) from the Černé lake and Prácheňské lake (Bohemian Forest, Czech Republic), *Silva Gabreta* 4, 253-258.

- Bitušík, P.; Kološa, P.; Hubková, M.; Némethová, D., **2003**, Typológia Tatranských jazier na základe zoskupení pakomárov (*Diptera: Chironomidae*), Acta Facultatis Ecologiae 10/Suppl. 1, 197-200.
- Bitušík, P.; Svitok, M., **2006**, Structure of chironomid assemblages along environmental and geographical gradients in the Bohemian Forest lakes (Central Europe): An exploratory analysis, Biologia 61/Suppl. 20, 467-476.
- Bitušík, P.; Svitok, M.; Kološa, P.; Hubková, M., **2006**, Classification of the Tatra Mountain lakes (Slovakia) using chironomids (*Diptera, Chironomidae*), Biologia 61/Suppl. 18, 191-201.
- Bitušík, P.; Brabec, K., **2009**, Chironomidae Newman 1884, Checklist of Diptera of the Czech republic and Slovakia, dostupné online: <http://zoology.fns.uniba.sk/diptera2009/families/chironomidae.htm#Top> (22. 5. 2013)
- Bitušík, P.; Týrka, F.; Krno, I., **2010**, Benthic macroinvertebrate fauna of two alpine lakes over the last century: The value of historical data for interpreting environmental changes, Biologia 65/5, 884-891.
- Brodersen, K.P.; Lindegaard, C., **1999**, Classification, assessment and trophic reconstruction of Danish lakes using chironomids, Freshwater Biology 42, 143-157.
- Brodersen, K.P.; Quinlan, R., **2006**, Midges as palaeoindicators of lake productivity, eutrophication and hypolimnetic oxygen, Quaternary Science Reviews 25, 1995-2012.
- Brodin, Y.W., **1990**, Midge fauna development in acidified lakes in northern Europe, Phil. Trans. R. Soc. Lond. B 327, 295-298.
- Brundin, L., **1958**, The bottom faunistic lake type system and its application to the southern hemisphere. Moreover a theory of glacial erosion as a factor of productivity in lakes and oceans, Verhandlung Internationale Vereinigung Limnologie 8, 288-297.
- Cushing, C.E.; Allan, J.D., **2001**, Insects 14, *Streams: Their Ecology and life*, Academic Press, San Diego, 176-221.
- Dermott, R.M., **1985**, Benthic fauna in a series of lakes displaying a gradient of pH, Hydrobiologia 128, 31-38.

- Dermott, R.M.; Kelso, J.R.M.; Douglas, A., **1986**, The benthic fauna of 41 acid sensitive headwater lakes in north central Ontario, *Water, Air and Soil Pollution* 28, 283-292.
- Driscoll, C.T., **1985**, Aluminium in Acidic Surface Waters: Chemistry, Transport, and Effects, *Environmental Health Perspectives* 63, 93-104.
- EUROPA, **2010**, Přehledy právních předpisů EU: *Ochrana vod a hospodářství s nimi (rámcová směrnice o vodě)*, dostupné online: http://europa.eu/legislation_summaries/agriculture/environment/128002b_cs.htm (22. 5. 2013)
- Ferrington, L.C.; Blackwood, M.A.; Wright, C.A.; Crisp, N.H.; Kavanaugh, J.L.; Schmidt, F.J., **1991**, A protocol for using surface-floating pupal exuviae of Chironomidae for rapid bioassessment, of changing water quality, *Sediment and Stream Water Quality in a Changing Environment: Trends and Explanation* 203, 181-190.
- Füreder, L.; Ettinger, R.; Boggero, A.; Thaler, B.; Thies, H., **2006**, Macroinvertebrate diversity in Alpine lakes: effects of altitude and catchment properties, *Hydrobiologia* 562, 123-144.
- Halvorsen, G.A.; Heneberry, J.H.; Snucins, E., **2001**, Sublittoral chironomids as indicators of acidity (*Diptera: Chironomidae*), *Water, Air and Soil Pollution* 130, 1385-1390.
- Hamerlík, L.; Morka, F.; Zavořilová, Z., **2006**, Macroinvertebrates of inlets and outlets of the Tatra Mountain lakes (Slovakia), *Biologia* 61/Suppl. 18, 167-179.
- Hardekopf, D.W.; Horecký, J.; Kopáček, J.; Stuchlík, E., **2008**, Predicting a long-term recovery of a strongly acidified stream using MAGIC and climate models (Litavka, Czech republic), *Hydrology and Earth System Sciences* 12, 479-490.
- Hartman, P.; Píškryl, I.; Mědronský, E., **2005**, *Hydrobiologie*, Informatorium, Praha.
- Havas, M.; Rosseland, B.O., **1995**, Response of zooplankton, benthos, and fish to acidification: An overview, *Water, Air and Soil Pollution* 85, 51-62.
- Heiri, O., **2007**, Chironomid records, Postglacial Europe, *Encyclopedia of Quaternary Science*, Elsevier, Oxford, 390-398.
- Hildrew, A.G.; Townsend, C.R.; Francis, J., **1984**, Community structure in some southern English streams: the influence of species interactions, *Freshwater Biology* 14/3, 297-310.

- Horecký, J., **2003**, Zhodnocení vlivu kyselé atmosférické depozice na chemismus a ošivení horských potoků v ČR, Disertační práce, Katedra parazitologie a hydrobiologie Přírodovědné fakulty UK, Praha, 76 s.
- Hrab, S., **1939**, Bentická zvířená tatranských jezer, Sborník Klubu přírodovědců v Brně 22, 1-13.
In: Bitušák, P.; Svitok, M.; Koloňa, P.; Hubková, M., 2006, Classification of the Tatra Mountain lakes (Slovakia) using chironomids (*Diptera, Chironomidae*), *Biologia* 61/Suppl. 18, 191-201.
- Hruška, J.; Majer, V., **1996**, Retence antropogenní síry v pánvích: faktor bránící okyselení úmořských povrchových vod, *Silva Gabreta* 1, 143-149.
- Hynynen, J.; Meriläinen, J.J., **2005**, Recovery from acidification in boreal lakes inferred from macroinvertebrates and subfossil chironomids, *Hydrobiologia* 541, 155-173.
- Jones, C.G.; Lawton, J.H.; Shachak, M., **1994**, Organisms as ecosystem engineers, *OIKOS* 69, 373-386.
- Kalff, J., **2002**, Limnology: Inland water ecosystems, Prentice Hall, New Jersey.
- Keller, W.; Molot, L.A.; Griffiths, R.W.; Yan, N.D., **1990**, Changes in the zoobenthos community of acidified Bowland Lake after whole-lake neutralization and lake trout (*Salvelinus namaycush*) reintroduction, *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 47/2, 440-445.
- Kopáček, J., **1997**, Vliv atmosférické depozice na acidifikaci a trofii povrchových vod horských oblastí, Disertační práce, Přírodovědná fakulta UK, Praha, 51 s.
- Kopáček, J.; Hejzlar, J.; Borovec, J.; Porcal, P.; Kotorová, I., **2000**, Phosphorus inactivation by aluminum in the water column and sediments: Lowering of in-lake phosphorus availability in an acidified watershed-lake ecosystem, *Limnology and Oceanography* 45(1), 212-225.
- Kopáček, J.; Stuchlík, E.; Veselý, J.; Schaumburg, J.; Anderson, I.C.; Fott, J.; Hejzlar, J.; Vrba, J., **2002**, Hysteresis in reversal of Central European mountain lakes from atmospheric acidification, *Water, Air and Soil Pollution* 2, 91-114.
- Kopáček, J.; Vrba, J., **2006**, Integrated ecological research of catchment-lake ecosystems in the Bohemian Forest (Central Europe): A preface, *Biologia* 61/Suppl. 20, 363-370.

- Kopáček, J.; Turek, J.; Hejzlar, J.; Porcal, P., **2011**, Bulk deposition and throughfall fluxes of elements in the Bohemian Forest (central Europe) from 1998 to 2009, *Boreal Environment Research* 16, 495-508.
- Kubovík, V.; Beták, M.; Fekaninová, G., **2003**, Subfossilná fauna pakomárov (Diptera: Chironomidae) ľadového plesa (Vysoké Tatry, Slovensko), *Acta Facultatis Ecologiae* 10/Suppl. 1, 201-203.
- Kullberg, A.; Bishop, K.H.; Hargeby, A.; Jansson, M.; Petersen Jr., R.C., **1993**, The Ecological Significance of Dissolved Organic Carbon in Acidified Waters, *Ambio* 22/5, 331-337.
- Lotter, A.F.; Birks, H.J.B.; Hofmann, W.; Marchetto, A., **1997**, Modern diatom, cladocera, chironomid, and chrysophyte cyst assemblages as quantitative indicators for the reconstruction of past environmental conditions in the Alps. I. Climate, *Journal of Paleolimnology* 18, 395-420.
- Luoto, T.P., **2011**, The relationship between water quality and chironomid distribution in Finland – A new assemblage-based tool for assessments of long-term nutrient dynamics, *Ecological Indicators* 11, 255-262.
- Mannings, S.; Smith, S.; Bell, J.N.B., **1996**, Effect of acid deposition on soil acidification and metal mobilisation, *Applied Geochemistry* 11, 139-143.
- Menz, F.C.; Seip, M.H., **2004**, Acid rain in Europe and the United States: an update, *Environmental Science & Policy* 7, 253-265.
- Moldan, B., **1992**, Atmosférická depozice na území ěkoslovenska v letech 1976-1987, *Národní klimatický program SFR* sv. 4, 44 s.
- Raddum, G.G.; Fjellheim, A., **1984**, Acidification and early warning organisms in freshwater in western Norway, *Verhandlung Internationale Vereinigung Limnologie* 22, 1973-1980.
- Raddum, G.G.; Fjellheim, A., **1994**, Invertebrate Community Changes Caused by Reduced Acidification, *Acidification of Freshwater Ecosystems: Implications for the Future*, John Wiley and Sons Ltd., Chichester, 345-354.
- Raunio, J.; Heino, J.; Paasivirta, L., **2011**, Non-biting midges in biodiversity conservation and environmental assessment: Findings from boreal freshwater ecosystems, *Ecological Indicators* 11, 1057-1064.

- Rossaro, B., **1991**, Chironomids and Water Temperature, *Aquatic Insects* 13/2, 87-98.
- Saether, O.A., **1979**, Chironomid communities as water quality indicators, *Holarctic Ecology* 2/2, , 65-74.
- Soldán, T.; Bojková, J.; Vrba, J.; Bitušík, P.; Chvojka, P.; Papáček, M.; Peltanová, J.; Sychra, J.; Tátosová, J., **2012**, Aquatic insects of the Bohemian Forest glacial lakes: Diversity, long-term changes, and influence of acidification, *Silva Gabreta* 18(3), 123-283.
- Stuchlík, E.; Appleby, P.; Bitušík, P.; Curtis, C.; Fott, J.; Kopáček, J.; Pražáková, M.; Rose, N.; Strunecký, O.; Wright, R.F., **2002**, Reconstruction of long-term changes in lake water chemistry, zooplankton and benthos of a small, acidified high-mountain lake: MAGIC modelling and palaeolimnological analysis, *Water, Air and Soil Pollution* 2, 127-138.
- Stuchlík, E., **2003**, Vliv acidifikace na ekosystémy horských jezer (Komentář k výsledkům 25 let výzkumných prací v Tatrách), Habilitační práce, P f UK, Praha, 57 s.
- Stuchlík, E.; Hardekopf, D.W.; Kopáček, J.; Tátosová, J.; Bitušík, P., *in prep.*, Response of community in the Tatra Mountains lakes to acidification-recovery processes: A study based on long-term records, dynamic modelling and palaeolimnology, *Journal of Limnology*: in prep.
- Tátosová, J.; Stuchlík, E., **2003**, Chironomidae (Diptera) profundálu vysokohorských jezer (Vysoké Tatry, Slovensko) v r zném stupni acidifikace, *Acta Facultatis Ecologiae* 10/Suppl. 1, 193-196.
- Tátosová, J.; Veselý, J.; Stuchlík, E., **2006**, Holocene subfossil chironomid stratigraphy (*Diptera: Chironomidae*) in the sediment of Plešné Lake (the Bohemian Forest, Czech Republic): Palaeoenvironmental implications, *Biologia* 61/Suppl. 20, 401-411.
- Tátosová, J., **2008**, Recent and subfossil chironomids as a tool for tracing of environmental changes in mountain lakes of glacial origin, *Disertační práce*, P f UK, Praha, 75 s.
- Thienemann, A., **1920**, Biologische Seetypen und die Gründung einer hydrobiologischen Anstalt am Bodensee, *Archiv für Hydrobiologie*, 347-370. In: Brundin, L., 1958, The bottom faunistic lake type system and its application to the southern hemisphere. Moreover a theory of glacial erosion as a factor of productivity in lakes and oceans, *Verhandlung Internationale Vereinigung Limnologie* 8, 288-297.

- Vallero, D.A., **2007**, Effects on the Atmosphere, Soil, and Water Bodies 14, *Fundamentals of Air Pollution (Fourth Edition)*, Academic Press, Burlington, 423-441.
- Verbruggen, F.; Heiri, O.; Meriläinen, J.J.; Lotter, A.F., **2011**, Subfossil chironomid assemblages in deep, stratified European lakes: relationships with temperature, trophic state and oxygen, *Freshwater Biology* 56, 407-423.
- Veselý, J., **1996**, Zm ny slofení vod –umavských jezer v letech 1984 a 1995, *Silva Gabreta* 1, 129-141.
- Vrba, J.; Kopá ek, J.; Fott, J., **2000**, Long-term limnological research of the Bohemian Forest and their recent status, *Silva Gabreta* 4, 7-28.
- Vrba, J.; Kopá ek, J.; Fott, L.; Kohout, L.; Nedbalová, L.; Prařáková, M.; Soldán, T.; Schaumburg, J., **2003**, Long-term studies (1871-2000) on acidification and recovery of lakes in the Bohemian Forest (central Europe), *The Science of the Total Environment* 310, 73-85.
- Vrba, J.; Kopá ek, J.; Bittl, T.; Nedoma, J.; Trojsová, A.; Nedbalová, L.; Kohout, L.; Fott, J., **2006**, A key role of aluminium in phosphorus availability, food web structure, and plankton dynamics in strongly acidified lakes, *Biologia* 61/Suppl. 20, 441-451.
- Walker, I.R., **2001**, Midges: Chironomidae and related Diptera, *Tracking Environmental Change Using Lake Sediments vol. 4: Zoological indicators*, 43-66.
- Walker, I.R., **2007**, Chironomid overview, *Encyclopedia of Quaternary Science*, Elsevier, Oxford, 360-366.
- Wetzel, R.G., **2001**, Limnology: Lake and River Ecosystems, Academic Press, San Diego.
- Wiederholm, T., **1974**, Bottom fauna and eutrophication in the large lakes of Sweden, *Acta Universitatis Upsaliensis* 270, 12 s.
- Wright, R.F.; Larssen, T.; Camarero, L.; Cosby, B.J.; Ferrier, R.C.; Helliwell, R.; Forsius, M.; Jenkins, A.; Kopá ek, J.; Majer, V.; Moldan, F.; Posch, M.; Rogora, M.; Schöpp, W., **2005**, Recovery of acidified European surface waters, *Environmental Science & Technology* 39 (3), 64A-72A.

Zaovi ová, Z., **2003**, Spoločnosť makrozoobentosu litorálu vybraných gradientových jazier Vysokých Tatier (predbežné výsledky), Správy Slovenskej zoologickej spoločnosti 20/21, 117-124.

Zavel, J., **1935**, Chironomidenfauna der Hohen Tatra, Verhandlung Internationale Vereinigung Limnologie 7, 439-448. In: Bitušák, P.; Svitok, M.; Koloňa, P.; Hubková, M., 2006, Classification of the Tatra Mountain lakes (Slovakia) using chironomids (*Diptera, Chironomidae*), Biologia 61/Suppl. 18, 191-201.