

UNIVERZITA KARLOVA V PRAZE

Přírodovědecká fakulta

studijní program: Biologie

studijní obor: Ekologie



Ing. Jana Hrdličková

Potravní strategie bezobratlých predátorů horských jezer

Foraging strategies of invertebrate predators in mountain lakes

Diplomová práce

Vedoucí diplomové práce: RNDr. Veronika Sacherová, Ph.D.

Praha 2014

Prohlášení:

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

V Praze 5. 5. 2014

.....

Poděkování

Moje první poděkování patří rodině za velkou podporu při celém mém studiu.

Děkuji velmi také školitelce RNDr. Veronice Sacherové, Ph.D. za vedení této práce a RNDr. Janu Fottovi, CSc. za čas, který se mou při mém zaučování strávil u mikroskopu.

Ráda bych poděkovala i váženým kolegům z Jihočeské univerzity v Českých Budějovicích za konzultace a ochotnou podporu během odběrů na šumavských jezerech, a to zejména Doc. RNDr. Jaroslavu Vrbovi, CSc. a prof. RNDr. Miroslavu Papáčkovi, CSc.

ABSTRAKT

V horských jezerech postižených v minulosti nebo současnosti acidifikací se staly vrcholovými predátory určité druhy bezobratlých, které ovlivňují strukturu celého společenstva. Tato práce se věnuje potravním strategiím třech z nich, *Cyclops abyssorum* a *Heterocope saliens* (Crustacea: Copepoda) a *Glaenocorisa propinqua* (Insecta: Heteroptera), a to na modelových lokalitách Černé jezero, Plešné jezero a Prášilské jezero. Hlavním cílem bylo zjistit složení živočišné potravy těchto predátorů a jejich potravní preference.

Kvalitu a kvantitu zkonsumované potravy jsem zjišťovala mikroskopicky z obsahu trávicí trubice dosud nepublikovanou metodou. Pro zhotovení preparátu jsem použila hydroxid draselný nebo kyselinu mléčnou k rozpuštění měkké organické hmoty, takže chitinózní části byly dobře patrné. Živočišná potrava byla následně porovnána s potravní nabídkou pomocí Jacobsova indexu selektivity. K doplnění tohoto výzkumu byl proveden potravní pokus s *G. propinqua*.

Potrava všech bezobratlých predátorů do značné míry závisela na potravní nabídce, eventuálně na roční době. *G. propinqua* nejvíce preferovala jako potravu zástupce čeledi Daphniidae a druh *Polyphemus pediculus* (Cladocera), pokud byli součástí potravní nabídky (Prášilské jezero). V Plešném jezeře, kde tato potrava není v dostatečné míře přítomná, byli nejpreferovanější potravou zástupci čeledi Chydoridae (Cladocera). Části jedinců podtřídy Copepoda byly v potravě nalézány minimálně. Také *C. abyssorum* nejvíce preferoval v Prášilském jezeře zástupce čeledi Daphniidae. V Plešném jezeře byl zjištěn kanibalismus pravděpodobně napomáhající udržení populace *C. abyssorum* v určitých částech roku. *C. abyssorum* a *G. propinqua* se při nedostatku vhodné živočišné kořisti živili převážně rostlinnou potravou. Před reintrodukcí *C. abyssorum* do Plešného jezera *H. saliens* konzumovala Rotifera a Chydoridae, pak se stala hlavní živočišnou potravou Copepoda (juvenilní jedinci *C. abyssorum*). Zřejmý je význam litorálních druhů pro potravní strategii *G. propinqua* a *H. saliens*. Z výsledků potravního pokusu vyplývá, že *G. propinqua* není vhodná pro laboratorní chov. Dalším výsledkem této práce je také nepřímý důkaz o dosud neevidované existenci populace *Polyphemus pediculus* v Plešném jezeře.

ABSTRACT

In mountain lakes, which were affected by acidification in the past or in the present, invertebrate species have become top predators and they influence the whole community. This thesis deals with foraging strategies of three of these predators, *Cyclops abyssorum* and *Heterocope saliens* (Crustacea: Copepoda) and *Glaenocorisa propinqua* (Insecta: Heteroptera) in the model localities Černé lake, Plešné lake and Prášilské lake. The main aim was the determination of food composition and food preferences of these predators.

The quality and quantity of consumed food I investigated with a microscope using a method which has not been published yet. To make a microscope preparation I used Potassium hydroxide or Lactic acid in order to dissolve soft organic matter, so that the chitinous particles were well visible. The found food of animal origin was subsequently compared with the prey availability with the use of Jacobs' index. In addition to this research, a feeding experiment with *G. propinqua* was carried out.

The food of all the invertebrate predators was dependent on food availability or eventually on the season of the year. *G. propinqua* mostly preferred as a prey members of Daphniidae family and then the species *Polyphemus pediculus* (Cladocera), if they were available (Prášilské lake). In Plešné lake, where this prey is not available sufficiently, the most preferred were Chydoridae. Parts of Copepoda individuals were only scarce to find. *C. abyssorum* in Prášilské lake preferred Daphniidae as well. In Plešné lake cannibalism was detected, which probably helps to maintain the population of *C. abyssorum* in particular parts of the year. *C. abyssorum* and *G. propinqua* fed mostly on vegetable food, if proper animal prey was not much available. Before reintroduction of *C. abyssorum* to Plešné lake, *H. saliens* consumed Rotifera and Chydoridae, after that Copepoda (juvenile individuals of *C. abyssorum*) became the main animal food. Obviously, littoral species are important components of foraging strategy of *G. propinqua* and *H. saliens*. Results of the feeding experiment suggest that *G. propinqua* is not a suitable species for laboratory breeding. Another result of the thesis is indirect evidence of the presence of *Polyphemus pediculus* population in Plešné lake, where it has not been found up to now.

OBSAH

1	Úvod	8
2	Literární rešerše.....	9
2.1	Acidifikace, abiotické a biotické změny.....	9
2.2	Chemické a biologické zotavení	11
2.2.1	Acidifikace šumavských jezer a vymizení ryb	11
2.3	Stručná charakteristika vybraných jezer	12
2.3.1	Plešné jezero	12
2.3.2	Prášílské jezero	13
2.3.3	Černé jezero	13
2.4	Predátoři jezer	14
2.4.1	<i>Glaenocorisa propinqua</i> (Fieb.) (klešťanka horská) – Heteroptera, Corixidae	14
2.4.2	<i>Cyclops abyssorum</i> (Sars) (buchanka hlubinná), Copepoda, Cyclopoida	16
2.4.3	<i>Heterocope saliens</i> (Lillj.) (skákavka rybníční) - Copepoda, Calanoida.....	18
3	Metodika	22
3.1	Charakteristika jezer.....	22
3.2	Odběry vzorků	22
3.2.1	Bezobratlí predátoři	22
3.2.2	Potravní nabídka.....	24
3.3	Příprava preparátů pro počítání zbytků potravy.....	24
3.3.1	Copepoda (<i>Cyclops</i> , <i>Heterocope</i>)	24
3.3.2	<i>Glaenocorisa propinqua</i>	26
3.4	Mikroskopování.....	27
3.5	Zpracování výsledků	28
3.5.1	Potravní preference.....	29
3.6	Potravní experiment.....	30
4	Výsledky.....	31
4.1	Potravní nabídka ve zkoumaných jezerech	31
4.2	Potrava predátorů	31
4.2.1	<i>Glaenocorisa propinqua</i>	31
4.2.2	<i>Cyclops abyssorum</i>	37

4.2.3	<i>Hetercope saliens</i>	41
4.3	Potravní experiment.....	44
5	Diskuse.....	45
5.1	Odchyt bezobratlých predátorů	45
5.2	Stanovení složení potravy	46
5.3	Stanovení selektivity potravních částic	47
5.4	Potrava predátorů	48
5.4.1	<i>Glaenocorisa propinqua</i>	48
5.4.2	<i>Cyclops abyssorum</i>	51
5.4.3	<i>Hetercope saliens</i>	54
5.5	Potravní pokus.....	55
5.6	Nález druhu <i>Polyphemus pediculus</i> v Plešném jezeře.....	57
6	Závěr	59
7	Seznam použité literatury	60
8	Seznam použitých zkratek	67
9	Příloha.....	Chyba! Záložka není definována.

1 ÚVOD

Hlavním úkolem této diplomové práce je rozšířit poznatky o potravní strategii tří bezobratlých predátorů, kteří jsou spojeni s horskými jezery zotavujícími se z acidifikace. Jedním ze znaků těchto jezer je absence rybích populací a s ní související specifika celé potravní sítě. Tato práce je zároveň součástí dlouhodobého výzkumu šumavských jezer, na kterých lze sledovat možnosti přirozeného zotavování ekosystému po antropogenním poškození. Jako modelové ekosystémy byla zvolena tři šumavská ledovcová jezera: Černé, Plešné a Prášílské jezero. Jejich pelagickými predátory, kteří se stali předmětem tohoto výzkumu, jsou dva zástupci podtřídy Copepoda (Crustacea: Maxillopoda) *Cyclops abyssorum* (Cyclopoida; Sars 1863) a *Heterocope saliens* (Calanoida; Lilljeborg 1862) a zástupce vodních ploštic (Hexapoda: Insecta: Heteroptera) čeledi Corixidae *Glaenocorisa propinqua* (Fieber 1860). Druhu *G. propinqua* je zde věnováno o trochu více pozornosti, protože naše znalosti o jeho potravní ekologii jsou pouze útržkovité. Přitom ze Skandinávského poloostrova známá schopnost této klešťanky expandovat do acidifikovaných jezer bez ryb a převzít roli vrcholového predátora naznačuje její velký význam v takových ekosystémech, a to v první řadě pro populace její kořisti.

Jednou z oblastí, která by pomohla přispět k lepšímu pochopení vlivu bezobratlých predátorů na další populace, je znalost jejich potravních preferencí. Publikované vědecké práce o potravě těchto predátorů jsou jen ojedinělé a většinou obsahují pouze kvalitativní údaje. Relevantní výzkumy spojující potravní nabídku a obsah trávicích trubíc predátorů zcela chybí. Z toho důvodu jsem se rozhodla provést průzkum obsahů trávicích trubíc uvedených druhů, pokusit se kvantifikovat zkonsumovanou živočišnou potravu a porovnat jí s potravní nabídkou dostupnou v jezerech, a doplnit tuto hlavní část o potravní pokus v laboratorních podmínkách.

Cílem práce tedy bylo zodpovědět tyto otázky:

- Jaké taxony živočišné kořisti tvoří potravu *C. abyssorum*, *H. saliens* a *G. propinqua* ve zkoumaných jezerech a jaká potrava je nejčastěji konzumovaná?
- Je nějaká kořist těmito predátory preferovaná?
- Liší se preference mezi jednotlivými jezery?

2 LITERÁRNÍ REŠERŠE

2.1 ACIDIFIKACE, ABIOTICKÉ A BIOTICKÉ ZMĚNY

Mezi závažné problémy týkající se devastace životního prostředí Evropy ve 20. století patří jev nazývaný acidifikace. Příčinou byly především emise oxidů síry, které vznikají při spalování hnědého uhlí. Ty pak velkoplošně dopadají se srážkami na zem v podobě kyselin. Nejhuře zasažené oblasti se nenacházely pouze v nejbližším okolí zdrojů, ale kvůli dálkovému transportu síry v atmosféře také stovky kilometrů daleko. Proto jsou acidifikací zasažené například rozsáhlé oblasti Skandinávie. Jak moc se kyselé srážky projeví změnou v ekosystémech, však mimo jiné závisí na charakteru horninového podloží. Zranitelnými se tak stávají i horská oligotrofní jezera, u kterých vlastnosti podloží způsobují přirozeně nízkou alkalitu (*Straškrabová et al 2000*). Jejich ekosystémy jsou navíc utvářeny drsnými přirozenými podmínkami, jako jsou nízké teploty a dlouhá doba pokrytí ledem (*Straškrabová et al 1999*). Pokud jsou zasažena, dochází obvykle k drastickým a zřejmě ne zcela vratným změnám v ekosystému (*Keller 1998*).

Zatímco v přirozeně kyselých vodách může být množství druhů díky specifickým adaptacím srovnatelné s vodami neutrálními (*Dangles et al 2004*), pro antropogenně acidifikovaná jezera je typické ochuzení druhové diverzity (*Stenson et al 1993, Nedbalová and Vrtiška 2000, Wærnvågen et Nilssen 2003*). Původní příčinou je změna abiotických podmínek. Prvotní stresový faktor, kterým je pokles pH, působí přímou toxicitou H^+ iontů (*Stenson 1985*). Se vzrůstem kyselosti však souvisí další významné efekty, jako je působení hliníku. Ten je jednak v podmínkách acidifikované vody s pH kolem 5 toxický a navíc snižuje dostupnost fosforu jeho inaktivací ve sloučeninách (*Ulrich and Pöthig 2000, Vrba et al 2006*). S tím souvisí také fenomén oligotrofizace acidifikovaných jezer. Projevuje se poklesem produktivity díky snížení množství dostupných živin a následným zvýšením průhlednosti. Význam tohoto mechanismu je však diskutabilní (*Olsson et Pettersson 1993*).

Tyto a další abiotické faktory v acidifikovaných jezerech spouští řetězce biotických změn, které začínají vymizením citlivých druhů a někdy eliminací celých funkčních skupin. Například byl zjištěn úbytek drtičů, který má za následek snížení míry dekompozice organické hmoty (*Stenson et Eriksson 1989*). Ještě patrnější změnou bylo ve skandinávských jezerech postupné vymírání populací ryb. Jejich vymizení může být chápáno jako hlavní znak acidifikace jezer, který z velké části určuje strukturu společenstev (*Stenson et al 1993*). Význam tohoto jevu je patrný ze zjištění, že mnoho strukturních změn acidifikovaných jezer s absencí ryb je podobných jako v jiných oligotrofních jezerech, kde byly ryby uměle odstraněny (*Stenson et Eriksson 1989*). Při jejich absenci vzniká prostor pro jiné zpravidla

bezobratlé druhy dravých živočichů, jako je typicky klešťanka horská *Glaenocorisa propinqua* nebo larva koretry *Chaoborus* (Henrikson et Oscarson 1978b, Stenson et Eriksson 1989, Wærvågen et Nilssen 2003).

Zatímco pstruzi, obyvatelé některých neacidifikovaných oligotrofních jezer, selektivně loví velkou kořist (Carlisle et Hawkins 1998), výrazně menší bezobratlí predátoři se zaměřují na jiné druhové i velikostní spektrum potravy (Brandl 1998). Tím je vyvíjen rozdílný tlak na populace dalších druhů a je tak ovlivněna celá potravní síť (Stenson 1985, Nyman et al 1985). Přestože desetiletí trvajícího a zpočátku nenápadného procesu acidifikace nebyla většinou zdokumentovaná změna během postupného vymizení ryb (Stenson et al 1993), byly později provedeny různé manipulační experimenty s opětovným nasazením ryb, které ilustrovaly opačný proces. Carlisle a Hawkins (1998) v takovém pokuse pozorovali, že introdukcí pstruhů do jezera snížila *Daphnia rosea* a některá Calanoida velikost těla o 25% kvůli predaci největších jedinců rybami. Tyto zooplanktonní populace však zároveň zvýšily početnost díky snížení kompetice. Pstruzi navíc eliminovali dravé larvy koreter (*Chaoborus*), které by jinak malé jedince *Daphnia rosea* lovem potlačovaly (Carlisle et Hawkins 1998). V jiném pokuse v kanadských horských jezerech nasazení pstruzi rychle eliminovali velké korýše, jako *Daphnia pulex*, *Hesperodiaptomus arcticus* nebo *Gammarus lacustris*. Přitom vznášivka *Hesperodiaptomus*, která predovala vířníky a nauplia, do té doby zastávala roli vrcholového predátora bezrybého jezera (McNaught et al 1999). Wærvågen a Nilssen (2003) zase poukazují na nepřímý efekt predátorů, protože byli svědky vzniku neobvykle bohatého složení vířníků, když planktivorní okoun potlačil jednak kompetující druhy *Daphnia* a zároveň koretry, které se vířníky živily. Z těchto prací vyplývá, že před nástupem acidifikace ovlivňovaly ryby svojí predací nižší články potravního řetězce zásahy do intraspecifické i interspecifické kompetice, ale také snižováním početnosti dravých bezobratlých. Právě ty měly po vymizení ryb možnost převzít částečně roli vrcholových predátorů.

Podle četných prací je zřejmé, že obvyklí bezobratlí predátoři acidifikovaných jezer, jako je *Chaoborus*, *Glaenocorisa propinqua* nebo velké vznášivky jako *Heterocope saliens* nejsou často schopni s některými druhy ryb v jedné nádrži vůbec koexistovat (Stenson et Svensson 1995, Carlisle et Hawkins 1998, McNaught et al 1999), a to evidentně ne kvůli kompetičnímu vyloučení, ale kvůli přímé predaci ze strany ryb (Henrikson et Oscarson 1978b, Oscarson 1987). Ke zranitelnosti těchto bezobratlých přispívají vlastnosti, jako je relativně velká tělesná velikost, pelagický způsob života, aktivita během dne, popřípadě pigmentace (Stenson 1985). Naopak bezrybé nádrže, kde tyto charakteristiky nejsou diskriminující, jsou jimi rychle osídlovány. Vzniklý posun vrcholu potravního řetězce patří ke klíčovým faktorům formujícím společenstva, neboť může u takových jezer docházet k „top-down“ kontrole ze strany nových predátorů (Wærvågen et Nilssen 2003).

Potravní ekologie zmíněných dravců v acidifikovaných jezerech však není většinou dostatečně prostudována.

2.2 CHEMICKÉ A BIOLOGICKÉ ZOTAVENÍ

V devadesátých letech 20. století došlo k velkoplošnému snížení depozice síry, v evropských jezerech vzrostla alkalita a celkově se zlepšil jejich chemismus (*Stoddard et al 1999*). Mohl tak začít proces zotavování (*Evans et al 2001*). Ukázalo se však, že biologické zotavování za zlepšením chemických podmínek zaostává až desítky let (*Keller and Yan 1998*).

Keller a Yan (*1998*) uvádí, že 10 let s pH nad 6 je dostatečné k obnově většiny přirozených druhů, pokud tomu však nebrání fyzické nebo biologické faktory. I za příznivého stavu chemismu se potom společenstvo často nenavrací do stavu před acidifikací, ale mohou vznikat jiné typy, jako například právě společenstva limitovaná biologickou rezistencí. To je případ jezer, kde byly eliminovány ryby, a bylo umožněno působení bezobratlých predátorů. Návrat původních druhů, který může proběhnout rozmnožením zbytkových populací, obnovením z trvalých vajíček v sedimentu nebo imigrací z jiné lokality (*Wærvågen and Nilssen 2003*), tak může být omezen. Roli dále hrají evidentně i další faktory, jako je dostupnost živin pro primární producenty a následná stoichiometrie potravy pro konzumenty (*Sýkorová 2013*).

2.2.1 ACIDIFIKACE ŠUMAVSKÝCH JEZER A VYMIZENÍ RYB

Reprezentanty horských acidifikovaných jezer v České republice jsou šumavská jezera ledovcového původu. Význam studia jejich zotavení spočívá jak v dlouhé historii jejich vědeckého sledování (viz *Frič 1873*, *Frič et Vávra 1898*, *Šrámek-Hušek 1942*), tak ve velmi vysoké depozici dusíku a síry během nejhroší fáze počátkem 80. let (*Evans et al 2001*, *Kopáček et al 2001*). V důsledku toho jezera prošla extrémní acidifikací, při které dosáhly hodnoty koncentrace hliníku ve vodě vyšší hodnoty, než bylo známo kdekoliv na světě (*Vrba et al 2006*). Tyto změny způsobily zánik populací nejen ryb, ale i většiny druhů velkého zooplanktonu (*Vrba et al 2003a*), a daly tak vzniknout neobvyklému ekosystému s potlačenými vyššími trofickými úrovněmi a naopak posílenou rolí mikrobiální smyčky (*Vrba et al 1996*).

Otázka přirozených vrcholových predátorů v šumavských jezerech není úplně vyjasněná, ale z archivních zdrojů lze předpokládat, že některá jezera, pravděpodobně Plešné a Prášilské, byla původně bez ryb (*Vrba et al 2000*). Je však zřejmé, že během devatenáctého století byla jezera uměle osazena pstruhy, popřípadě siveny (*Frič et Vávra 1898*, *Hejzar et al 1998*, *Vrba et al 2003a*). Domácí ani introdukované ryby pak ale dříve či později nepřežily měnící se podmínky spojené s poklesem pH. V Plešném jezeře se nepodařilo dlouhodobě uchytit žádné rybí populaci již od konce 19. století (*Hejzar et al 1998*), v Černém jezeře se na druhou

stranu vysazený siven americký (*Salvelinus fontinalis*) udržel až do poloviny sedmdesátých let (Vrba et al 2000).

V 90. letech zde došlo jako v jiných regionech ke strmému poklesu atmosférického spadu síry, na Šumavě však až o 80 % (Kopáček et al 2001). Toto podstatné snížení znečištění bylo následováno výrazným zlepšením chemismu. Podle studie zabývající se chemickými parametry postižených evropských jezer došlo v šumavských a tatranských jezerech vůbec k největšímu zotavení (Evans et al 2001). Zároveň se však ukazuje, že počátek biologického zotavení je i zde za tím chemickým výrazně opožděn, a to přibližně o 20 let (Nedbalová et al 2006). Mezi první důkazy, že tento proces však už probíhá, patřilo v roce 1997 zaznamenání návratu perloočky *Ceriodaphnia quadrangula* do pelagiálu Černého jezera (Vrba et al 2000).

2.3 STRUČNÁ CHARAKTERISTIKA VYBRANÝCH JEZER

Absence ryb se sice stala společným jmenovatelem, ale každé jezero se pak v závislosti na vlastních podmínkách vyvíjelo poněkud odlišně, a to hlavně v závislosti na souhře působení pH, hliníku a fosforu, které dále určují i dostupnost živin a totální biomasu (Nedbalová et al 2006). Vzhledem k tomu, že se experimentální část této diplomové práce zabývá jezery Plešné, Prášilské a Černé, bude i v této rešeršní části charakterizován vývoj pouze jejich (především zooplanktonních) společenstev.

2.3.1 PLEŠNÉ JEZERO

Jezero je dimiktické s anoxií v hypolimnionu (Hejzlar et al 1998, Vrba et al 2003b) a patří mezi silně acidifikovaná jezera s vyčerpaným uhlíkovým pufracním systémem (Nedbalová et al 2006). Nachází se na odlišném horninovém podloží než zbytek jezer, což do značné míry určuje jeho charakter (Borovec 2000). Zatímco ostatní šumavská jezera jsou obvykle označována za oligotrofní, Plešné jezero je považováno za mezotrofní (Kopáček et al 2001) a vyskytuje se zde díky tomu výrazně větší biomasa fytoplanktonu. Ten je však silně limitován nedostatkem využitelného fosforu (Nedbalová et Vrtiška 2000), který je zde stále vyčerpan. Ačkoliv jeho přísun z povodí je poměrně vysoký, jeho inaktivace hliníkem je v tomto případě enormní (Vrba et al 2003b). Zdá se, že následná nepříznivá stoichiometrie je významným faktorem pro složení zooplanktonních společenstev a návrat původních druhů (Sýkorová 2013), které se během acidifikace ztratily.

Významnými druhy korýšů, které původně obývaly pelagiál před obdobím acidifikace, byly perloočka *Daphnia longispina*, buchanka *Cyclops abyssorum* a vznášivka *Heterocope saliens* (Frič 1873). Z nich přežil v jezeře do současnosti pouze acidotolerantní *H. saliens* (Vrba et al

2003a). V roce 2004 byl proveden pokus o reintrodukcii obou zmíněných druhů, které zde vyhynuly, z Prášílského jezera. Úspěšně se však začala množit pouze populace *C. abyssorum*, zatímco *D. longispina* už nebyla nikdy v jezeře zaznamenána, ačkoliv podle předběžných pokusů by chemismus vody již neměl být překážkou (Kohout et Fott 2006). Důvodem je spíše špatná kvalita potravy (Sýkorová 2013). Výsledkem je tedy stav pozorovaný i v dalších jezerech, která byla v minulosti zasažena okyselenými srážkami, a to společenstvo, kde v zooplanktonu dominují dravá Copepoda a velké filtrující perloočky chybí (Stenson 1985). To je také důvodem neobvykle hojného výskytu vláknitých bakterií, které nejsou eliminovány filtrátory, zatímco menší bakterie jsou potlačovány mixotrofní zlativkou *Dinobyron pediforme* (Znachor et Hrubý 2000, Vrba et al 2003b). Dalším znakem korespondujícím s jinými acidifikovanými jezery je přítomnost dravé klešťanky *G. propinqua* (Soldán et al 2012).

2.3.2 PRÁŠILSKÉ JEZERO

Toto jezero je obvykle považováno za oligotrofní (Nedbalová et al 2006), ačkoliv Vrba et al (1996) ho označili za mezotrofní. Kyslík nade dnem je rovněž vyčerpaný (Vrba et al 2003b). Prášílské jezero patří mezi středně acidifikované s přítoky s pH nad 5,1 a pozitivní kyselinovou neutralizační kapacitou (Nedbalová et al 2006). Druhové složení zooplanktonu tak bylo zasaženo méně než v ostatních zmíněných jezerech, a to hlavně díky nižší koncentraci hliníku (Vrba et al 2003a). Rozdíl je znát i na kvantitě, protože zooplankton zde ve srovnání s Plešným jezerem vytváří podstatně větší podíl biomasy (Nedbalová et al 2006). V Prášílském jezeře přežila populace *Cyclops abyssorum* (v Plešném jezeře vymizelá) a dokonce i perloočka *Daphnia longispina* (Vrba et al 2003a). V roce 2003 byla po dlouhé době zaznamenána další perloočka, *Cariodaphnia quadrangula* (Nedbalová et al 2006). Kromě několika drobných druhů perlooček, které se vyskytují i v dalších jezerech, obývá zdejší litorál dravý *Polyphemus pediculus* (Nedbalová et al 2006). V pelagiálu se i zde pohybuje *G. propinqua*, která byla odhalena díky hydroakustickým výzkumům (Kubečka et al 2000).

2.3.3 ČERNÉ JEZERO

O změnách ve složení zooplanktonu tohoto silně acidifikovaného oligotrofního jezera (Vrba et al 2003a) máme dobré ponětí díky zájmu vědců již od konce devatenáctého století (např. Frič et Vávra 1898). Z původních druhů, které zahrnovaly i *C. abyssorum* a *D. longispina*, však přečkala acidifikaci pouze *C. quadrangula* díky malé populaci, která přežila v litorálu. Jak bylo výše zmíněno, dnes je již rozšířená zpět do otevřené vody. V pelagiálu naopak dosud zcela chybí dravá Copepoda (Vrba et al 2003a). Také toto jezero je obýváno klešťankou *G. propinqua*, která zde byla nalézána už od dob prvních výzkumů (Soldán et al 2012).

2.4 PREDÁTOŘI JEZER

2.4.1 *GLAENOCORISA PROPINQUA* (FIEB.) (KLEŠŤANKA HORSKÁ) – HETEROPTERA, CORIXIDAE

G. propinqua je vysoce acidotolerantní zástupce vodních ploštic s boreo-alpickým rozšířením. Dokáže přežít i v extrémně kyselých vodách s pH pod 3 (Wollmann et al 2000). Vyhovují mu chladné a hluboké stojaté vody mezotrofního až oligotrofního charakteru. (Soldán et al 2012). Podle Macana (1954), který uvádí její výskyt i v umělých betonových nádržích, však naopak typicky obývá mělké vody s uniformní hloubkou. Z toho se dá usuzovat, že tento druh dokáže prosperovat v poměrně širokém rozpětí podmínek. Pro jeho výskyt jsou tak patrně stěžejní spíše biotické faktory (Henrikson et Oscarson 1978b). Jedním z hlavních je absence ryb, jejichž nasazení může populaci *G. propinqua* v jezeře zcela eliminovat během několika dní (Oscarson 1987). Díky zmíněným vlastnostem patří tato klešťanka k bezobratlým predátorům, kteří jsou schopní rychle se rozšířit do acidifikovaných jezer po odumření ryb a převzít částečně jejich pozici vrcholových predátorů, jak bylo popsáno v kapitole 2.1. To se odehrálo například ve Švédsku, kde tímto způsobem druh expandoval během sedmdesátých let do mnoha jezer, v nichž pak představoval až 90 % všech klešťanek (Henrikson et Oscarson 1985).

Jedná se o univoltinní, někdy možná bivoltinní druh, přezimující jako imago. Na rozdíl od ostatních zástupců podřádu Heteroptera žijí nymphy i dospělci v pelagiálu (Soldán et al 2012). Na volnou vodu je tato klešťanka adaptována třeba velkou rychlostí pohybu a nízkou potřebou návštěv hladiny ve srovnání s příbuznými druhy. Objevuje se však často i v litorálu (Henrikson et Oscarson 1985), kde se zdržuje hlavně v období kladení vajíček (Oscarson 1987). Tím se stává spojovacím prvkem obou zón, které jsou v kyselějších jezerech více oddělené (Wollmann et al 2000). Pohybuje se ve velké části vodního sloupce, hojně se nachází i v hloubce kolem 7 m, ale vyskytuje se evidentně i mnohem hlouběji (Henrikson et Oscarson 1985, Kohout et Fott 2000). Zdá se však, že má sklony k diurnální migraci a v nižších vrstvách přebývá spíše přes den, zatímco v noci se zdržuje poblíž hladiny (Kubečka et al 2000). Je možné, že tím ovlivňuje i migraci své kořisti, jako je *Daphnia* (Kohout et Fott 2000).

V horských podmínkách šumavských jezer je vývoj zpomalen. Rozmnožování klešťanek je obecně zpožděno až o několik týdnů a zároveň je urychlen počátek přezimování. Kladení vajíček *G. propinqua* zde probíhá mezi květnem a červnem. Líhnutí nymph začíná v půlce června a vrcholí během léta (Soldán et al 2012).

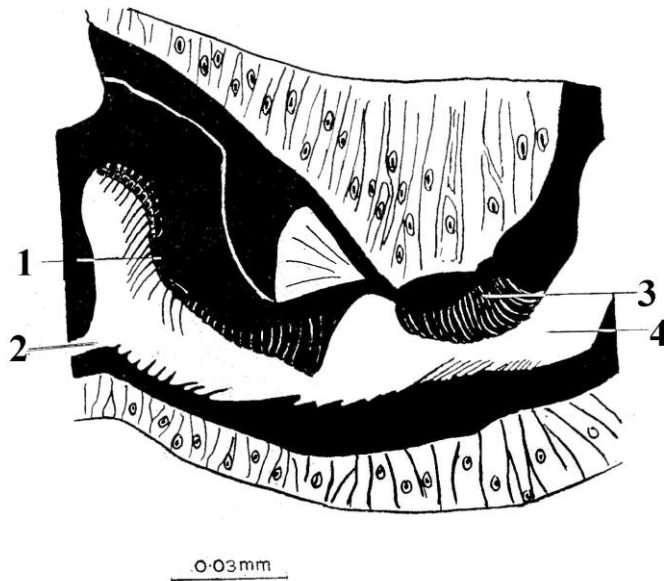
2.4.1.1 Potrava

O potravní ekologii *G. propinqua* máme spíše jen okrajové znalosti. Vypadá to však, že klešťanka se dokáže evidentně živit velkou škálou organizmů, jako jsou například jiné druhy vodního hmyzu a planktonních korýšů (Nyman *et al* 1985), ale nepohrdne ani kořistí jako jsou Chironomidae (Henrikson *et* Oscarson 1985). Ve větším objemu vody ale prý preferuje zooplankton jako *Bosmina*, *Holopedium* i *Cyclops*. Z výsledků potravního pokusu, který byl uskutečněn v přirozených podmínkách v prostoru ohraničeném sítí, je možné předpokládat, že reálná konzumace značně závisí i na schopnosti úniku kořisti. Za přítomnosti většího množství *G. propinqua* počty perlooček významně klesly, zatímco Copepoda nikoliv, jejich relativní zastoupení tedy naopak vzrostlo (Nyman *et al* 1985).

Tento druh je mezi zástupci Corixidae jediný pravý pelagický predátor. Na rozdíl od predátorů z řad Copepoda loví hlavně vizuálně, a to do hloubky 10 m, kořist pak rozeznává na vzdálenost 2-3 cm, jak se zdá podle pozorování, které provedli Nyman a kol. (1985).

Další podrobnosti o potravním chování toho druhu chybí, existují však poznatky o jiných klešťankách, které mohou být užitečné. Například Martin (1969) provedl průzkum obsahu trávicí trubice u druhu *Corixa punctata* a kromě amorfni nerozpoznatelné hmoty našel pozůstatky kořisti, jako jsou korýši, Oligochaeta a larvy řádu Diptera. Dále byly v potravě obsaženy poškozené rostlinné buňky. Autor podle buněk řas odhaduje velikost částice, kterou může *C. punctata* zkonzumovat, na 25 μm , což údajně odpovídá šířce potravního kanálu mezi maxillami (Martin 1969). Přímému mechanismu příjmu potravy a potravnímu kanálu u Corixidae se ve své práci věnoval Sutton (1950). Ten upozorňuje, že Corixidae jsou poměrně atypická Heteroptera, protože dokážou přijímat jak tekutou, tak pevnou potravu. Jejich bodavě sací ústrojí je totiž specificky uzpůsobeno díky nebývale krátkému styletu, který sice umožňuje jen omezené nabodávání, ale je vybaven dlouhými brvami a zubovitými strukturami (viz Obr. 1). Brvy fungují jako nedokonalý filtr, který zachycuje větší částice potravy, které jsou částečně drceny pohybem „zubů“ a mohou tak být pozřeny. Popis konzumace vláknitých řas uvedený v Suttonově práci je zajímavou ukázkou variabilních způsobů krmení Corixid: buď jsou řasy požírány v celku, nebo jsou nabodávány jednotlivé buňky a vysávány. Popsána je i konzumace perlooček: predující klešťanka si pomocí prvního páru končetin (pala) otočí kořist do polohy hlavovým štítem vzhůru, a pak teprve bodne stylet a vysává obsah (Sutton 1950).

Doba konzumace kořisti byla u jedinců Corixidae pozorována 10 minut až tři hodiny (Sutton 1950). Na relativně dlouhý „handling time“ ukazuje i jiný poznatek přímo o jedincích *G. propinqua*, kteří často v okamžiku odlovení drželi v palách lapené perloočky (Wollmann *et al* 2000).



Obrázek 1: Ústní dutina a hltan dospělé *Sigaria falleni*. 1- vlasovité brvy, 2- ústní dutina, 3- tuhé „zuby“, 4- hltan (Sutton 1950, upraveno)

Přestože fenomén šíření *G. propinqua* je spojován hlavně s acidifikací, nesmíme zapomínat na úlohu tohoto živočicha jako přirozeného predátora horských jezer, který se v jezerech Šumavy vyskytoval i před počátkem antropogenního znečišťování. Historii jeho záznamů v jezerech Šumavy shrnuli ve své práci Soldán a kol. (2012). Plešné jezero se přitom stalo pro výzkum tohoto druhu důležitým bodem, neboť právě zde byl roku 1986 stanoven jeho neotyp (Jansson 1986).

Ačkoliv Hejzar a kol. (1998) uvedli Plešné jezero jako jediné refugium *G. propinqua* v Čechách, v posledních letech byl druh evidován ve všech šumavských jezerech na naší straně, a to v tak hojných počtech, že by i zde mohl hrát významnou roli vrcholových predátorů (Soldán et al 2012). Na druhou stranu top-down kontrola pelagického společenstva bezobratlými predátory, jak o ní v kontextu skandinávských jezer hovoří například Wærvågen a Nilssen (2003), je tady pochybná, protože nemůže dostatečně vysvětlit nízkou biomasu zooplanktonu v Plešném jezeře (Vrba et al 2006).

V Červeném seznamu pro Českou republiku z roku 2005 je evidován jako druh ohrožený (EN) (Farkač et al 2005), ale vzhledem k současné znalosti ovládnutí šumavských jezer početnými populacemi se může jevit tento status jako poněkud zastaralý.

2.4.2 CYCLOPS ABYSSORUM (SARS) (BUCHANKA HLUBINNÁ), COPEPODA, CYCLOPOIDA

Druh je obyvatelem hypolimnionu jezer (Kohout et Fott 2000, Wærvågen et Nilssen 2010). Podle studií prováděných na jezerech v jižním Norsku se Nilssen a Wærvågen (2003) pokusili

charakterizovat habitat a základní znaky „life-history“ některých predátorů v tamních podmínkách. *C. abyssorum* je podle této práce spojován s nízkými teplotami vody a, jak potvrzuje i Kohout a Fott (2000), pohybuje se hlavně v hypolimnionu. Snáší pH v rozmezí 5,2 - 9,3. V silně acidifikovaných jezerech je tedy značně neobvyklý. Je také údajně do určité míry zranitelný, co se týče predace rybami. Během léta vytváří jednu až dvě generace a zimu přečkává v pelagiálu (Nilssen et Wærvågen 2003). Zároveň se však ukázalo, že reprodukční cyklus se může v horských jezerech lišit například v přítomnosti nebo absenci kořisti jako je *Daphnia* (Ventura et Catalan 2005) nebo při odlišných abiotických podmínkách (Smyly 1973).

C. abyssorum je podle zmíněné norské práce považován za druh s nízkou konkurenční schopností (Nilssen et Wærvågen 2003). Schopnost určité kompetice však tento druh prokázal při svém úspěšném uchycení po reintrodukcii do Plešného jezera a následném poklesu početnosti populace jiného zástupce Copepoda *Heterocope saliens* (Kohout et Fott 2006). V šumavských jezerech se vyskytuje subalpínský typ *C. abyssorum* (Brandl et Lavicka 2002).

2.4.2.1 Potrava

Příslušníci celého rodu *Cyclops* jsou omnivorní, ale liší se mezi druhy podílem živočišné a rostlinné složky (Brandl 1998). Je známo, že si mohou selektivně vybírat i velmi málo zastoupenou kořist, ale z velké části se chovají jako oportunisté s širokým spektrem potravy (Brandl et Fernando 1975). Podle rozboru obsahu trávicí trubice jedinců z několika anglických horských jezer je *C. abyssorum* převážně karnivorní. V tomto případě byl výrazně preferovanou kořistí *Diaptomus* (Calanoida), ačkoliv byla dostupná i další kořist jako perloočky (*Bosmina* a *Daphnia*) a vířníci (Fryer 1957a). To je zajímavé, pokud vezmeme v úvahu tvrzení Brandla (1998), že buchanky si při predaci obecně prioritně vybírají malou kořist, jakou právě zde málo konzumovaní vířníci jsou. Na druhou stranu se zdá, že *C. abyssorum* není na živočišné potravě vůbec závislý. Populace v laboratorních podmínkách totiž úspěšně přežívají i v případě, že jsou krmeny pouze krásnoočky (*Euglena*) a dokonce pak nevykazují ani jinou velikost, rychlost vývoje nebo plodnost než jedinci z přirozené populace nebo ti, kteří jsou krmení nauplii žábřonožek (Whitehouse et Lewis 1973). Pro dospělé a velké kopepodity jsou dostačující potravou i obrněnky *Ceratium* (Santer 1996). Ve světle moderní taxonomie je ovšem diskutabilní, zda vnímat skupiny, kam patří *Euglena* nebo *Ceratium*, jako rostlinnou potravu. Pro účely této diplomové práce jsou však za rostlinné organismy považovány. I v další podobné studii *C. abyssorum* prosperoval i na chudé stravě tvořené zelenými řasami (*Chlamydomonas*), ačkoliv o něco hůře než s živočišnou potravou. Tento duh je tedy patrně dost flexibilní, co se týče potravy i když je nutné brát v úvahu existenci poddruhů, které se mohou svými nároky lišit (Hopp et al 1997).

Rostlinná potrava a jiní drobní živočichové však nemusí být jediným zdrojem potravy. Mnohé druhy rodu *Cyclops* patří k těm, které se za určitých okolností živí mladšími stadii svého vlastního druhu (Brandl et Fernando 1975, Gabriel 1985, Bosh et Santer 1993). Populace některých predátorů můžou dokonce díky kanibalismu přežít období nedostatku potravy, kterou vyžadují dospělci. Konzumují totiž juvenilních stadia, jejichž potrava přítomná je. Tento jev byl popsán jako „life-boat mechanism“ a je možný pouze u druhů, jejichž mladší stadia se živí odlišnou potravou než dospělci (Bosh et al 1988). To je případ příslušníků rodu *Cyclops*, u jehož mladších instarů hraje větší roli rostlinná potrava, zatímco u vyšších stadií stoupá význam živočišné složky (Brandl 2005). Z potravních pokusů provedených na *C. abyssorum* Boschem a Santerem (1993) v severním Německu vyplývá, že zatímco v létě, kdy je k dispozici dostatek jiné potravy, by byl kanibalismus u tohoto druhu zanedbatelný, v zimě by mohl přesahovat až 45 % potravy (pokud, jako v podmínkách, pro které byl experiment navržen, nevstupují buchanky do zimní diapauzy). Zdá se tedy, že predace vlastních nauplií může hrát významnou roli při přežívání populace během zimního období, protože je tím vytvořena potravní smyčka udržující energii v populaci (Bosh et Santer 1993). Navíc někdy plní i funkci stabilizujícího faktoru ve vztahu predátora a alternativní kořisti, protože díky kanibalismu se populace kořisti může udržet i v případě, že se nachází pod kritickou hodnotou hustoty, což by jinak nebylo možné (Gabriel 1985).

Mechanismu uchvácení živočišné potravy buchankami se věnoval například Freyer (1957b). Podle něj jsou sice pohyby končetin při manipulaci s kořistí podobné jako u vznášivek (což bude popsáno níže), ale je patrné, že například hlavní roli nehrají maxilly, ale maxilluly. Měkké a menší kusy polykají buchanky celé, mandibuly tedy slouží pouze k roztrhání příliš velké kořisti. Pokud se jedná o velkou a slibnou kořist, jako je třeba larva pakomára, může její konzumaci *Cyclops* strávit i víc jak půl hodiny (Freyer 1957b). Naopak s malým jedincem perloočky *Ceriodaphnia* se *Cyclops vicinus* (velikostně s *C. abyssorum* srovnatelný) nezabývá déle jak 10 minut, ačkoliv v potravních pokusech jich pozřel obvykle jen jednu až dvě za jeden den (Brandl et Fernando 1975).

Bylo ale také vyzorováno, že tito predátoři dokážou přijímat potravu vysáváním, jak se ukázalo na konzumaci vláknitých řas, jejichž buňky byly nejprve proraženy maxillulou (Freyer 1957b).

I přes využívání chemoreceptorů hraje při vyhledávání potravy buchank pravděpodobně největší roli náhodné setkání s kořistí. Je však zřejmé uplatňování selektivity (Šorf et al 2014) a spolehlivé rozpoznání požitelných a nepožitelných částic (Freyer 1957b).

2.4.3 HETEROCOPE SALIENS (LILLJ.) (SKÁKAVKA RYBNIČNÍ) - COPEPODA, CALANOIDA

Tento druh je schopen ovlivňovat ostatní planktonní populace zvláště v acidifikovaných jezerech bez ryb. Může celé společenstvo zjednodušit, i když je údajně nepravděpodobné, že

by způsobil přímo zánik nějaké populace na lokalitě (Nilssen et Wærvågen 2003). Společenstva, kde dominují Calanoidi a velká Cladocera naopak chybí, jsou obvykle důsledkem absence ryb a zvýšeného vlivu bezobratlých predátorů (Nyman et al 1985, Stenson et Eriksson 1989). V acidifikovaných jezerech, která mívají tento charakter, může *H. saliens* působit top-down efektem (Wærvågen et Nilssen 2003).

Nilssen a Wærvågen (2003) popsali rovněž podmínky, kde se vyskytovala vznášivka *H. saliens*. Významným znakem je její acidotolerance, protože byla nalezena již v pH od 4,7. V jižním Norsku se hojně vyskytuje v silně acidifikovaných jezerech, kde je na ní vyvíjen jen slabý predanční tlak planktivorních ryb, na který je značně citlivá (Nilssen et Wærvågen 2003). Je to ale především druh evropských horských jezer vyskytující se v Alpách (Jersabek et al 2001) i Tatrách (Hořická et al 2006). V Čechách je sice známa i z několika málo lokalit jihočeských rybníků, ale velká populace se u nás udržuje pravděpodobně jen v Plešném jezeře (Farkač et al 2005).

Od *C. abyssorum* se životní cyklus *H. saliens* liší v několika významných znacích. Za prvé vytváří v sedimentu banku vajíček a prezimuje jako „resting eggs“. Nová generace vylíhnutá v následujícím roce se vyvíjí na rozdíl od *C. abyssorum* synchronně a navíc rychleji (Larsson 1987). Souběžný vývoj může být důležitý pro udržení populací druhů, jejichž mladší stadia jsou potenciální potravou velkých vznášivek. Pokud se stačí vyvinout dříve než jejich predátoři, uniknou tak predaci a zároveň tlaku zranitelnějších konkurentů. To je třeba případ populací *Daphnia middendorffiana*, která obývá arktické tůň s *Heterocope septentrionalis* (Luecke et O'Brien 1983). Do jaké míry se tento mechanismus uplatňuje ve velkých jezerech u *H. saliens* ale není jasné.

2.4.3.1 Potrava

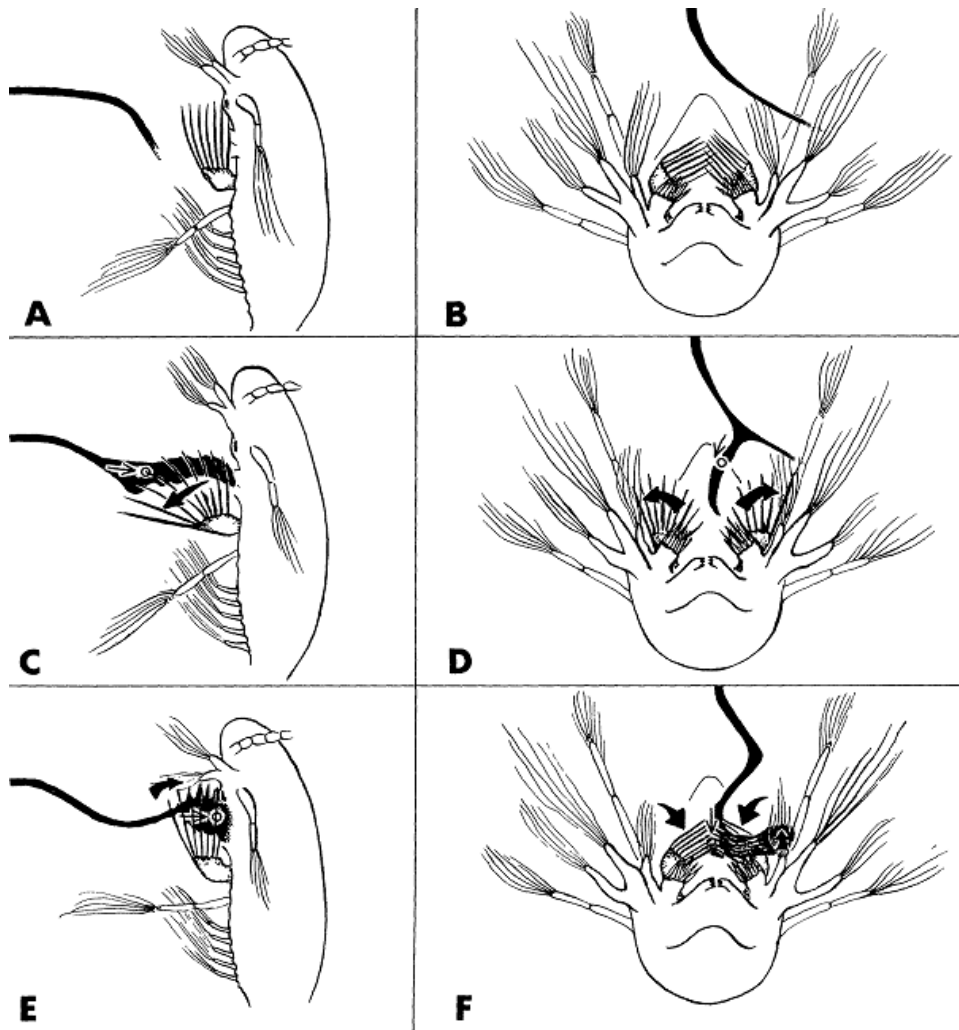
Ačkoliv je *H. saliens* považovaná za převážně masožravý druh (Nilssen et Wærvågen 2003), živí se hojně i rostlinnou potravou. Analýza potravy jedinců z norského jezera ukázala, že hlavními složkami potravy byli vířníci, nauplia, rozsivky a vláknité řasy (Larsson 1978). V některých severských jezerech *H. saliens* reguluje stavy vířníků, které údajně konzumuje ve velkých počtech. Tím vzniká podobná situace jako v horských jezerech, kde stejnou funkci vykonávají i jiné velké druhy vznášivek (Calanoida) (Wærvågen et Nilssen 2003). Podle zběžného pozorování jedinců z Plešného jezera se *H. saliens* živila drobným fytoplanktonem i velkými řasami, vířníky a jedinci Chydoridae (Kohout et Fott 2006). Nilssen a Wærvågen (2003) však označili naše znalosti o potravní ekologii tohoto druhu za útržkovité.

Můžeme však do určité míry čerpat z výzkumů provedených na jiných Calanoidech. Pokud například *Heterocope septentrionalis* dostane příležitost zkonzumovat zranitelné druhy perlooček jako *Daphnia pulex* nebo *Bosmina longirostris*, rychle jí využije. V menší míře loví i dospělé buchanky (*Cyclops scutifer*), které s ní v prostředí severských tůň koexistují

(Luecke et O'Brien 1983). Lze očekávat i kanibalistickou predaci vlastních vajíček, nauplií nebo kopepoditů, což je jev u vznášivek značně rozšířený, protože energetický zisk z takové potravy je mnohem vyšší než riziko zničení vlastního vajíčka nebo potomka, či blízké příbuzného. Zdá se však, že na rozdíl od buchanek u této skupiny není míra kanibalismu spojená s délkou hladovění (Bonnet et al 2004).

O způsobu získávání potravy Calanoidů se můžeme poučit z pozorování na druhu *Centropages typicus*. Proces, kterým uskutečňuje zachycení částic, kombinuje princip filtrování a dravého lovu kořisti. Souhrou osmičkovitého pohybu antén a maxillipedu, rozevřením maxill a současným záběrem plovacích končetin vzad vzniká proud vody, který unáší potravní částice směrem k ústům, kde je lapena mezi sítěmi maxill (Cowles et Strickler 1983), jak je vidět na Obr. 2. Asymetrický pohyb končetin vznášivky přitom cíleně směřuje tento proud s ohledem na polohu kořisti. Pokud není zaregistrována žádná potrava, maxilly jsou přitažené k tělu a nekladou odpor proudu tvořenému jinými končetinami za účelem nalezení kořisti, takže predátor může prozkoumat velký objem vody. Roztaženými maxillami v okamžiku samotného lovu pak projde jen voda a nalezená potravní částice je zachycena (Koehl et Strickler 1981).

Toto chování se stávalo intenzivnější při větší koncentraci kořisti, zatímco při jejím poklesu se zvětšovala doba odpočinku a pohyby signalizující snahu ulovit potravu se stávaly náhodné ve smyslu intervalu i délky trvání. To odpovídá konceptu zahrnující „switching“ z náhodného na cílené vyhledávání kořisti (Cowles et Strickler 1983).



Obrázek 2: mechanismus uchvácení poravy u Calanoida při pohledu z boku (A, C, E) a z vrchu (B, D, F). Na obrázku D je dobře patrné, jak je částice rozevřením maxill podtlakem vtažena směrem k ústnímu otvoru (Koehl et Strickler 1981).

Na druhu *Pseudocalanus minutus* byly zase provedeny potravní pokusy, které obohatily naše znalosti o selektivitě skupiny Copepoda, co se týče velikosti částic. *P. minutus* se v těchto experimentech nejvíce živil tou nejhojnější potravou. Pokud však bylo stejné množství velkých i malých částic, preferoval ty větší. Zohlednění dostupnosti různých spekter potravy na druhou stranu ukázalo, že největší poměr procentuálně zkonsumované potravy k jejímu zastoupení v potravní nabídce je u středních částic (Poulet 1973).

3 METODIKA

3.1 CHARAKTERISTIKA JEZER

Bezobratlí predátoři (*Cyclops abyssorum*, *Heterocope saliens*, *Glaenocorisa propinqua*) byli zkoumáni ve třech šumavských jezerech: Prášílském, Plešném a Černém. Poloha jezer, nadmořská výška, plocha a maximální hloubka jsou uvedeny v Tab. 1. Další vlastnosti jezer a jejich společenstev jsou popsány v literární rešerši v kapitole 2.3.

jezero	poloha	nadm. výška (m.n.m.)	plocha (ha)	max. hloubka (m)
Plešné	48°47' N, 13°52' E	1090	7,6	18,7
Prášílské	49°05' N, 13°24' E	1079	4,2	17,2
Černé	49°11' N, 13°11' E	1008	18,4	39,8

Tabulka 1: Základní charakteristika jezer (Vrba et al 2000, Šobr 2003)

3.2 ODBĚRY VZORKŮ

3.2.1 BEZOBRATLÍ PREDÁTOŘI

Přehled dat odběrů jednotlivých predátorů, metod odběru a počtů zkoumaných jedinců se nachází v Tab. 2.

C. abyssorum a *H. saliens* (Copepoda) byli vždy odebráni u stálé bóje z gumového člunu tahem planktonní sítě (300 µm) ode dna. Vzorky byly na místě fixovány alkoholem.

K získání vzorků *G. propinqua* byly v různých termínech použity tři způsoby. Prvním byl odběr cedníkem s násadou z litorálu, druhým tahy ichtyoplaktonní sítí (velikost ok 0,5 mm) ode dna, které byly prováděny u bójky i v jiných místech v centrální části jezera. Třetím způsobem bylo použití světelných pastí. Metoda byla již dříve pro odchyt tohoto druhu úspěšně vyzkoušena (Papáček, pers. com). Pasti byly tvořeny čtverhrannou průhlednou plastovou nádobou (Obr. 3), která měla v každé ze čtyř svislých stěn otvor o průměru cca 1 cm. Uvnitř byla umístěna v další plastové nádobě vodotěsně uzavřená LED lampa s bateriemi. Tyto pasti opatřené plovákem byly rozmístěny v sérii na laně vedoucím od bójky ke břehu vždy večer a staženy ráno (19:00 hod – 7:00 hod; tj. 12 hodin expozice). Naprostá

většina chycených dospělců byla mrtvá, což odpovídá poznatku, že nevydrží bez přístupu ke hladině déle než 2 h (Henrikson et Oscarson 1978a).

Klešťanky byly rovněž na místě fixovány alkoholem.



Obrázek 3: nainstalovaná světelná past v Prášilském jezeře

predátor	jezero	datum	odběr	ind.
<i>G. propinqua</i>	CN	31. 7. 2010	past	6
	PR	25. 7. 2012	icht. síť	12
		23. 7. 2013	past	50
	PL	26. 6. 2010	past	10
		24. 7. 2013	past	50
<i>C. abyssorum</i>	PR	14. 10. 1998	p. síť	20
	PL	22. 5. 2009	p. síť	15
		31. 10. 2011	p. síť	20
		23. 7. 2013	p. síť	50
<i>H. saliens</i>	PL	23. 9. 2004	p. síť	15
		14. 8. 2012	p. síť	19
		23. 7. 2013	p. síť	50

Tabulka 2: Přehled dat odběrů jednotlivých predátorů, metod odběru (*past*-světelná past, *icht. síť*-ichtyoplanktonní síť, *p. síť*- planktonní síť), a počtu zkoumaných jedinců (sloupec ind.)

3.2.2 POTRAVNÍ NABÍDKA

Pro zjištění kvalitativního i kvantitativního složení potravní nabídky v pelagiálu byly v roce 2013 zároveň odebrány v Plešném a Prášílském jezeře u bójky dvě frakce zooplanktonu. Malá velikostní frakce zooplanktonu (ZOOS) byla odebrána Van Dornovým sběračem z několika hloubek (0, 3, 6, 9 a 12 m, v Plešném jezeře také z 15 m), koncentrována na planktonní síti o velikosti ok 40 µm a fixována lugolem. Pro velký zooplankton (ZOOL) byl použit tah planktonní síti (200 µm, průměr 39 cm) ode dna (14,5 m v Prášílském a 16 m v Plešném jezeře) a pro fixaci formalín nebo lugol.

Určení abundance velkého zooplanktonu. Určením počtu jedinců jednotlivých druhů zooplanktonu ve známém objemu vody (vyplývajícím z délky tahu a průměru planktonní sítě, za předpokladu 100% účinnosti sítě) bylo možné zjistit průměrnou abundanci organismů ve vodním sloupci (v počtu jedinců na litr). Z důvodů velkých počtů organismů v některých odběrech byl v nějakých případech počítán jen podíl vzorku. Determinace a množství jedinců bylo určováno v počítacích komůrkách pomocí mikroskopu. Pro získání počtu jedinců na jednotku objemu (denzita D) byl použit standardní přepočet:

$$D = \Sigma N * V / \Sigma v * I / O$$

kde N jsou jedinci v počítaném dílu vzorku, V celkový objem zkoncentrovaného vzorku, v objem počítaného podílu a O celkový odebraný objem.

Určení abundance malého zooplanktonu. Malý zooplankton byl počítán obdobně, ale počty byly určeny pro každou odebíranou hloubku zvlášť. Výsledná hodnota vznikla jako jejich aritmetický průměr.

Pro stanovení výsledné abundance jednotlivých druhů byly sečteny hodnoty ZOOS a ZOOL. Potravní nabídka pro datum 14. 10. 1998 (Prášílské jezero) byla převzata z diplomové práce Kohouta (2001).

3.3 PŘÍPRAVA PREPARÁTŮ PRO POČÍTÁNÍ ZBYTKŮ POTRAVY

3.3.1 COPEPODA (*CYCLOPS*, *HETEROCOPE*)

Pro zjišťování složení potravy predátorů řádu Copepoda pod mikroskopem byli v minulosti používáni živí jedinci, kteří byli jednoduše rozmačkáni mezi podložním a krycím sklem, čímž se docílilo vyhřeznutí obsahu trávicí trubice ven z těla protrženým karapaxem (Fryer 1957). S fixovaným materiálem je ale tato metoda stěží použitelná, protože změny a ztuhnutí struktur již neumožňují tímto způsobem úspěšné vyloučení potravy z těla, a takový preparát nelze ani

řádně prosvítit. Proto jsem aplikovala postup, který se používá při sledování chitinózních struktur pro očištění od měkké organické hmoty pomocí kyseliny mléčné.

K vytvoření preparátů z *C. abyssorum* a *H. saliens* byl tedy zvolen následující postup: ze vzorku byli nejprve na Petriho misce jednotlivě vybráni vhodní jedinci (dospělci, u *C. abyssorum* navíc pouze samice) a přemístěni do další Petriho misky s lihem (90 %). Poté byl každý jedinec prohlédnut pod stereomikroskopem, zda k němu není zvenku přichycen jiný organismus (například naupliové stádium) nebo jeho část, která by mohla být zaměněna za potravu. V případě potřeby (při opakovaném nálezu přichycených částic) byly po očištění preparačními jehlami tyto predátoři přemístěni do další misky s lihem a opět prohlédnuti. Každý jedinec byl pak umístěn na podložní sklo do kapky kyseliny mléčné a překryt krycím sklíčkem (22x22 mm). Preparáty byly takto ponechány do druhého dne, aby mohla kyselina mléčná dostatečně působit. Tím bylo docíleno rozpuštění nežádoucí organické hmoty pocházející jak přímo z predátora tak z části kašovitě složky potravy. Potom již je možno pozorovat pevné zbytky potravy, které obvykle vyhřejnou z těla (obdobně jako ve vodních preparátech z živých jedinců), a pokud ne, je možno je prohlížet i uvnitř schránky, která je po ošetření kyselinou mléčnou téměř průhledná (viz Obr. 4).

Je nutné uvést, že tento postup je úspěšný jen pokud jsou jedinci fixováni etanolem. Snaha aplikovat ho na buchanky fixované formalínem nebyla příliš úspěšná, neboť v predátorech zůstala svalová hmota a další tkáň, které je nedovolovaly pod mikroskopem prosvítit.



Obrázek 4: Kopepodit *C.abysorum*, preparát v kyselině mléčné (standardní objektiv (zvětšení 4x), kondenzor nastaven na fázový kontrast). Šipka ukazuje na potravu v trávicí trubici.

3.3.2 *GLAENOCORISA PROPINQUA*

Pro podstatně větší a kompaktnější klešťanky druhu *G. propinqua* byl místo kyseliny mléčné zvolen hydroxid draselný (KOH), který je běžně používaný k odstranění organických částic v paleolimnologii (Frey 1986). Lihem fixované klešťanky byly přemístěny do skleněné váženky a zality 10% KOH v množství 1 ml na každou klešťanku. Váženky byly následně zahřívány v laboratorní peci 1 hodinu při 90°C. Po vychladnutí byli jedinci pomocí sítky řádně propláchnuti tekoucí vodou a převedeni do směsi (1 díl glycerinu + 1 díl 70% alkoholu, s přidáním barvivem chlorazolová čern), kde byli 3 dny ponecháni k odpaření vody a alkoholu.

V této fázi byla před přípravou preparátu provedena kontrolní determinace klešťanek, protože litorál zkoumaných jezer obývají i jiné na první pohled podobné druhy čeledi Corixidae. Ověření se nejspíše provádí pomocí stereomikroskopu pohledem na hlavu jedince. Pokud je jeho čelo hustě ochlupené, jedná se o *G. propinqua* (Obr. 5). Jiné druhy klešťanek mají toto místo lysé, nebo ochlupené jen řídce (Kment, unpublished, Martin 1969).



Obrázek 5: Hlava klešťanky *G. propinqua* zepředu s patrným hustým ochlupením čela. Jeden díl měřítka představuje 0,1 mm.

Nyní bylo možno připravit samotný preparát. Klešťanka byla i s kapkou glycerinu přemístěna na podložní sklíčko. Preparačními jehlami a pinzetou pod stereomikroskopem jsem preparovala a odstranila chitinózní části klešťanky, které jediné vydržely zahřívání v KOH. Každý odebíraný zbytek bylo nutné očistit od částic potravy. Nyní zůstala na sklíčku přítomná pouze pevná část obsahu trávicí trubice v glycerinu, která byla následně překryta krycím sklíčkem (60x24 mm).

3.4 MIKROSKOPOVÁNÍ

Takto připravené preparáty jsem prohlížela pod mikroskopem (Nikon Eclipse E400) pomocí objektivu Ph40x za použití fázového kontrastu, který výrazně zlepšil viditelnost zbytků potravy. Nalezené zbytky potravy jsem spočítala (živočišné zbytky) nebo hodnotila semikvantitativně (v případě dochovaných rostlinných zbytků).

Charakteristické nebo naopak ojedinělé objekty byly fotografovány pomocí fotoaparátu (Nikon DXM 1200F a Canon EOS 650D). Pro úpravu fotografií a měření objektů byly použity programy Lucía NET a QuickPHOTO CAMERA 3.0.

3.5 ZPRACOVÁNÍ VÝSLEDKŮ

Pro další zpracování výsledků bylo nutné stanovit počty jedinců jednotlivých druhů zkonsumované kořisti. Nalézané zbytky kořisti byly při mikroskopování počítány všechny; počet zbytků ale neodpovídá počtu jedinců, jelikož není možné určit, kolik zbytků pocházelo z jednoho jedince. Stejný metodický problém nastává při paleolimnologických analýzách, kde jsou hodnoceny zbytky perlooček v sedimentech jezer. Zde jsou pro každý přítomný druh odhadnuty abundance zvlášť pro každý typ zbytku exoskeletonu a nejvyšší abundance je pak považována za nejpravděpodobnější odhad abundance daného druhu (Frey 1986). Stejný princip jsem použila při hodnocení zkonsumované kořisti. Při mikroskopickém zpracování jsem u všech tří predátorů hodnotila (ne)přítomnost konkrétního druhu/čeledi/řádu/kmene pomocí zápisu 0/1. V případě predátora *G. propinqua* jsem se dále pokusila odhadnout i absolutní počty zastoupené živočišné kořisti zohledněním počtu daných zbytků exoskeletonu v celém jedinci – víme například, že perloočky mají 4 poslední články antény, párový postabdomen, atd. Konkrétní použité přepočty jsou uvedeny v Tab. 3. Tímto způsobem získáme minimální počty zkonsumovaných jedinců každého druhu pro každý zbytek zvlášť a do dalších analýz jsem pak použila nejvyšší odhadnutou abundanci pro daný druh (čeleď/řád/kmen).

Jako vedlejší informace byla zaznamenávána i identifikovatelná rostlinná potrava. Byly evidovány tři kategorie obvykle nalézané rostlinné potravy, které byly rozpoznatelné, a to rod *Dinobryon* (Chrysophyceae), *Peridinium* (Dinophyceae) a dále vláknité řasy (blíže neurčené, často však bylo rozpoznáno *Oegodonium* (Chlorophyta)). Tyto tři kategorie rostlinné potravy byly hodnoceny způsobem 0/1.

<i>Polyphemus</i>	končetina	$x=a/6$
	antena (poslední článek)	$x=a/4$
	kaudální trubice	$x=a$
Daphniidae	postabdomen	$x=a/2$
	antena (poslední článek)	$x=a/4$
	filtrační hřebínek	$x=a/4$
	ostatní končetiny	hodnocení 0/1
Chydoridae	postabdomen	$x=a/2$
	končetina	hodnocení 0/1
Rotifera	trophí	$x=1$
Copepoda	vše	hodnocení 0/1

Tabulka 3: Výpočet minimálního počtu zkonzumovaných jedinců (x) podle počtu jednotlivých nalézáných částí těla (a). V některých případech bylo použito hodnocení nepřítomno/přítomno (0/1) z důvodu výskytu těžce identifikovatelných fragmentů.

Pro zpracování získaných dat a grafické výstupy byly použity programy Microsoft Excel a GraphPad Prism 5.03. Pro zjištění významnosti rozdílů, hodnot indexů, minimálních počtů kořisti nebo podílů jedinců, kteří zkonzumovali danou kořist, byl použit Kruskal-Wallis test a Mann-Whitney test s hladinou významnosti 0,05.

3.5.1 POTRAVNÍ PREFERENCE

K určování potravních preferencí jednotlivých predátorů jsem použila Jacobsův index selektivity (*Jacobs 1974, Gliwicz et al 2013, Chucholl 2013, Yang et al 2013*). Tento index je založený na srovnávání dvou poměrů: zastoupení určité složky v potravě predátora a v potravní nabídce. Je vyjádřen následovně:

$$D = (r - p) / (r + p - 2 * r * p)$$

D zde vyjadřuje hodnotu indexu pro určitou složku potravy, r podíl dané složky v potravě predátora a p její podíl v potravní nabídce. Index nabývá hodnot od -1 do 1, kde -1 značí absolutní vyhýbání se potravě a 1 naopak jeho absolutní preferenci (*Jacobs 1974*).

Pro výpočet požadovaných poměrů bylo u potravy použito jednodušší hodnocení 0/1. Bylo tak možné jednotné zpracování dat pro všechny predátory a navíc mezi výsledky dvou indexů vzniklých výpočtem z hodnocení 0/1 a z minimálních počtů není tak velký rozdíl.

Index selektivity jednotlivých složek potravy (tzn. taxonů kořisti) byl spočítán zvlášť pro každého jedince všech třech druhů predátorů. Souhrnný index pro každý druh predátora z konkrétního odběru pak vznikl jako jejich aritmetický průměr. Spočítala jsem dva alternativní indexy: první je aritmetickým průměrem indexů všech jedinců daného druhu predátora z daného data, druhý je opět aritmetickým průměrem indexů daného druhu

predátora z daného data, ale pouze z jedinců, v jejichž trávicí trubici byla nalezena identifikovatelná živočišná potrava (nebyli započítáni jedinci, v jejichž trávicí trubici byly nalezeny výhradně zbytky rostlinné potravy nebo pouze neidentifikovatelné chitinózní zbytky). Rozdíly a relevance obou indexů bude rozebrána v diskusi.

3.6 POTRAVNÍ EXPERIMENT

Za účelem zjistit vztah mezi množstvím zbytků potravy v trávicí trubici a množstvím reálně zkonsumované potravy byl proveden potravní experiment s živými klešťankami druhu *G. propinqua*.

13. 9. 2012 bylo na Prášílském jezeře ichtyoplanktonní sítí odloveno 20 živých klešťanek, které byly po 5-7 ks v PET lahvích (1 l) ve vodě z jezer ještě toho dne dopraveny do Prahy. Tam byly rozmístěny do kádinek s laboratorní vodou (400 ml) po 3-5 kusech a umístěny do tmavé krabice. Teplota v místnosti byla stabilně 18°C.

Po 24 h bez potravy byl založen pilotní potravní pokus s kombinacemi *G. propinqua* a perloočkami *Daphnia curvirostris* z laboratorních chovů. Experiment probíhal v kádinkách se třemi variantami (každá v pěti opakováních):

- 1) 5 ks *Daphnia* + 1 ks *Glaenocorisa* (5D+1G)
- 2) 5 ks *Daphnia* (5D)
- 3) 1 ks *Glaenocorisa* (1G)

Po 24 h byl pokus ukončen, živí jedinci *Daphnia curvirostris* byly vizuálně spočítány, jedinci *G. propinqua* byli fixováni lihem a byl zjišťován obsah trávicí trubice výše popsaným způsobem.

4 VÝSLEDKY

4.1 POTRAVNÍ NABÍDKA VE ZKOUMANÝCH JEZERECH

Z vlastních výsledků i nepublikovaných údajů (*Vrba, Šorf, Fott, Sacherová – pers. com.*) lze potravní nabídku ve zkoumaných jezerech shrnout následovně:

Černé jezero: dominantním druhem zooplanktonu je *Ceriodaphnia quadrangula* (Cladocera), z vířníků je nejhojnější *Polyarthra remata*, ostatní druhy zooplanktonu se vyskytují v malých počtech (Rotifera cca 10 druhů, *Acroperus harpae* a *Alona affinis* (Cladocera), Copepoda cca 3 druhy). Ve fytoplanktonu (*Nedbalová et al 2006*) dominují obrněnky rodu *Gymnodinium* a *Peridinium* a zelené řasy rodu *Koliella*.

Prášílské jezero: dominantními druhy zooplanktonu jsou *Daphnia longispina* (Cladocera) a *Cyclops abyssorum* (Copepoda), hojně jsou druhy vířníků *Polyarthra remata* a *Synchaeta tremula/oblonga*, ostatní druhy se vyskytují v malých počtech (Rotifera cca 4 druhy, litorální perloočky *Ceriodaphnia quadrangula*, *Polyphemus pediculus* a *Acroperus harpae* (Cladocera)). Ve fytoplanktonu (*Nedbalová et al, 2006*) dominují obrněnky rodu *Gymnodinium*.

Plešné jezero: dominantními druhy zooplanktonu jsou *Cyclops abyssorum* a *Heterocope saliens* (Copepoda). Ve velmi malých počtech se vyskytují cca 4 druhy vířníků (Rotifera), perloočky byly zaznamenány v malých počtech jen v litorálu. Ve fytoplanktonu (*Nedbalová et al 2006*) dominují vláknité sinice *Limnothrix* a *Pseudanabaena*, obrněnky rodu *Katodinium* a zelené řasy rodu *Monoraphidium*.

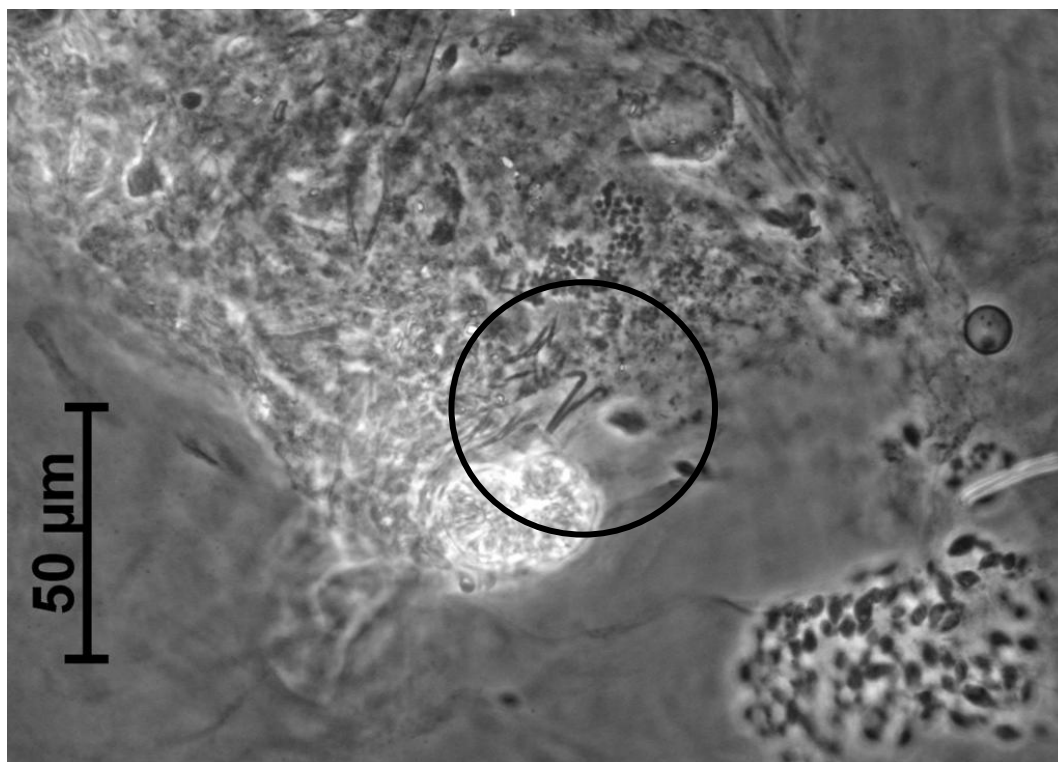
Podrobnější údaje jsou zahrnuté v příloze v Tab 2.

4.2 POTRAVA PREDÁTORŮ

4.2.1 GLAENOCORISA PROPINQUA

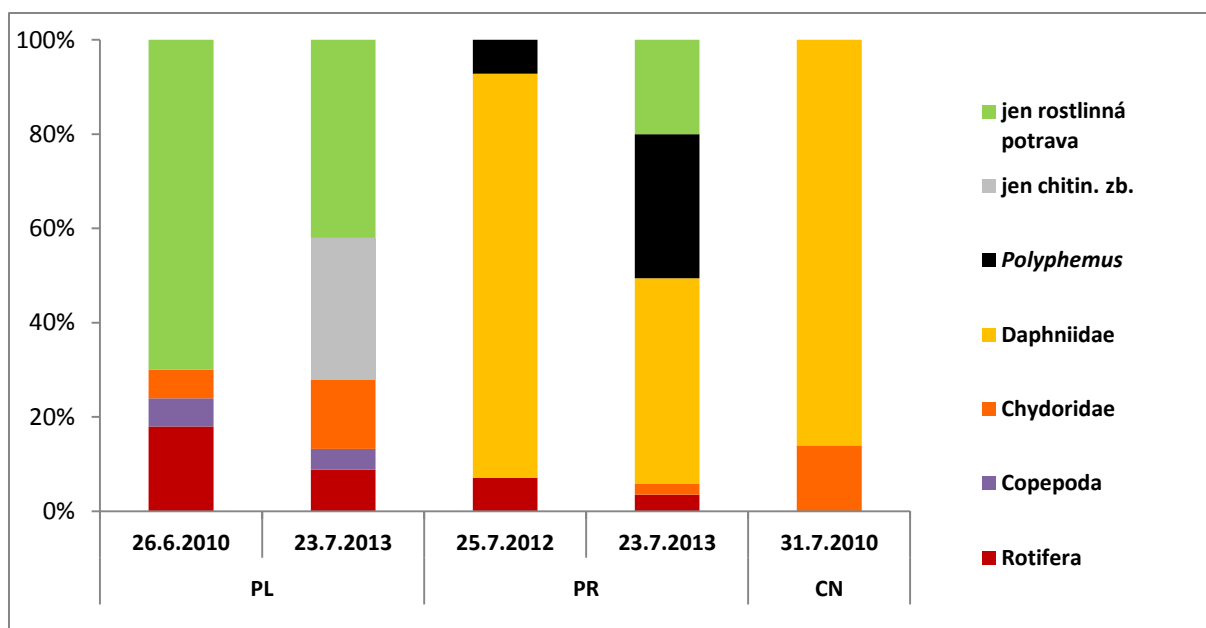
Zastoupení jednotlivých taxonů kořisti v potravě klešťanky *Glaenocorisa propinqua* bylo hodnoceno v celkem pěti vzorcích (viz Tab. 2 v kapitole Metodika) ze tří lokalit, výsledky procentuálního zastoupení kořisti jsou shrnuty v Grafu 1. Klešťanky z Plešného jezera se živí do značné míry rostlinnou potravou; v roce 2010 konzumovalo živočišnou potravu pouze 30 % jedinců, v roce 2013 58 % jedinců (Graf 1). Je zde nutné poznamenat, že všichni zmiňovaní predátoři (týká se i *C. abyssorum* a *H. saliens*), kteří konzumovali živočišnou potravu, obsahovali vždy i určité množství rostlinných zbytků. V roce 2013 tvořily

více než polovinu živočišné potravy *G. propinqua* chitinózní zbytky, které nebylo možné přiřadit k žádné taxonomické skupině (příklad neidentifikovatelného chitinózního zbytku ukazuje Obr. 6). Ve srovnání výsledků mezi *G. propinqua* obou jezer (při testování všech jedinců z obou odběrů z Plešného jezera proti všem jedincům z obou odběrů z jezera Prášilského) konzumovalo živočišnou potravu v Prášilském jezeře signifikantně více predátorů (Mann-Whitney test: $U=1292$, $p<0,01$).

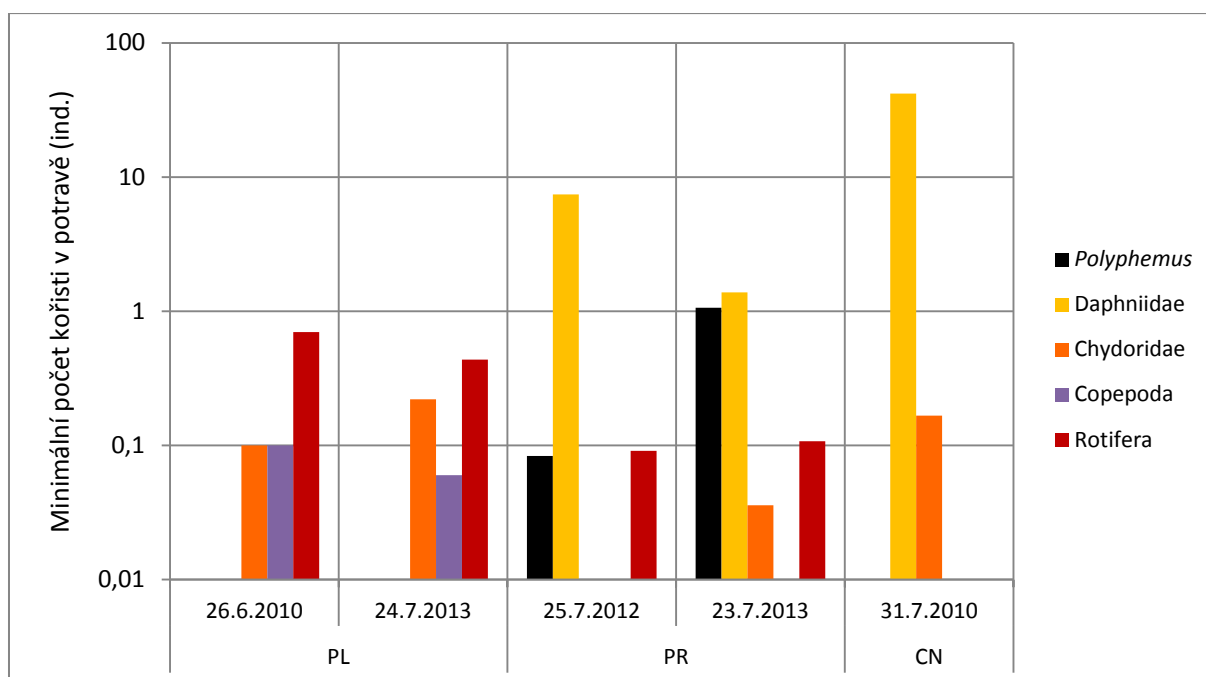


Obrázek 6: neidentifikovatelný chitinózní zbytek v potravě predátora (*C. abyssorum*, Prášilské jezero, 13. 9. 2012)

V Prášilském jezeře se v roce 2012 živočišnou kořistí živili sice všichni zkoumaní jedinci a i zde stejně jako v roce 2013 tvořili hlavní složku zástupci čeledi Daphniidae (86 %), ale druh *Polyphemus pediculus* konzumovalo signifikantně méně jedinců (Mann-Whitney test: $U=169$, $p<0,01$). Všechny klešťanky z Černého jezera v roce 2010 obsahovaly zbytky druhu *Ceriodaphnia quadrangula*, v jednom případě byl nalezen i pozůstatek jedince z čeledi Chydoridae (Cladocera).



Graf 1. *G. propinqua*, nalezená potrava v trávicí trubici vyjádřená poměrem (jen rostlinná potrava – % jedinců, kde byla nalezena jen rostlinná potrava a nebyly nalezeny žádné živočišné zbytky; chitin. zb. – % jedinců, kde byla (kromě rostlinné potravy) nalezena živočišná potrava chitinózního charakteru, ale nebylo možné ji identifikovat; ostatní – jedinci, kde byla nalezena identifikovatelná živočišná potrava (procentuálně rozdělená podle podílu jedinců, kde byla tato potrava nalezena). Zkratky jezer viz Seznam použitých zkratk.

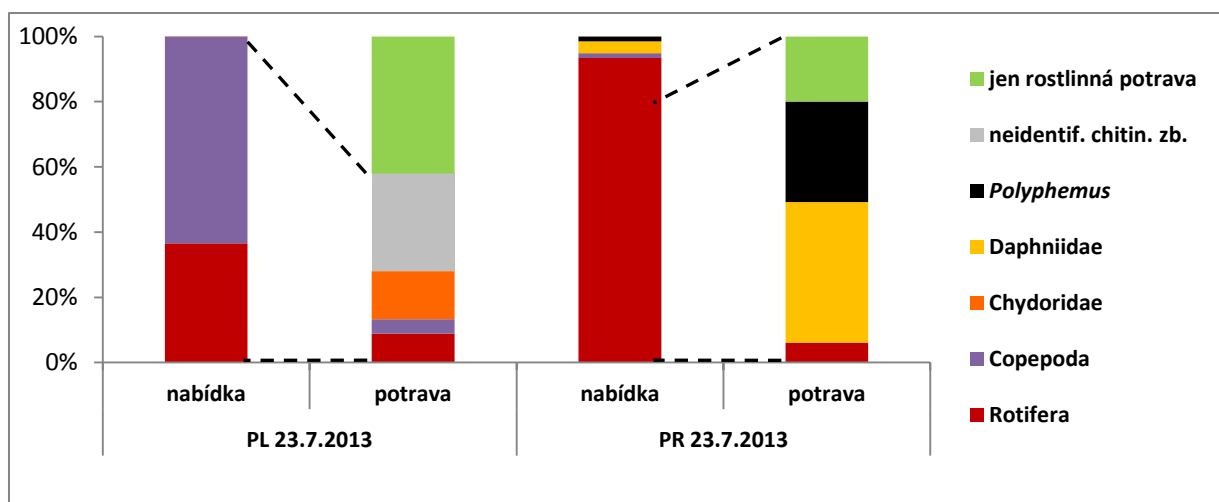


Graf 2. Průměrné minimální počty zkonsumované kořisti u *G. propinqua* (zkratky jezer viz Seznam použitých zkratk)

Kořist klešťanek jsem dále hodnotila v počtech jedinců. Průměrné minimální počty jednotlivých taxonů kořisti (výpočet viz Metodika), které byly predátorem zkonsumovány,

jsou pro *G. propinqua* uvedeny v Grafu 2; počty jedinců byly pro větší přehlednost vyneseny v logaritmickém měřítku. Výrazně nejvyšší počty zkonsumovaných kusů kořisti byly zaznamenány u klešťanek z Černého jezera (červenec 2012), kde průměrný počet jedinců druhu *Ceriodaphnia quadrangula* (Daphniidae) je 42. U jednoho z jedinců dosáhl minimální počet této kořisti 71. Druhá nejvyšší průměrná hodnota 7,4 byla dosažena opět u zástupců čeledi Daphniidae v *G. propinqua* z Prášílského jezera (červenec 2012). Ve srovnání s tím byl minimální počet jedinců z čeledi Daphniidae (červenec 2012) v Prášílském jezeře (1,4) v predátorech signifikantně menší (Mann-Whitney test: $U=64,5$, $p<0,01$). Kromě druhu *Polyphemus pediculus* (1,1) v červenci 2013 v Prášílském jezeře už žádný jiný taxon potravy v provedených odběrech nedosáhl ani hodnoty 1. V *G. propinqua* z roku 2012 bylo nalezeno signifikantně méně jedinců *P. pediculus* než v jedincích z roku 2013. (Mann-Whitney test: $U=163$, $p<0,01$).

V roce 2013 jsme s odběrem vzorku predátorů odebrali zároveň i vzorek pelagického planktonu, tedy předpokládané kořisti. Díky tomu je u jedinců z odběrů z Plešného a Prášílského jezera možné porovnat složení zkonsumované potravy se složením potravní nabídky pelagického zooplanktonu (dále jen potravní nabídka). Graf 3 znázorňuje procentuální zastoupení taxonů potravní nabídky a zkonsumované potravy, kde jsou vyjádřeny podíly jedinců, ve kterých byly nalezeny jen rostlinné zbytky, jedinci, kde byla nalezena pouze neidentifikovatelná potrava živočišného původu, a nakonec jedinci, ve kterých byla nalezená identifikovatelná potrava živočišného původu. Z klešťanek v Plešném jezeře (červenec 2013) zkonsumovalo živočišnou potravu 58 % jedinců, avšak více jak polovina z nich obsahovala pouze neidentifikovatelné chitinózní zbytky. Zástupci čeledi Chydoridae tvořili 53 % rozpoznatelné potravy, ačkoliv v potravní nabídce pelagiálu tato kořist tvořila jen 0,02 %. Copepoda tvořící 63 % živočišné nabídky naopak tvořila jen 16 % identifikovatelné potravy. V Prášílském jezeře zkonsumovalo živočišnou potravu 80 % jedinců. Ačkoliv nabídku z drtivé většiny (93 %) tvořili vířníci (Rotifera), ve zkonsumované živočišné potravě se objevila jen ve 4% zastoupení. Naopak v živočišné potravě bylo výrazné zastoupení zástupců čeledi Daphniidae (54 %) a *Polyphemus pediculus* (38 %), kteří představovali v nabídce jen malé části (3,6 % a 1,5 %). Copepoda nebyla ve zkonsumované potravě u klešťanek z Prášílského jezera nalezena vůbec.



Graf 3. *G. propinqua*, živočišná potravní nabídka a nalezená potrava v trávící trubici (PL a PR 23.7.2013) vyjádřená poměrem (jen rostlinná potrava – % jedinců, kde nebyly nalezeny žádné živočišné zbytky; neidentif. chitin. zb. - % jedinců, kde byla nalezena živočišná potrava chitinózního charakteru, ale nebylo možné ji identifikovat; identifikovatelná živočišná potrava je procentuálně rozdělena v rámci podílu jedinců, kde byla tato potrava nalezena). Přerušované čáry spojují živočišnou složku v potravní nabídce a v nalezené potravě. Zkratky jezer viz Seznam použitých zkratk)

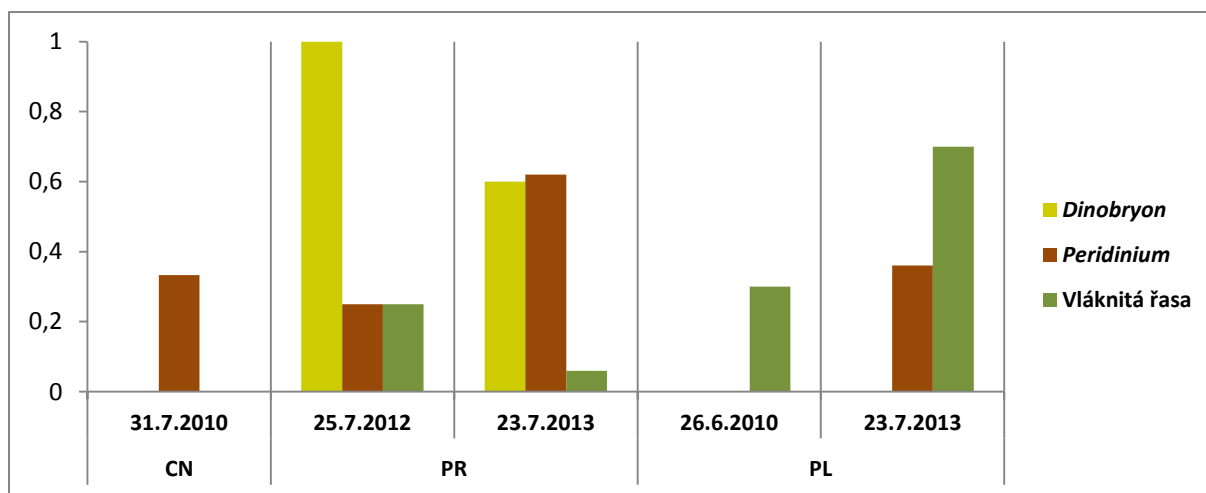
Pro odběry, kde byla dostupná data o potravní nabídce, byl vypočítán Jacobsův index selektivity (dále jen index; výpočet viz Metodika). Pokud je index počítán jako aritmetický průměr indexů všech predátorů (Graf 4A a 4B), získáme pro Plešné jezero (červenec 2013) záporné hodnoty nižší než -0,6 pro všechny typy přítomné živočišné kořisti (Chydoridae, Copepoda a Rotifera). Také pro Prášilské jezero (červenec 2013) vychází u těchto typů kořisti záporné průměrné hodnoty indexu, a to nižší než -0,9. U kořisti *Polyphemus* je index 0,02 a nejpreferovanější kořist jsou Daphniidae (0,44).

Použijeme-li ze stejného souboru dat pouze jedince, ve kterých byla nalezena identifikovatelná živočišná potrava, získáme poněkud odlišné výsledky (Graf 4C a 4D, Tab. 4). Index pro kořist Chydoridae v Plešném jezeře pak nabývá kladných hodnot (0,4). Ve srovnání s indexem počítaným ze všech jedinců se zvyšuje signifikantně i průměrná hodnota u kořisti Rotifera, ačkoliv zůstává nadále pod nulou. V Prášilském jezeře se i při tomto způsobu výpočtu průměrné indexy kořistí Chydoridae, Copepoda a Rotifera nadále pohybují v rozmezí -0,9 až -1. Hodnoty pro *Polyphemus* a Daphniidae se změnou výpočtu signifikantně zvyšují (*Polyphemus* na 0,28 a Daphniidae na 0,8).

jezero	potrava	U	p
PL 2013	Chydoridae	176	0,0005
	Copepoda	298	0,0981
	Rotifera	250	0,0176
PR 2013	<i>Polyphemus</i>	665,5	0,0043
	Daphniidae	938,5	0,6106
	Chydoridae	992	0,8646
	Rotifera	980,5	0,7212

Tabulka 4 :*G. propinqua* (Plešné a Prášílské jezero 23. 7. 2013), výsledky Mann-Whitney testů podílů predátorů, kteří konzumovali danou potravu (všichni predátoři versus jen ti predátoři, kteří zkonsumovali identifikovatelnou živočišnou potravu). Průkazné výsledky na hladině významnosti 0,005 jsou vyznačeny tučně. Zkratky jezer viz Seznam použitých zkratk.

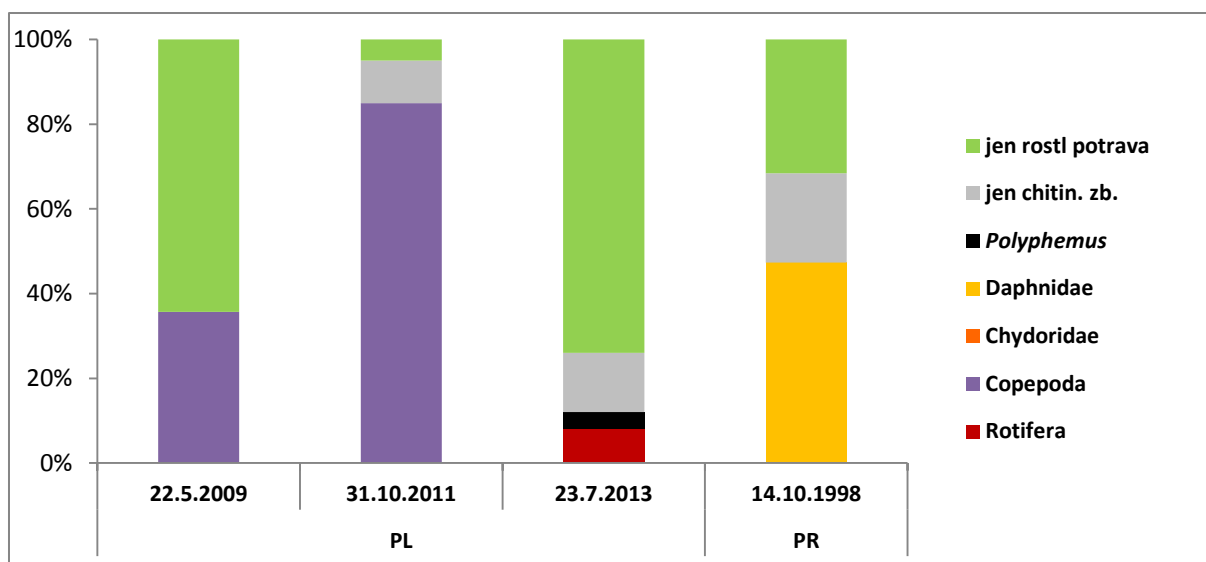
Graf 5 ukazuje podíly jedinců, kde byla nalezena daná rostlinná potrava (*Dinobryon*, *Peridinium* nebo vláknité řasy). V Černém jezeře bylo v *G. propinqua* zjištěno jen *Peridinium*, a to ve 33 % jedinců. Tato potrava byla do určité míry konzumována ve všech třech jezerech. V Prášílském jezeře v obou odběrech většina jedinců navíc konzumovala *Dinobryon*, v červenci 2012 dokonce všichni. V Plešném jezeře byly nejvíce v klešťankách nalézány vláknité řasy, v červenci 2013 je obsahovalo 70 % klešťanek.



Graf 5: *G. propinqua*, rostlinná potrava v trávicí trubici - podíly jedinců v jednotlivých odběrech, u kterých byla daná rostlinná potrava nalezena (zkratky jezer viz Seznam použitých zkratk).

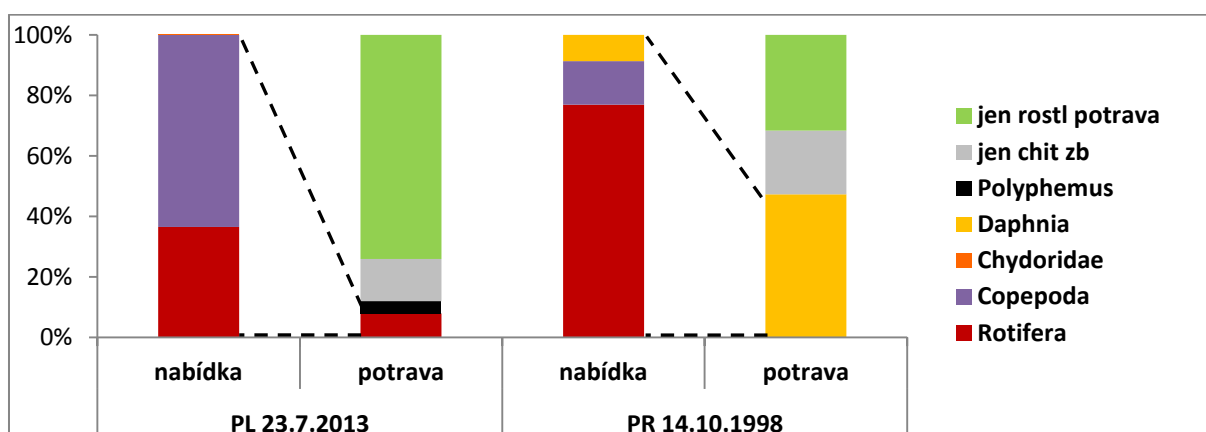
4.2.2 CYCLOPS ABYSSORUM

Zastoupení jednotlivých taxonů kořisti v potravě *C. abyssorum* bylo hodnoceno v celkem čtyřech vzorcích (viz Tab. 2 v kapitole Metodika) ze dvou lokalit, výsledky poměrného zastoupení kořisti jsou shrnuty v Grafu 6.



Graf 6: *C. abyssorum*, nalezená potrava vyjádřená poměrem (vysvětlivky ke grafu viz Graf. 1, zkratky jezer viz Seznam použitých zkratk).

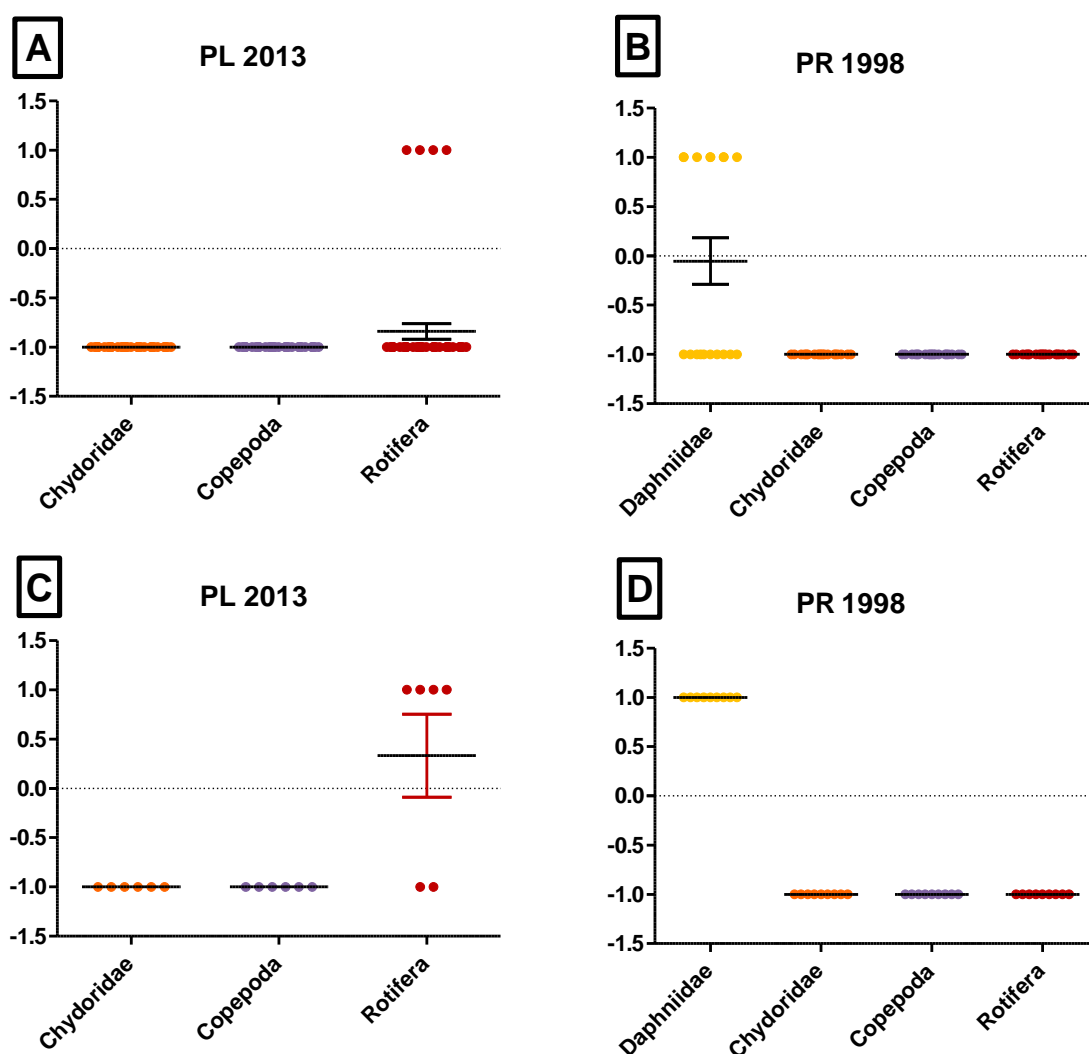
V Plešném jezeře v květnu 2009 byla živočišná potrava, která byla tvořena pouze skupinou Copepoda, obsažena ve 36 % predátorů. V říjnu 2011 byla živočišná potrava zjištěna u 95 % jedinců, což je signifikantně více než u jedinců z ostatních odběrů z Plešného jezera (Kruskal-Wallis test: $H(3) = 31,08$, $p < 0,01$, post test: Dunn's Multiple Comparison test), z čehož veškerá identifikovaná potrava (nalezená u 85 % všech jedinců) představovala opět Copepoda. Zatímco v květnu 2011 v Plešném jezeře bylo v rámci nalezené potravy (Copepoda) identifikováno 20% jako nauplius a 80% jako zbytky kopepoditů, u predátorů z října 2011 tvořily všechnu živočišnou potravu pozůstatky nauplií. Výsledky dalších dvou sloupců v grafu jsou popsány níže společně s potravní nabídkou.



Graf 7: *C. abyssorum*, potravní nabídka a nalezená potrava vyjádřená poměrem (vysvětlivky ke grafu viz Graf 3, zkratky jezer viz Seznam použitých zkratk).

Graf 7 ukazuje podíl živočišné složky v potravní nabídce a podíl živočišné identifikovatelné, neidentifikovatelné a rostlinné potravy. Živočišná potrava byla v Plešném jezeře v červenci 2013 nalezena pouze v menšině buchanek (26 %). Rotifera, která tvořila 67 % identifikovatelné potravy, byla v živočišné potravní nabídce zastoupena 37 %. Ve dvou jedincích z celkových 50ti zkoumaných jsem našla zbytky druhu *Polyphemus pediculus*, který se v potravní nabídce vůbec nevyskytuje. Podíl živočišné potravy v Prášílském jezeře v říjnu 1998 byl 68 %. Ačkoliv v potravní nabídce převažovala Rotifera (77 %), jedinou identifikovanou potravou byli zástupci čeledi Daphniidae nalezení ve 47 % všech jedinců.

Cyclops abyssorum



Graf 8: Jacobsův index selektivity predátora *C.abyssorum*. Grafy A a C – Plešné jezero 24. 7. 2013, grafy B a D – Prášílské jezero (14. 10. 1998). Do výpočtu indexů byly zahrnuti všichni zkoumaní jedinci (A a B) a dále byly indexy spočteny jen pro jedince, v jejichž trávicích trubicích byla nalezena kořist živočišného původu. Pro každý taxon kořisti, uvedený v popisu os x, jsou v grafech vyneseny všechny spočtené hodnoty, aritmetický průměr a standardní chyba průměru.

jezero	potrava	U	p
PL 2013	Rotifera	62	0,0001
PR 1998	Daphniidae	40,5	0,0084

Tabulka 5: *C. abyssorum* (Plešné jezero 23. 7. 2013 a Prášílské jezero 14. 10. 1998), výsledky Mann-Whitney testů podílů predátorů, kteří konzumovali danou potravu (všichni predátoři versus jen ti predátoři, kteří zkonsumovali identifikovatelnou živočišnou potravu). Průkazné výsledky na hladině významnosti 0,005 jsou vyznačeny tučně. Zkratky jezer viz Seznam použitých zkratek.

Při aritmetickém průměrem indexů zkoumaných jedinců *C. abyssorum*, získáme ve všech případech záporné hodnoty (Graf 8A a 8B). Pro Chydoridae a Copepoda měl index v jedincích z obou odběrů hodnotu -1 (tato kořist nebyla konzumována). Vyššího průměrného indexu, i když pouze -0,8, dosáhla Rotifera z Plešného jezera (červenec 2013). Nejvyšší průměrná hodnota indexu se objevila u *C. abyssorum* v říjnu 1998 z Prášílského jezera: pro Daphniidae -0,05, Rotifera a Copepoda nebyla konzumována a průměrný index tak nabývá hodnoty -1.

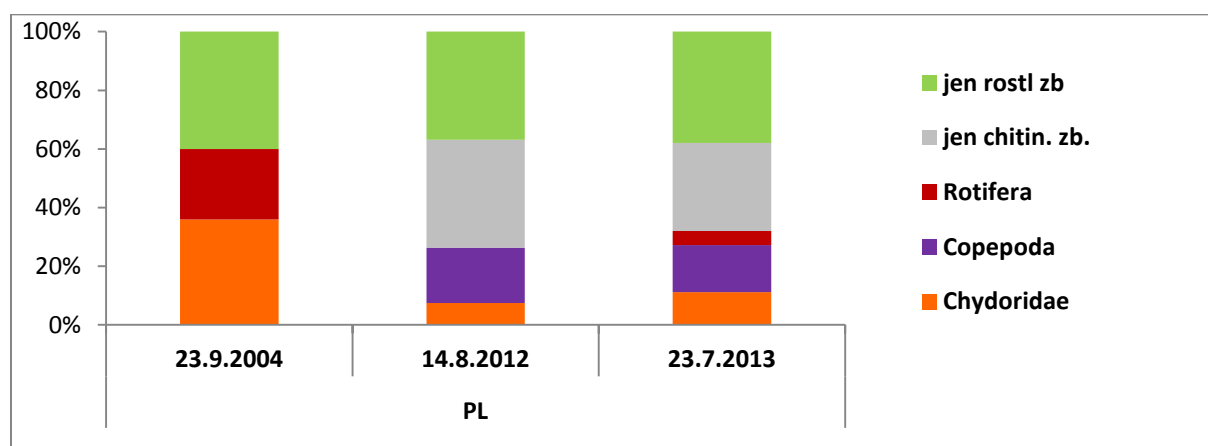
V Grafu 8C a 8D jsou znázorněny průměrné hodnoty Jacobsova indexu pouze pro predátory *C. abyssorum*, ve kterých byla nalezena živočišná potrava. Statistické srovnání výpočtu indexu, pokud byli použiti všichni jedinci, nebo jen ti, co konzumovali identifikovatelnou živočišnou potravu, je uvedeno v Tab. 5. Indexy mají hodnotu -1 u kořisti, která nebyla konzumována. V červenci 2013 v Plešném jezeře však nyní průměrný index selektivity pro Rotifera nabývá pozitivních hodnot (0,33). Stejně tak pro Daphniidae v říjnu 1998 v Prášílském jezeře, kde je průměrná hodnota indexu 1 (všichni jedinci, kteří konzumovali živočišnou potravu, konzumovali zástupce čeledi Daphniidae).



Graf 9: *C. abyssorum*, rostlinná potrava v trávicí trubici - podíl jedinců, u kterých byla daná rostlinná potrava nalezena (zkratky jezer viz Seznam použitých zkratek). *Dinobryon* nebyl nalezen, ačkoliv se v jezeře běžně vyskytuje (Nedbalová et al 2006).

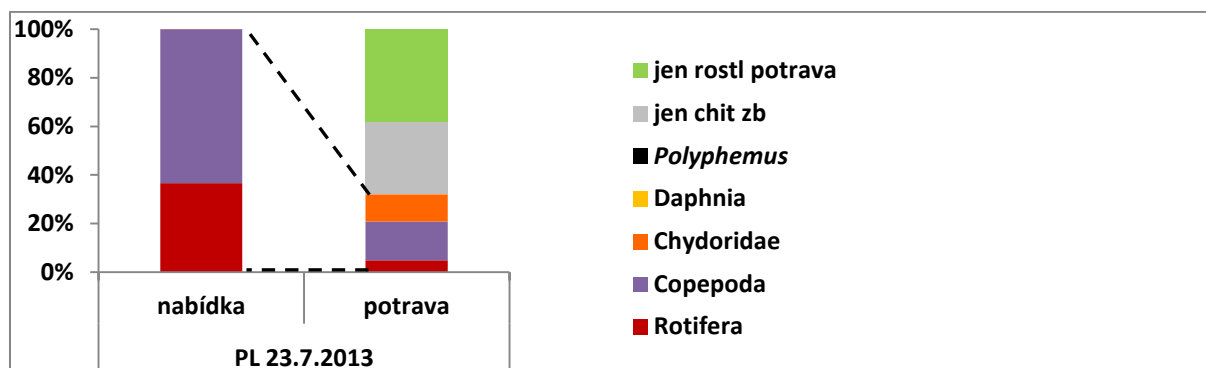
Na Grafu 9 jsou znázorněny podíly jedinců *C. abyssorum*, kde byla nalezena konkrétní rostlinná potrava (*Dinobryon*, *Peridinium* nebo vláknité řasy). *Dinobryon* se neobjevil v žádných dospělých jedincích (byl však nalézán v prozkoumaných kopepoditech *C. abyssorum*, kteří nejsou ve výsledcích této práce zahrnuti). Další dva taxony rostlinné potravy se naopak objevily ve všech odběrech. V Prášilském jezeře byly *Peridinium* i vláknité řasy zjištěny jen v menším podílu buchanek, i když v říjnu 1998 to bylo pro *Peridinium* 47 %. V Plešném jezeře v říjnu 2011 naopak zkonzumovalo *Peridinium* 85 % zkoumaných jedinců druhu *C. abyssorum*. Největší podíl vláknitých řas v *C. abyssorum* ze všech odběrů byl v Plešném jezeře v červenci 2013, a to 44 %.

4.2.3 HETEROCOPE SALIENS



Graf 10: *H. saliens*, nalezená potrava (vysvětlivky ke grafu viz graf 1, zkratky jezer viz Seznam použitých zkratk).

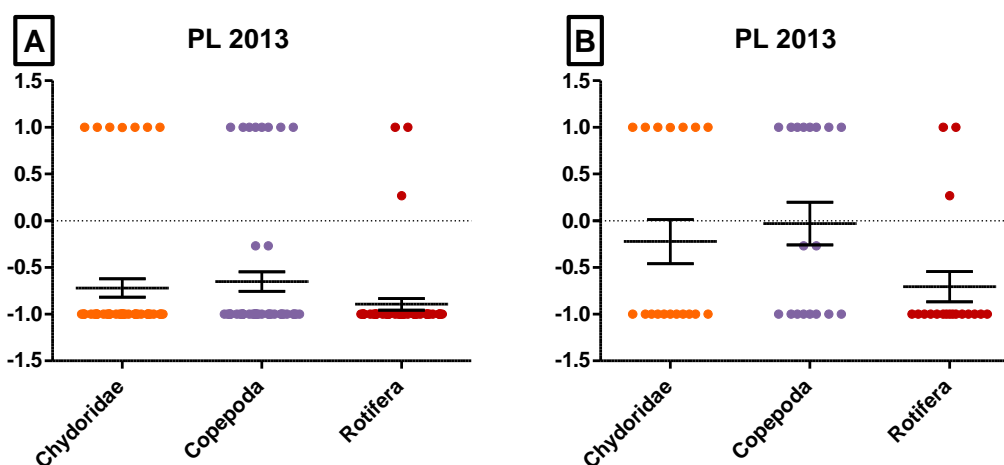
Potrava *H. saliens* byla hodnocena u jedinců ze třech odběrů z Plešného jezera (viz Tab. 2 v kapitole Metodika). V Grafu 10 je znázorněn podíl predátorů, kteří konzumovali jen rostlinnou potravu, dále živočišnou potravu, ale neidentifikovatelnou, a nakonec identifikovatelnou potravu. U jedinců z těchto odběrů se podíl predátorů, kteří evidentně zkonzumovali živočišnou potravu, pohyboval v rozmezí 60 - 63 % a byl vyrovnaný (Kruskal-Wallis test: $H(2)=0,04$, $p=0,98$). V září 2004 se podařilo identifikovat živočišnou potravu u všech jedinců predátora, z čehož většinu tvořili Chydoridae (60 %) a zbytek Rotifera (40 %). Rozdíl mezi podílem jedinců, kteří konzumovali Chydoridae, a podílem jedinců, kteří konzumovali Rotifera, nebyl signifikantní (Mann-Whitney test: $U=97,5$, $p=0,46$). V srpnu 2012 se objevila v potravě i Copepoda (71 % z identifikované potravy) a méně byli v potravě zastoupeni Chydoridae (ačkoliv rozdíl není signifikantní (Mann-Whitney test: $U=152$, $p=0,22$)). Značný podíl tvořily neidentifikovatelné chitinózní zbytky (37 %).



Graf 11: *H. saliens*, potravní nabídka a nalezená potrava v trávicí trubici (PL 23. 7. 2013) vyjádřená poměrem (vysvětlivky ke grafu viz graf 3, zkratky jezer viz Seznam použitých zkratk).

Výsledky z července 2013 jsou i s potravní nabídkou zobrazeny na Grafu 11. Predátorů s živočišnou potravou v trávicích trubicích bylo 62 %, z toho pouze u 52 % predátorů byla potrava rozpoznána. V potravní nabídce představují Rotifera 37 % ale z rozpoznatelné potravy pouze 15 %, což je signifikantně méně (Mann-Whitney test: $U=1075$, $p=0,04$) než podíl tvořící v rozpoznatelné potravě Copepoda (50 %). Rozdíl v zastoupení v potravě mezi Copepoda a Chydoridae (2013) signifikantní naopak není (Mann-Whitney test: $U=1175$, $p=0,43$). V tomto případě se jednalo o pozůstatky kopepoditů *C. abyssorum*. V potravní nabídce jen nepatrně zastoupení Chydoridae představují 35 % identifikovatelné potravy.

Heterocope saliens

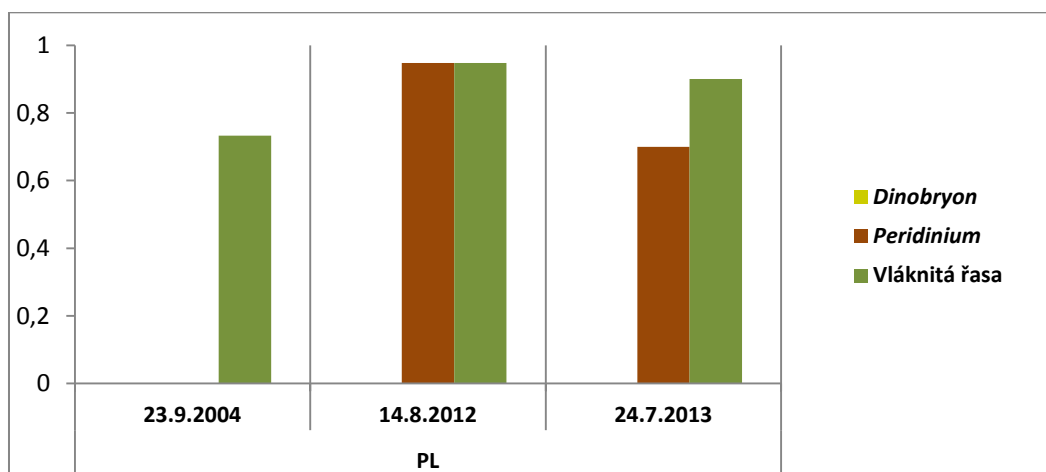


Graf 12: Jacobsův index selektivity predátora *H. saliens*. Plešné jezero 23. 7. 2013. Do výpočtu indexů byly zahrnuti všichni zkoumaní jedinci (A) a dále byly indexy spočteny jen pro jedince, v jejichž trávicích trubicích byla nalezena kořist živočišného původu (B). Pro každý taxon kořisti, uvedený v popisu os x, jsou v grafech vyneseny všechny spočtené hodnoty, aritmetický průměr a standardní chyba průměru

jezero	potrava	U	p
PL 2013	Chydoridae	338,5	0,0281
	Copepoda	290	0,0054
	Rotifera	402,5	0,184

Tabulka 6: *H. saliens* (Plešné jezero 23.7. 2013), výsledky Mann-Whitney testů podílů predátorů, kteří konzumovali danou potravu (všichni predátoři versus jen ti predátoři, kteří zkonzumovali identifikovatelnou živočišnou potravu). Průkazné výsledky na hladině významnosti 0,005 jsou vyznačeny tučně. Zkratky jezer viz Seznam použitých zkratk.

Pro *H. saliens* byl Jacobsův index počítán pouze z odběru v roce 2013. Při započítání všech zkoumaných jedinců (Graf 12A) se průměrné hodnoty indexu pohybovaly od -0,89 (Rotifera) po -0,65 (Copepoda) a jejich rozdíly nebyly signifikantní (Kruskal-Wallis test: $H(2)=2,27$, $p=0,12$). Při výpočtu pouze z jedinců konzumujících identifikovatelnou živočišnou potravu (Graf 12B) se průměrné hodnoty indexů u všech typů potravy zvýšily, ale zůstaly v záporných hodnotách. Statistické srovnání výpočtu indexu, pokud byli použiti všichni jedinci nebo jen ti, co konzumovali identifikovatelnou živočišnou potravu, je uvedeno v Tab 6. Index pro Copepoda byl -0,03.



Graf 13: *H. saliens*, rostlinná potrava v trávicí trubici - podíl jedinců, u kterých byla daná rostlinná potrava nalezena (zkratky jezer viz Seznam použitých zkratk). *Dinobryon* nebyl v potravě nalezen, ačkoliv se v jezeře běžně vyskytuje (Nedbalová et al 2006),

Podíly jedinců *H. salies*, kteří konzumovali danou složku rostlinné potravy, jsou zobrazeny v Grafu 13. Byly nalézány jen vláknité řasy a *Peridinium*, které se oba vyskytovaly minimálně v 70 % jedinců, tedy kromě odběru v roce 2004, kde se v potravě nevyskytovalo *Peridinium*. V srpnu 2012 byly vláknité řasy i *Peridinium* konzumovány dokonce 95 % jedinců.

4.3 POTRAVNÍ EXPERIMENT

Výsledky potravního experimentu jsou zobrazeny v tabulce 7. V kontrolní variantě přežila většina perlooček (3-5), zatímco ve variantě s klešťankami nepřežily žádné nebo menšina (0-2), což je signifikantní rozdíl (Mann-Whitney test: $U=0$, $p=0,011$). Jedinci *G. propinqua* přežili všichni. V trávicí trubici predátorů však nebyl v žádném z případů nalezen jakýkoliv chitinózní zbytek vypovídající o zkonsumování živočišné potravy.

varianta	opakování	<i>Daphnia</i>	<i>Glaenocorisa</i>
SD	1	5	-
	2	4	-
	3	5	-
	4	5	-
	5	3	-
SD + 1G	1	2	1
	2	0	1
	3	1	1
	4	2	1
	5	0	1
1G	1	-	1
	2	-	1
	3	-	1
	4	-	1
	5	-	1

Tabulka 7: počty živých jedinců po ukončení potravního pokusu v jednotlivých variantách. Zkratky variant jsou uvedeny v kapitole 3.6

Poznámka k chování G. propinqua v kádinkách:

Po celou dobu držení *G. propinqua* v laboratorních podmínkách bylo nápadné jejich nepřirozené chování: klešťanky intenzivně narážely do dna, a to i pokud byly nádoby zatemněny, po několika dnech již často ležely u hladiny a po 20 dnech od transportu z jezera již všechny uhynuly, ačkoliv jim byla nabízena potrava (směs perlooček).

5 DISKUSE

5.1 ODCHYT BEZOBRATLÝCH PREDÁTORŮ

Bezobratlí predátoři z podtřídy Copepoda byli loveni standardními metodickými postupy pomocí planktonních sítí, odchyt dravých vodních ploštic druhu *G. propinqua* se ukázal být velmi problematický. Postupně jsem vyzkoušela různé postupy:

Jedním z doporučených postupů jsou tahy ichtyoplanktonní sítí. Jsou sice nenáročné na přípravu a materiál, ale podle našich zkušeností velmi málo efektivní. V červenci 2012 se mi po půldenním úsilí podařilo v Plešném jezeře nalovit jedinou klešťanku, ačkoliv se tam evidentně hojně vyskytovaly. Příčinou je pravděpodobně pomalý pohyb těžké sítě vytahované na člun, který by mohl být plošticemi zpozorován. Ichtyoplanktonní síť se ale přitom osvědčila při odběru pohybujících se objektů zjištěných echolokací v Prášílském jezeře a nádrži Josefův Důl, které pak byly identifikovány jako *G. propinqua* (Kubečka et al 2000). Tato metoda je tedy vhodná, pokud chceme získat pouze několik exemplářů, a pokud máme k dispozici echolot pro lokalizaci hejna vodních ploštic. Pro větší množství nebo kvantitativní odběry je však třeba zvolit jiný postup.

Alternativní metoda, kdy se síť pohybuje rychleji, je Oscarsonova trychtýřová past, kde padá vlastní vahou ke dnu kovová obruč, na které je připevněn síťový „tunel“ vedoucí až k hladině. Ve chvíli, kdy vyplavou klešťanky na povrch, aby se nadechly, jsou lapeny do pasti (Henrikson et Oscarson 1978a). Je to jediná známá metoda, kterou lze poměrně spolehlivě určit kvantitu (Wollmann 2000), je ale z technických důvodů patrně vhodná spíše pro mělká jezera běžná ve Skandinávii, než pro hluboká jezera na Šumavě.

Lov v litorálu cedníkem se ukázal jako nejméně úspěšný. Lze ho však údajně dobře použít v období, kdy se *G. propinqua* shromažďuje na mělčinách u břehu za účelem rozmnožování (Papáček, pers. com.), což se na Šumavě děje v období květen-červen (Soldán et al 2012). Přesný odhad času reprodukce je ale poměrně těžké odhadnout a bylo by proto nutné na lokalitu v příslušném období docházet opakovaně.

Jako efektivní kvalitativní metoda jsou doporučeny právě světelné pasti (Wollmann 2000), kterými se nám podařilo odchytnout zvláště na Plešném jezeře velké množství jedinců. Nevýhodou této metody ovšem je, že z ní nelze určit populační hustotu klešťanek v jezeře.

5.2 STANOVENÍ SLOŽENÍ POTRAVY

Pomocí kyseliny mléčné nebo KOH lze docílit rozpuštění měkkého organického materiálu. Zřetelné zůstanou jen odolnější struktury jako například chitinózní zbytky. Tato práce je podle mně dostupné literatury vůbec první, která pomocí této metody stanovuje složení potravy; metoda má přitom svá pozitiva i negativa. Nevýhodou oproti metodě prohlížení trávicí trubice čerstvě usmrceného predátora je to, že nelze určit, jaké potravní částice po působení činidla již nejsou patrné. Proto není tento způsob vhodný pro zjišťování rostlinných složek potravy. V preparátu je pak možné rozpoznat pouze rostlinnou potravu s odolnými strukturami (v tomto případě hlavně *Dinobryon*, *Peridinium* a vláknité řasy). Je také možné, že v preparátu nejsou viditelné ani některé typy měkké živočišné kořisti. Ačkoliv byl například u klešťaněk zjištěn kanibalismus vlastních vajíček (*Pajunen et Pajunen 1991*), nebyla by asi při této metodě taková kořist rozpoznatelná.

Metoda se však velmi hodí pro zjišťování živočišné potravy s chitinózními strukturami. Právě ty jsou v preparátu dobře zřetelné. To je výhodou této metody, protože s ní lze odhalit i drobné chitinózní zbytky, pokud jsou v potravě obsaženy. Dalším velkým přínosem je fakt, že lze takto zpracovat i fixované vzorky (pokud jsou fixovány v alkoholu) a využít tedy i materiál ze starších sběrů, zatímco pro vodní preparáty se používají pouze čerstvě odebraní jedinci (*Sutton 1950*, *Fryer 1957a*, *Bakonyi 1978*). Kromě toho preparáty s kyselinou mléčnou nebo glycerinem sice nejsou trvalé, ale vydrží použitelné i několik měsíců.

Mnoho ostatních rysů pak mají všechny tyto metody prohlížení potravy pod mikroskopem společné. Jejich nespornou výhodou je jednoduchost použití a nenáročnost na vybavení a materiál. Dále také (oproti potravním pokusům, které vycházejí z úbytku kořisti v nádrži) to, že kořist, jejíž části byly v predátorech identifikovány, průkazně pozřena byla. Nesnází těchto metod je však především nejistota, kolik (tedy o kolik více, než bylo s jistotou nalezeno) potravy bylo ve skutečnosti zkonsumováno. Obecně používaným řešením je vycházet z předpokladu, že nalezené rozpoznané zbytky tvoří veškerou pozřenou potravu. U tekuté složky je však identifikace pod mikroskopem problematická, jak upozorňuje na příkladu zástupců čeledi Corixidae Reynolds (*1975*) a přiklání se k použití serologických testů. Díky speciální stavbě bodavě sacího ústního ústrojí můžou příslušníci této čeledi (na rozdíl od ostatních zástupců řádu Heteroptera) přijmout i pevnou potravu, ale jen do určité velikosti (*Sutton 1950*). Schopnost přijmout pevné struktury je základem metody aplikované v této práci. Kořist, z níž byla zkonsumována jen tekutá část, však není takto zaznamenána.

Vztah zkonsumované potravy a jejích zbytků v trávicí trubici by asi lépe objasnily potravní pokusy s následným prohlížením obsahů trávicích trubic predátorů. Právě o to jsem se v této práci pokusila u druhu *G. propinqua*, ale zjistit tuto spojitost se nepodařilo, jak je vysvětleno v kapitole 5.5.

5.3 STANOVENÍ SELEKTIVITY POTRAVNÍCH ČÁSTIC

Jacobsův index je jednoduchým nástrojem na hodnocení selektivity predátorů, který je založený na porovnávání poměrů, v jakých byla potrava zkonsumována a v jakých se vyskytovala v potravní nabídce. Na škále -1 až 1 se pohybují hodnoty od naprostého vyhýbání se až po absolutní preferenci (Jacobs 1974). Tato metoda je ve vodním prostředí využívána například k vyhodnocení potravních pokusů, kde je míra konzumace určité kořisti určována pomocí jejího úbytku v pokusných nádržích (např. Gliwicz et al 2013, Yang et al 2013). Index je ale používán i pro data z analýz žaludků různých predátorů, obratlovců i bezobratlých (např. Isacch et Barg 2002, Alcorlo 2004, Chucholl 2013), kde byla k výpočtu indexu použita frekvence predátorů, ve kterých byla kořist nalezena. Aby bylo možné hodnotit variabilitu dat, vypočítala jsem v této práci indexy zvlášť pro jednotlivé predátory.

Pokud je výpočet prováděn pouze pro jednoho jedince, můžou nastat v podstatě dvě varianty výsledků. První je případ, kdy jedinec nekonzumoval nic z nabídnutého, a podíl každé složky v jeho potravě je tedy 0. Index má pak v takové situaci pro všechny položky potravy hodnotu -1. Pokud nastane druhá možnost, že něco z nabídnuté potravy bylo zkonsumováno, dostává se index alespoň u nějaké položky do kladných hodnot. Je tedy nemožné, aby byly u jednoho jedince hodnoty indexů všech položek potravy záporné a přitom jiné než -1. To platí i pro výpočet indexu z podílu jedinců, ve kterých byla potrava nalezena (viz Isacch et Barg 2002, Alcorlo et al 2004). Jestliže je však analyzováno více jedinců a z jejich indexů je vypočten aritmetický průměr, tak tato situace nastat může, jak se ukázalo i na některých výsledcích této práce. Je to způsobeno zaprvé jedinci, ve kterých nebyla žádná živočišná potrava nalezena, a zde v některých případech i malým počtem jedinců, ve kterých byla nalezena více než jedna položka nabízené kořisti.

Vezmeme-li tedy v úvahu všechny zkoumané jedince, jako tomu v této práci je při prvním způsobu výpočtu Jacobsova indexu, může se pak jevit, že se predátoři ve většině případů (tedy vždy kromě *G. propinqua* v Prášilském jezeře 23. 7. 2013) živočišné potravě v podstatě vyhýbali. Charakterem vstupních dat jsou však výsledky poněkud podhodnoceny. Hodnocení na základě nalezených chitinózních zbytků v trávicí trubici nezaručuje, že jsou v datech zachyceni úplně všichni živočichové, kterými se predátor živil. U jedinců, jejichž trávicí trubice obsahovala jen minimum potravy a žádnou potravu živočišnou, navíc není jistota, proč tito predátoři v danou chvíli nežrali nebo zda se živil jen rostlinnou potravou nezanechávající zbytky ve střevech. Proto byl zvolen ještě druhý alternativní výpočet Jacobsova indexu, který zahrnuje pouze jedince, ve kterých byla nějaká živočišná kořist nalezena. Tím se více či méně zvýšily hodnoty indexů u taxonů kořisti, které byly alespoň jednou pozřeny, a kromě predátora *H. saliens* (odběr 23. 7. 2013, Plešné jezero) se vždy alespoň nějaký typ potravy dostal v indexu do kladných hodnot. U výpočtu indexu pouze z jedinců, kteří konzumovali

identifikovatelnou živočišnou potravu, jsou tedy preference predátorů lépe patrné. V této práci jsou uvedeny (a také vzájemně porovnány) výsledky obou způsobů výpočtu indexu, protože je tím možné demonstrovat vliv jedinců, kteří žádnou identifikovatelnou živočišnou potravu nezkonzumovali. Poměrně velký počet takových jedinců v této práci byl i důvodem, proč jsem zvolila jako souhrnný index aritmetický průměr indexů jednotlivých predátorů a nikoliv výpočet použitím podílu jedinců, kteří danou potravu zkonsumovali, což aplikovali například Alcorlo a kol. (2004) a Chucholl (2013). Takový způsob výpočtu totiž jedince, kteří žádnou ze zkoumaných kategorií potravy nezkonzumovali, vůbec nezohledňuje.

Výstupy obou způsobů výpočtů jsou blíže diskutovány u kapitol jednotlivých predátorů.

5.4 POTRAVA PREDÁTORŮ

5.4.1 *GLAENOCORISA PROPINQUA*

Několik autorů provedlo průzkum obsahu trávicích trubic pod mikroskopem u různých jiných klešťanek (viz Sutton 1950, Martin 1969, Bakonyi 1978). Z těchto prací je evidentní jejich omnivorie, která byla v mém výzkumu potvrzena i u *G. propinqua*. Bakonyi (1978) uvádí u různých druhů klešťanek z tůní podíl jedinců, kde byla nalezena živočišná potrava. Ten se pohybuje od 85 % do 100 % podle roční doby. V šumavských jezerech se u *G. propinqua* procento jedinců, kteří se živili i živočišnou potravou, pohybovalo od 30 % do 100 %. Podrobnější pohled na potravní ekologii druhu v této práci ovšem přináší další poznatky o kvalitě a kvantitě potravy i o potravní selektivitě klešťanek.

Stanovování počtu jedinců zkonsumované kořisti není přímočaré, jelikož potrava je klešťankou do určité míry rozmělněna (Sutton 1950) a v trávicích trubicích se nacházejí větší či menší části těl kořisti. Vhodnou metodou k porovnávání množství kořisti je proto stanovení minimálních počtů kořisti, což je obdobný princip jako se používá v paleolimnologii (Frey 1986). Takto získané počty jsou ale velmi pravděpodobně podhodnocené, protože tento způsob hodnocení předpokládá, že daná část těla (např. anténa) se v potravě vyskytovala v počtech, v jakých se nachází na celých živých jedincích kořisti. Při nalezení jednoho posledního článku antény se tedy například předpokládá, že je to jen jeden ze 4 článků celého jedince kořisti. Protože se však někdy pro danou část těla dochová jen jedna část nebo dokonce žádná, nejsou někteří jedinci započítáni (nalezení 4 posledních článků antény pak vede k odhadu, že predátor zkonsumoval jen jednoho jedince kořisti, ačkoli se mohlo jednat o jednoho až čtyři jedince kořisti). Je také možné, že chitinózní struktury určitého taxonu se rozpadají snadněji na příliš malé části než u jiného, což by mohlo vést ke zkreslení poměru mezi taxony navzájem. Na druhou stranu výsledky této metody udávají s jistotou, kolik

jedinců určitě zkonsumováno bylo, a je to tak asi nejúčelnější způsob zpracování tohoto typu dat.

U *G. propinqua* z šumavských jezer je na první pohled nápadný vysoký minimální počet predovaných jedinců čeledi Daphniidae (Cladocera) v Černém jezeře (31. 7. 2010), které jsou na lokalitě prezentovány jediným druhem *Ceriodaphnia quadrangula*. V literatuře je již silná preference perlooček *Ceriodaphnia* u klešťanky popsána, a to u druhu *Cenocorixa bifida* (Reynolds 1975). Potravu v podobě drobných korýšů našel v trávicí trubici jiné litorální klešťanky (*Corixa punctata*) také Martin (1969). Kvantitativní složení potravní nabídky z Černého jezera z července 2010 k dispozici nemáme. Navíc při hodnocení četnosti predátorů, ve kterých se *Ceriodaphnia* jako potrava vyskytla, se ukázal (kvůli malému počtu zkoumaných jedinců) jako významný podíl v potravě i zástupce čeledi Chydoridae, avšak z grafu minimálních počtů zkonsumované kořisti (Graf 2) je očividné, že *G. propinqua* se na perloočku *C. quadrangula* zaměřila téměř výhradně. Z rostlinné potravy sice 33 % jedinců zkonsumovalo *Peridinium*, ale *Dinobryon* ani vláknité řasy nebyly nalezeny, takže se zdá, že hlavní roli hrála opravdu živočišná složka.

Tato data z Černého jezera jsou velmi cenná, protože ukazují, kolik jedinců kořisti může mít najednou *G. propinqua* v trávicí trubici (průměrně 42 jedinců *C. quadrangula*), což je zcela nová informace o tomto druhu, ačkoliv nelze z těchto dat zjistit, proč zkoumaní jedinci druhu *G. propinqua* konzumovali o tolik více živočišné potravy než ti v Prášílském jezeře, kde je také dostupná kořist z čeledi Daphniidae. U jednoho jedince z Černého jezera bylo zjištěno dokonce 71 jedinců *C. quadrangula* v trávicí trubici, a jak bylo již řečeno, toto číslo je navíc pravděpodobně podhodnocené. Je tedy zjevné, že pokud nastanou vhodné podmínky, je tato klešťanka schopná v krátké době zkonsumovat desítky perlooček. Bohužel není úplně jasné, o jak dlouhý časový úsek se jedná a jak rychlý je obrat potravy v trávicí trubici u *G. propinqua* i dalších klešťanek. Různí autoři nechávali podobné predátory (vodní Heteroptera) před potravním pokusem bez potravy 24 hodin a předpokládali, že se jejich střeva za tuto dobu vyprázdní (viz Reynolds 1975, Giller 1980, Murdoch et al 1984). Reynolds a Scudder (1987b) v experimentech na zjišťování složení potravy u zástupců čeledi Corixidae zjistili, že už po 20ti hodinách hladovění obsah trávicí trubice vykazuje negativní serologické testy na potravu. Lze se tedy domnívat, že jeden den je dostatečná doba na průchod potravy trávicí trubici. Pokud je to opravdu tak, vyplývá z toho, že *G. propinqua* je za dobu 24 hodin schopná zkonsumovat i 71 jedinců perloočky *C. quadrangula*.

Druhou nejvyšší hodnotou minimálních počtů (ačkoliv několikanásobně menší než v Černém jezeře) zkonsumované kořisti jsou opět zástupci čeledi Daphniidae v Prášílském jezeře (červenec 2012), kde se jednalo hlavně o druh *Daphnia longispina*, i když *C. quadrangula* nelze vyloučit, jelikož se zde hojně vyskytuje v litorálu (Nedbalová et al 2006). Zde se naskytá i meziroční srovnání s jedinci z července 2013 ze stejné lokality, kde byla konzumace jedinců z čeledi Daphniidae výrazně menší, ale byli i tak podle Jacobsova indexu selektivity

nejpreferovanější kořistí. Od července 2012 do 2013 naopak stoupl o řád počet další zkonsumované perloočky *Polyphemus pediculus*. Tento litorální druh byl v pelagické potravní nabídce zastoupen jen málo, proto i Jacobsův index ukazuje pozitivní preference u obou způsobů výpočtu. Je tedy zřejmé, že *G. propinqua* se nejen pohybuje napříč litorálem i pelagiálem (Wollmann *et al* 2000), ale při přítomnosti preferované kořisti v litorálu se tam za ní asi i cíleně vydává. Z výsledků z Prášílského jezera lze rovněž říci, že při dostatečné nabídce žádané kořisti, jako jsou zástupci čeledi Daphniidae nebo Polyphemidae, si tato klešťanka patrně velmi málo všimá vířníků, a to i v případě, že jsou početně v potravní nabídce ve velké převaze.

V Plešném jezeře dobře dostupné populace kořisti, která byla preferovaná v jezeře Prášílském, chybí, což se projevilo nižším podílem jedinců *G. propinqua*, kteří konzumovali živočišnou potravu. Kromě menší nabídky živočišné potravy však může být vysvětlením i větší nabídka rostlinné potravy, která se zde vyskytuje díky vyšší produktivitě jezera (Nedoma *et al* 2003). Je tedy možné, že tento predátor v případě potřeby úspěšně přežívá i na potravě, která je z velké části rostlinná. V Plešném jezeře sice jedinci *G. propinqua* nekonzumovali *Dinobryon*, ačkoliv se v jezeře stabilně vyskytuje (Nedbalová *et al* 2006), ale 23. 7. 2013 byly ve většině klešťanek nalezeny pozůstatky vláknitých řas. V druhém odběru v říjnu 2010 bylo této potravy zkonsumováno méně, není však jisté, kolik další zkonsumované potravy rostlinného původu nebylo v preparátu dochováno. Důležitou složkou biomasy fytoplanktonu Plešného jezera je například zelená řasa druhu *Monoraphidium dybowskii* (Chlorophyta) (Nedbalová *et al* 2006), která nalezena nebyla. Výsledky minimálních počtů zkonsumované kořisti navíc ukazují, že u žádného typu živočišné potravy v tomto odběru (červenec 2013, Plešné jezero) průměrný počet nedosáhl ani polovinu jedince, což je velmi málo. Nabízí se tu srovnání s poznatky z rozborů trávících trubic, které byly provedeny na litorálních druzích klešťanek. Sutton (1950) ve své práci uvádí, že Corixidae obecně jako zdroj potravy preferují detritus a vláknité řasy. Malé planktonní živočichy konzumují, ale nevyhledávají je, pokud je k dispozici jiný hojný zdroj (Sutton 1950). Tato zobecňující tvrzení pro celou čeleď Corixidae však vychází z experimentů, které nezahrnují právě *G. propinqua*, jejíž zvláštností je pelagický způsob života, který jistě velmi ovlivňuje potravní ekologii druhu. Je sice nejisté, do jaké míry lze znalosti o ostatních klešťankách na druh *G. propinqua* aplikovat (různé druhy klešťanek se mohou v selektivitě značně lišit – Reynolds 1975), ale podle výsledků v této práci lze minimálně říct, že *G. propinqua* dokáže prosperovat i v případě, že její potrava je převážně rostlinná.

Při zaměření se na živočišnou potravu, která byla v jedincích z Plešného jezera z července 2013 nalezena, je nutné mít na paměti, že u poměrně velké části predátorů byly nalezeny jen drobné nerozpoznatelné chitinózní zbytky. Ve výpočtu indexu selektivity z celého souboru dat z tohoto odběru tak byli zařazeni mezi jedince, kteří identifikovatelnou (a tedy pro účely výpočtu žádnou) živočišnou potravu nekonzumovali (hodnota u všech taxonů potravy byla

tedy -1). Proto je v tomto případě relevantní spíš jen index počítaný z jedinců, kde rozpoznatelná kořist nalezena byla. Z něj jsou patrné pozitivní preference pro litorální perloočky čeledi *Chydoridae*. Tím nastává podobná situace jako u velkoočky *P. pediculus* v Prášílském jezeře, kde *G. propinqua* preferovala kořist minimálně zastoupenou v potravní nabídce.

V jedincích z obou odběrů z Plešného jezera tvoří značnou část potravy vířníci (Rotifera). Pozůstatky vířníků našel také Sutton (1950) v jedincích klešťanky *Corixa punctata*. U *G. propinqua* z července 2013, kde jsou k dispozici data o potravní nabídce, ale v Jacobsově indexu nevyšli vířníci jako preferovaná potrava. Je však znát, že byli vyhledáváni více než v Prášílském jezeře, kde byl dostatek „vhodnější“ potravy.

V několika málo případech došlo u *G. propinqua* v obou odběrech z Plešného jezera i k nalezení zbytků jedinců skupiny Copepoda, většinou určených jako pozůstatek *C. abyssorum*. Je známo, že v trávící trubici jiných druhů čeledi Corixidae byla již Copepoda nalezena (Sutton 1950). Dokonce je zjištěno přímo u *G. propinqua*, že je schopná buchanku ulovit (Nyman et al 1985). Na druhé straně je ale zřejmé, že ploštice preferují jako kořist perloočky, jak vyplynulo z potravního pokusu ve Skandinávii, který probíhal přímo v jezeře v prostoru 2,25 m³ ohraničeném jemnou sítí. Po třech dnech byly počty *D. longispina* zredukovány, ale počty buchanky nikoliv (Nyman et al 1985). To potvrzují i zde zjištěné preference potravy zástupců čeledi Daphniidae v Prášílském jezeře a naopak odmítání *C. abyssorum*. Ve výběru potravy jistě záleží i na schopnosti úniku kořisti (Nyman et al 1985), která patrně klešťanky od lovu *C. abyssorum* odrazuje. Data z Plešného jezera zase ukazují, že při nepřítomnosti preferované potravy ke konzumaci buchanky dochází, i když jen v omezené míře, zvláště ve srovnání s jejich velkým podílem v potravní nabídce.

5.4.2 CYCLOPS ABYSSORUM

Podíl živočišné potravy u jedinců z Plešného jezera z odběru v roce 2011 byl vyšší než tomu bylo v roce 2009 a 2013. Důvodem je velmi pravděpodobně to, že jedinci byli odebráni v různých ročních obdobích (říjen, květen a červenec). V průběhu sezóny dochází k výrazným změnám podílů jednotlivých druhů kořisti (zejména v druhově chudších vodách), a bylo již v minulosti ověřeno, že sezonní dynamika populací kořisti je pro buchanky limitujícím faktorem (Brandl 1998).

Ve výsledcích z Plešného jezera (červenec 2013) je u buchanky *C. abyssorum* viditelný nízký podíl živočišné potravy. Víme však, že i rostlinná strava může být pro tento druh dostačující. Již dříve byl zaznamenán úspěch s chovem *C. abyssorum* na potravě typu kultury jednobuněčných organismů, například rodů *Euglena* (Whitehouse et Lewis 1973) a *Ceratium* (Santer 1996).

Přes převažující potravní nabídku vířníků v Prášilském jezeře (říjen 1998) byly hlavní potravou zástupci čeledi Daphniidae. Hodnota Jacobsova indexu počítaná z průměru indexů všech jedinců je však záporná. Na tom je dobře vidět velký vliv jedinců, kteří daný typ potravy nekonzumovali vůbec. Pokud se však nezapočítali jedinci, kteří konzumovali jen rostlinnou (nebo případně neidentifikovatelnou) potravu, vychází absolutní preference perlooček. K odlišným závěrům došel Fryer (1957a), který také prováděl rozbor trávicí trubice tohoto druhu u jedinců z horského jezera. Jako výrazně preferovaná kořist byl uveden *Diaptomus* (Copepoda, Calanoida), který byl nalezen v 56 % jedinců. *Daphnia* a Rotifera byly nalezeny v méně než 8 % jedinců, ačkoliv byly v zooplanktonu poměrně značně zastoupeny (přesná čísla však nejsou uvedena). Společným prvkem výsledků Fryera (1957a) a výsledků z Prášilského jezera (říjen 1998) je však nezáměr o hojná Rotifera, který naopak nesouhlasí s tvrzením Brandla (2005), že Rotifera jsou díky své malé velikosti obecně buchankami preferovány. Výsledky z Plešného jezera (červenec 2013) však ukazují, že pokud se v potravní nabídce vyskytovala jen Copepoda a Rotifera, tak k určité konzumaci vířníků došlo. Vzhledem k velkému podílu *C. abyssorum*, kteří žádnou živočišnou potravu nekonzumovali, se u výpočtu bez těchto jedinců v indexu objevují hodnoty značící preferenci. Jak je patrné, že *C. abyssorum* je velmi schopný změnit složení potravy a přizpůsobit se v tomto ohledu novým podmínkám, což je pravděpodobně součástí jeho úspěšné strategie.

Srovnání potravy *C. abyssorum* v Prášilském a Plešném jezeře v různých datech odběru nám přináší další poznatky o kanibalismu u tohoto druhu. Výsledky podporují zjištění, že konzumace mladších stádií vlastního druhu probíhá jen minimálně nebo vůbec, pokud je přítomna jiná preferovaná potrava (Bosh et Santer 1993). V Prášilském jezeře v říjnovém odběru (1998) nebyl v predátorech nalezen ani jeden pozůstatek, který by indikoval Copepoda. Buchanky zde totiž měly v té době stále k dispozici dostatečný zdroj vhodné živočišné potravy v podobě perlooček Daphniidae, který téměř polovina z nich evidentně využila. V Plešném jezeře taková kořist dostupná není, takže tu ke kanibalismu v určitých částech roku dochází. Nejvýrazněji to bylo zřetelné právě v říjnovém odběru 2011, kde byly nalezeny v 79 % jedinců části nauplií a malých kopepoditů, často v hojném počtu. Vypovídá to o fungování principu, že nevýhoda eliminace jedinců ve vlastní populaci buchanek je kompenzována výhodou v období limitace potravy, kdy v extrémním případě konzumace vlastních mladších vývojových stádií může i podmiňovat přežití populace jako takové (Brandl 1998).

Protože v Plešném jezeře žije ještě další zástupce skupiny Copepoda, je nutné uvažovat, jestli se zde jedná opravdu o kanibalismus vlastních nedospělců a nemohou-li to být nauplia *H. saliens*, čímž by docházelo pouze k interspecifické predaci. To však lze vyloučit díky synchronnímu vývoji jedinců v populaci *H. saliens* (Larsson 1987). Na konci vegetačního období se totiž v Plešném jezeře nacházejí jen dospělci a největší kopepoditi, takže výskyt

jejich nauplií je nepravděpodobný, na rozdíl od asynchronně se vyvíjejícího *C. abyssorum* (Larsson 1987). Lze tedy předpokládat, že se o kanibalismus opravdu jednalo.

Kvůli absenci dat ze zimních období z těchto jezer nemáme přímé důkazy o tom, jak pod ledem planktonní společenstvo funguje, z podzimních a jarních odběrů je však možné mnohé vyvodit. V tomto případě nejpozději provedený odběr v sezoně na přelomu října a listopadu v Plešném jezeře napovídá, že predace vlastních nauplií, která jsou herbivorní, může být způsobem, jak vyřešit problém výživy v zimních měsících, přesně jak to popisuje „Life-boat mechanism“ (Bosh *et al* 1988). Tomu by odpovídala i absence zbytků jedinců vlastního druhu v potravě v letním odběru (červenec 2013). Je však zajímavé, že zde tento mechanismus funguje, i když tu ani přes léto není příliš hojně dostupná snadná živočišná kořist. Buchanky zde sice místo toho konzumovaly vířníky, ale spíše v malé míře. Nauplií, která v nabídce byla (32 % z Copepoda) si nevšimaly. Je tak možné, že v této situaci bylo pro populaci výhodnější žít se rostlinou potravou než vlastními nauplii. To odpovídá zjištění, že v tomto datu buchanky *C. abyssorum* konzumovaly vláknité řasy nejvíce ze všech odběrů, i když na druhou stranu tato potrava byla nalezena v necelé polovině buchaneček. Je možné, že vláknité řasy jsou pro tyto buchanky vhodnější potravou než *Peridinium*, protože *Peridinium* bylo hojně nalézáno v jedincích z říjnového odběru 2011, kde se velká většina jedinců rozhodla i pro konzumaci vlastních nauplií.

Data ze třech ročních období v Plešném jezeře, která máme k dispozici, sice zahrnují odběry z různých let, ale i tak si lze udělat hrubou představu o dynamice intraspecifické predace *C. abyssorum* během roku. Zatímco v jedincích z října 2011 se vyskytovala nauplia ve více než třech čtvrtinách predátorů *C. abyssorum*, v jarním odběru (květen 2009) byly nacházeny pozůstatky identifikované jako Copepoda méně častěji (ve 36 % predátorů), avšak jednalo se o zbytky kopepoditových stádií (zde podle nalezených objektů jednoznačně druhu *C. abyssorum*), tedy kořist již o něco větší. Můžeme se tak domnívat, že potravní nabídka (ve smyslu nabídky instarů buchaneček) se mezi odběry lišila. To se dá předpokládat i podle měnicího se zastoupení jedinců různých vývojových stádií *C. abyssorum* během sezony, které popsal Smyly (1973). Výsledky z roku 2009 tedy svědčí o tom, že ještě v květnu hrál kanibalismus ve výživě *C. abyssorum* stále značnou roli. V červenci (2012 a 2013) jsem ale zbytky klanonožců v *C. abyssorum* nenacházela, patrně kvůli dostatku jiné potravy.

Smyly (1973) zjistil také podstatné rozdíly v načasování vývoje buchaneček mezi jezery. To se projevilo i v mém výzkumu, kde v červenci 2013 bylo v Plešném jezeře již velké množství dospělců *C. abyssorum*, zatímco v Prášilském jezeře se tou dobou vyskytovali hlavně páti kopepoditi a dospělci byli ojedinelí.

Pokud shrneme tyto poznatky, je možné říci, že kanibalismus, který je využíván během roku s různou intenzitou, je důležitým znakem potravní ekologie *C. abyssorum* v Plešném jezeře, ačkoliv vysvětlením změn míry kanibalismu v různých ročních obdobích zde nemůže být

sezonní výskyt preferované živočišné kořisti jako je například *Daphnia*, jak tomu bylo experimentu Boshe (1993). Patrně zde ale roli alternativní kořisti hrají jiné organizmy, možná se jedná i o vhodnou rostlinnou potravu, na které je *C. abyssorum* schopen přežít (Whitehouse et Lewis 1973). V Prášilském jezeře preferovaná kořist (Daphniidae) existuje a kanibalismus se zde neprojevil. Pokud zde nějakým způsobem probíhá, tak jen v období, které nebylo termíny tohoto výzkumu pokryto, což je hlavně zima a jaro.

Polyphemus pediculus, který v odebrané potravní nabídce v Plešném jezeře vůbec nefiguroval, se objevil ve 4 % zkoumaných jedincích *C. abyssorum* v červenci 2013. Pro potravu, která není v potravní nabídce nalezena, nelze Jacobsův index vypočítat. Pozitivní preference pro takovou kořist jsou však zřejmé, protože se evidentně v jezeře vyskytovala. Její populace ale může být velmi malá, nebo vyskytující se zcela mimo pelagiál, což mohlo obojí u litorálního druhu *P. pediculus* v Plešném jezeře nastat. Preference *P. pediculus* u jiné buchanky *Acanthocyclops vernalis* (Copepoda) uvádí i Monakov (1959) při potravním experimentu. V něm (podle úbytku kořisti v pokusné nádobě) *A. vernalis* konzumoval *P. pediculus* dokonce více než perloočku *Daphnia longispina* (Monakov 1959).

Samotná problematika výskytu *P. pediculus* v Plešném jezeře bude diskutována v kapitole 5.6.

5.4.3 HETEROCOPE SALIENS

Rozdíly mezi výsledky obou způsobů výpočtu indexů z července 2013 odpovídají tomu, že více než třetina jedinců *Heterocope saliens* nezkonzumovala živočišnou potravu a znatelný podíl jedinců navíc obsahoval jen neidentifikovatelné chitinózní zbytky, což drželo hodnoty indexu počítaného ze všech jedinců poměrně nízko. Z druhého typu výpočtu je však patrné, že ti jedinci *H. saliens*, u kterých byla potrava rozpoznána, konzumovali Copepoda v podobném poměru, v jakém se vyskytovala v potravní nabídce. Nalezené zbytky Copepoda byly identifikovány jako kopepoditová stádia buchaneček. Vyplývá z toho, že juvenilní stadia predátora *C. abyssorum* jsou v Plešném jezeře zároveň i v roli kořisti *H. saliens* a, jak bylo popsáno výše, i dospělců vlastního druhu. Nauplia uvádí jako jednu z hlavních složek potravy *H. saliens* i Larsson (1978). V jedincích z července 2013 v Plešném jezeře byl *C. abyssorum* společně s Chydoridae nejzastoupenější potravou.

V jedincích ze srpna 2012 tvořila Copepoda (nauplia a kopepoditová stádia *C. abyssorum*) dokonce 71 % identifikovatelné potravy, ačkoliv Chydoridae tvořili také významnou část. Velkým rozdílem je oproti tomu složení potravy ze září 2004, kde byla živočišná potrava tvořená pouze taxony Chydoridae a Rotifera, které byly podobně zastoupené. O tom, že Rotifera jsou běžnou součástí potravy tohoto predátora, se zmiňují někteří autoři. Intenzivní predace vířníků (konkrétně *Asplanchna priodonta*) predátorem *H. saliens* se údajně odehrává

v norských jezerech (*Wærvågen et Nilssen 2003*). Také Larsson (*1978*), který zkoumal obsah trávicí trubice *H. saliens*, vyhodnotil vířníky jako obvyklou potravu tohoto druhu.

Výrazně rozdílné složení potravy *H. saliens* v roce 2004 a v pozdějších odběrech z Plešného jezera (především přítomnost/nepřítomnost zástupců skupiny Copepoda), má jasné vysvětlení, a to že se *C. abyssorum* v tuto chvíli v Plešném jezeře vůbec nevyskytoval. K jeho reintrodukci došlo až vzápětí (*Kouhout et Fott 2006*). Odběr z roku 2004 a pozdější doby tedy přináší u *H. saliens* zajímavé srovnání využití potravní nabídky bez druhu *C. abyssorum* a s ním. Po reintrodukci klesl podíl vířníků i zástupců čeledi Chydoridae v pozdějších odběrech v potravě *H. saliens*, protože buchanky z nově ustanovené populace byly evidentně ochotně zahrnuty do jídelníčku místo nich. Dalším důvodem tohoto poklesu vířníků v potravě bylo pravděpodobně drastické snížení jejich abundance v jezeře, ke kterému po reintrodukci buchanky došlo (*Křenová 2009*). U zbylých populací vířníků mohlo navíc pod zvýšeným predčním tlakem dojít k vytvoření obranných mechanismů, které znesnadňovaly jejich ulovení a konzumaci (*Brandl 2005*). Podle výsledků Jacobsova indexu (počítaného z jedinců, kteří konzumovali identifikovatelnou živočišnou potravu) však lze usuzovat, že *C. abyssorum* je preferovanější potravou i bez ohledu na jeho větší zastoupení v zooplanktonu v porovnání s vířníky.

Jak již bylo řečeno, i zástupci čeledi Chydoridae relativně poklesli v potravě *H. saliens* v odběrech z let 2012 a 2013 v porovnání s 2004. Pokud ale vezmeme v úvahu jejich mizivé zastoupení v potravní nabídce v pelagiálu, je i zde patrné, že tuto kořist někteří jedinci *H. saliens* vyhledávali v litorálu, stejně jako to dělaly klešťanky *G. propinqua* ze stejného jezera a data. Díky velkému počtu jedinců, kteří konzumovali pouze jinou potravu, však v obou indexech vychází pro Chydoridae záporné preference. To, že Chydoridae patří v Plešném jezeře do potravy *H. saliens*, se zmiňují také Kohout a Fott (*2006*).

Většina jedinců *H. saliens* sice ve všech odběrech konzumovala živočišnou potravu, ale zároveň ve více než 70 % jedinců byly vždy nalezeny vláknité řasy a v roce 2012 a 2013 i *Peridinium*. Z toho lze usoudit, že rostlinná strava a zvláště vláknité řasy jsou významnou složkou potravy tohoto predátora, jak potvrzuje i Larsson (*1978*), který jako nejčastější potravu *H. saliens* určil již zmíněná nauplia a Rotifera, rozsivky a právě i vláknité řasy.

5.5 POTRAVNÍ POKUS

V nádobách s predátorem (5D1G) přežilo signifikantně méně perlooček než v kontrolní variantě (5D) (Zkratky variant jsou uvedeny v kapitole 3.6). Je potřeba upozornit, že konstatováním tohoto typu obvykle končily podobné potravní pokusy, které se zakládaly na předpokladu, že kořist, která ubyla, nebo bylo pozorováno její usmrcení, byla také

zkonsumována (např. Dobiáš 2012, Reynolds et Scudder 1987a). Nyman a kolektiv (1985) dokonce pozorovali lapení jedinců rodů *Cyclops* a *Daphnia* v laboratorních podmínkách přímo klešťankou *G. propinqua*. Po mé analýze obsahu trávicí trubice klešťanek po ukončení experimentu však vyvstává otázka, zda toto obecně opravdu platí. Z absence jakýchkoliv živočišných pozůstatků (které jsou ale přítomny v klešťankách v jezerech) lze usuzovat na dvě možnosti. Buď v tomto experimentu predátoři na perloočky pouze útočili a usmrcovali je, ale vůbec je nekonzumovali, nebo klešťanky kořist zkonsumovaly krátce po zahájení experimentu a stihly ji před ukončením pokusu i zcela vyloučit. Protože však ve třech opakováních z pěti zbyly na konci experimentu 1-2 živé perloočky, není pravděpodobné, že by byli všichni ostatní jedinci kořisti zkonsumováni brzy po začátku experimentu. Jedná se tedy patrně o první možnost.

Lze namítnout, že vytvořené podmínky v experimentu se jen velmi vzdáleně podobaly těm přirozeným, kde zvířata původně žila, a ta asi kvůli stresové situaci přestala přijímat potravu. Tomu by napovídalo i nepřirozené chování pozorovaných jedinců (kapitola 4.3). Díky osobní konzultaci jsem se však dozvěděla, že i při přesnějším napodobení přírodních podmínek (větší nádrž umístěná venku apod.) klešťanky hynou v rozmezí dnů až týdnů (*Papáček pers. com.*). Vysvětlení může být ve velké vagilitě tohoto druhu, který obývá nádrže s větším objemem vody, kde přirozeně využívá velkou část vodního sloupce (*Henrikson et Oscarson 1985*).

V dostupné literatuře jsem našla jen jeden záznam o laboratorním experimentu s druhem *G. propinqua*, a to v objemu vody 325 l. Byla však sledována jen pohybová aktivita jedinců (*Henrikson et Oscarson 1985*). Nyman a kol. (1985) provedli potravní pokus přímo v jezeře, kde jemnou sítí ohraničili sloupec vody od hladiny ke dnu o průměru 0,9 m. Po třech dnech zjistili značné změny ve složení zooplanktonu, který byl patrně klešťankami konzumován (*Nyman et al 1985*). Ačkoliv rozbor trávicí trubice nebyl po pokusu proveden, je pravděpodobné, že v takto přirozených podmínkách *G. propinqua* bez problémů potravu přijímá.

Klešťanky rodu *Cenocorixa*, které se v pelagiálu nepohybují, byly ve srovnání s tím úspěšně chovány v laboratorních chovech a krmeny mraženými žábřonožkami (*Artemia*) (*Jansson et Scudder 1972*). Blíže nespecifikovaní jedinci z čeledi Corixidae dokonce konzumovali nabídnutou potravu i na Petriho misce (*Hungerford 1917*). Je z toho zřejmé, že u litorálních druhů se potravní experimenty realizují mnohem lépe.

Zdá se tedy, že chov pelagických klešťanek druhu *G. propinqua* v zajetí je přinejmenším nesnadný a tím je i nesnadné zjištění vztahu počtu reálně zkonsumované kořisti k množství jejích zbytků v trávicí trubici.

5.6 NÁLEZ DRUHU *POLYPHEMUS PEDICULUS* V PLEŠNÉM JEZEŘE

U dravé buchanky druhu *C. abyssorum* z Plešného jezera v roce 2013 byl učiněn pozoruhodný nález: ve dvou jedincích byly zjištěny končetiny a anténa dravé litorální perloočky druhu *Polyphemus pediculus* (velkoočka slatinná). Je to objev zajímavý proto, že v posledních systematických průzkumech litorálu jezera nebyl tento druh evidován (Vrba et al 2003a). A co více, nebyl zaznamenán ani při paleolimnologickém výzkumu (Pražáková et al 2006), což indikuje, že se žádná významná populace *P. pediculus* neobjevila v celé historii Plešného jezera. Jedná se tedy o první, ačkoliv poněkud nepřímý nález velkoočky na lokalitě. Determinace zbytků *P. pediculus* (viz Příloha, Foto 8 a Foto 9) je přitom nezpochybnitelná i díky konzultování s odborníky na zooplankton.

Ačkoliv to není předmětem této práce, dovoluji si sem (vzhledem k pozoruhodnosti tohoto zjištění) zahrnout diskuzi o možnostech, jak se druh v jezeře objevil. Vysvětlení se naskytuje několik. Buchanky mohly pocházet z jiné lokality (například z Prášilského jezera, kde se populace *P. pediculus* stabilně vyskytuje (Nedbalová et al 2006) a kde byl prováděn odběr předchozí den) a do vzorku se tak mohly dostat z nedostatečně očištěné planktonní sítě. To však není pravděpodobné, protože tyto dva jedinci *C. abyssorum* nejevili žádné známky poškození, které doprovází vysychání nebo delší setrvání mrtvých planktonních korýšů na přenášených sítích (*pers. obs.*). Další obsah jejich trávicí trubice také odpovídal typem potravy ostatním jedincům z Plešného jezera a nikoliv těm z jezera Prášilského (v Prášilském jezeře se v tu dobu navíc na rozdíl od Plešného jezera vyskytovalo jen málo dospělých *C. abyssorum* a kde ze všech 47 zkoumaných buchank zbytky velkoočky *P. pediculus* obsahoval pouze jeden. Tato data nejsou uvedena ve výsledcích, protože se jedná o kopepodity 5. stádia a nikoliv dospělé).

Nevyjasněné tedy zůstává, kdy a jak se *Polyphemus* do Plešného jezera dostal a jaká je zde jeho aktuální populace. Je tu samozřejmě možnost jeho přirozeného rozšíření z jiné lokality. Ačkoliv v minulosti byl na našem území pravděpodobně dost hojný (Potužák et Šorf 2011), ucelené informace o jeho současném rozšíření u nás chybí (Holec et Tauber 2007). Jak uvádí Packard (2001), přehlédnutí této perloočky při běžných průzkumech zooplanktonu jezer není asi nic neobvyklého, zejména proto, že se vyskytuje v litorálu jezer, takže jeho přítomnost velmi snadno unikne pozornosti.

I když na Lipensku nebyl při relativně nedávném zběžném průzkumu perlooček zaregistrován (Potužák et Šorf 2011), z Šumavy je aktuálně znám z jezera Prášilského, Laka a dvou dalších na německé straně (Vrba et al 2003a). Je tedy sice možné šíření z těchto populací, ale všechny jsou od Plešného jezera prostorově dost vzdálené. V úvahu přichází zoonózní přenos na ptácích, především kachnách divokých, které se v letních měsících na Plešném i Prášilském jezeře běžně vyskytují i hnízdí (*pers. obs.*), a je známo, že vodní ptactvo funguje

jako efektivní přenašeč vodních bezobratlých (*Charalambidou et Santamaría 2005*). Další a asi nejpravděpodobnější alternativou je však neplánované antropogenní zanesení *P. pediculus* z Prášilského jezera v roce 2004 při pokusu o reintrodukcii druhů *C. abyssorum* a *D. longispina* do Plešného jezera (viz *Kohout et Fott 2006*). Jak již bylo uvedeno výše, od té doby – tedy více jak 10 let – nebylo druhové složení v tamějším litorálu podrobněji zkoumáno. Jeho nepřítomnost v jediném litorálním vzorku odebraném 9. 10. 2014 (ve výsledcích neuvedeném) může pouze naznačovat, že jeho výskyt v jezeře asi není nijak masový. Ukazuje se tedy, že analýza trávicí trubice může být v případě selektivity predátorů užitečným pomocníkem při zaznamenávání druhů, které při zběžném vzorkování unikly naší pozornosti.

Z hlediska biologického zotavování Plešného jezera z acidifikace obohacení o velkoočku jistě není krokem k původnímu společenstvu. To ale není nic zvláštního, protože společenstvo zotavujících se acidifikovaných jezer obecně většinou směřuje ke společenstvu jinému, často dost odlišnému než bylo to před okyselením (*Keller et Yan 1998*). *P. pediculus*, který je však poměrně acidotolerantní (*Vandysh 2002*), mohl být během své dřívější absence limitován nedostatečnou schopností disperze, nebo případně dalšími faktory, jako je vysoká koncentrace hliníku (*Vrba et al 2006*) nebo nevhodná potrava. Ačkoli se nejedná o druh pro jezero původní, lze ho považovat za určitý prvek zotavení, neboť svojí rolí predátora a zároveň kořisti obohacuje zkrácený potravní řetězec typický pro jezera postižená acidifikací (*Wollmann 2000*).

6 ZÁVĚR

Ačkoliv použitá metoda rozpouštění měkkých organických struktur v KOH nebo kyselině mléčné má své nevýhody, lze díky ní nalézt i drobné chitinózní zbytky v potravě bezobratlých predátorů a díky tomu do určité míry kvantifikovat živočišnou potravu.

U všech predátorů byla zjištěna aspoň v minimální míře konzumace všech zkoumaných taxonů živočišné potravy s výjimkou predátora *C. abyssorum*, u kterého jsem neprokázala konzumaci jedinců čeledi Chydoridae.

Ve třech zkoumaných jezerech patří k preferované a využívané kořisti klešťanek *G. propinqua* zástupci čeledi Daphniidae, pokud jsou v potravní nabídce dostupní. Predátor dokáže zkonzumovat značné počty této kořisti, v Černém jezeře byly u jednoho jedince dokonce nalezeny pozůstatky minimálně 71 jedinců druhu *Ceriodaphnia quadrangula*. V jezerech, kde byli zástupci čeledi Daphniidae jako kořist dostupní, byl zároveň velký podíl klešťanek, které konzumovaly živočišnou potravu. Dále se projevila preference pro perloočky *P. pediculus* v Prášílském jezeře a Chydoridae v Plešném jezeře, která indikuje význam litorálu pro získávání potravy predátora *G. propinqua*. Pokud je však nabídka preferované kořisti malá, živí se tento predátor převážně potravou rostlinnou a nepreferovanou kořist (Copepoda) konzumuje jen v malé míře.

V Prášílském jezeře buchanka *C. abyssorum* nejvíce konzumovala (stejně jako *G. propinqua*) zástupce čeledi Daphniidae. Pozitivní nebo negativní preference této kořisti však v tomto případě záleží na způsobu výpočtu Jacobsova indexu: pokud byli do výpočtu zahrnuti jen jedinci, kteří prokazatelně konzumovali i živočišnou potravu, byla preference 100% pozitivní. V Plešném jezeře byla zaznamenána různá míra kanibalismu, který patrně pomáhá k udržení populace v určitých částech roku.

Před reintrodukcí *C. abyssorum* do Plešného jezera byly hlavními složkami živočišné potravy predátora *H. saliens* zástupci čeledi Chydoridae a vířníci (Rotifera). Po ustanovení populace buhanek se stala nejčastějším taxonem v potravě Copepoda. Ačkoliv Jacobsův index na pozitivní preferenci zástupců Copepoda v potravě neukazuje, hodnota indexu je oproti čeledi Chydoridae a kmenu Rotifera vyšší.

Potravní pokus s predátorem *G. propinqua* ukázal, že tato klešťanka je pro laboratorní chov nevhodná, pravděpodobně proto, že je v přirozeném prostředí výrazně vagilní a využívá celý prostor vodní nádrže, který nelze v laboratorních podmínkách napodobit.

Zajímavým výsledkem této práce je nepřímý důkaz o existenci populace perloočky *Polyphemus pediculus* v Plešném jezeře. Tento druh dosud nebyl na lokalitě evidován a byl sem s největší pravděpodobností neúmyslně zanesen z Prášílského jezera během reintrodukce *C. abyssorum* v roce 2004.

7 SEZNAM POUŽITÉ LITERATURY

- Alcorlo, P., Geiger, W., & Otero, M. (2004). Feeding Preferences and Food Selection of the Red Swamp Crayfish, *Procambarus clarkii*, in Habitats Differing in Food Item Diversity. *Crustaceana*, 77(4), 435–453.
- Bakonyi, G. (1978). Contribution to the knowledge of the feeding habits of some water boatmen: *Sigara* spp. (Heteroptera: Corixidae). *Folia Entomologica Hungarica*, 31(2), 19–24.
- Bonnet, D., Titelman, J., & Harris, R. (2004). Calanus the cannibal. *Journal of Plankton Research*, 26(8), 937–948.
- Borovec, J. (2000). Chemical composition and phosphorus fractionation of sediments in the Bohemian Forest lakes. *Silva Gabreta*, 4, 179–184.
- Bosch, F. Van Den, Ross, A. M. de, & Gabriel, W. (1988). Cannibalism as a life boat mechanism. *Journal of Mathematical Biology*, 26, 619–633.
- Bosch, F. Van Den, & Santer, B. (1993). Cannibalism in *Cyclops abyssorum*. *Oikos*, 67(1), 19–28.
- Brandl, Z. (1998). Feeding strategies of planktonic cyclopoids in lacustrine ecosystems. *Journal of Marine Systems*, 15, 87–95.
- Brandl, Z. (2005). Freshwater copepods and rotifers: predators and their prey. *Sciences-New York*, 475–489.
- Brandl, Z., & Fernando, C. (1975). Food consumption and utilization in two freshwater cyclopoid copepods (*Mesocyclops edax* and *Cyclops vicinus*). *Internationale Revue Der Gesamten Hydrobiologie Und Hydrographie*, 60(4), 471–494.
- Brandl, Z., & Lavická, M. (2002). Morphological differentiation of some populations of the genus *Cyclops* (Copepoda: Cyclopoida) from Bohemia (Czech Republic). *Acta Societatis Zoologicae Bohemicae*, 66, 161–168.
- Carlisle, D. M., & Hawkins, C. P. (1969). Relationships between Invertebrate Assemblage Structure, 2 Trout Species, and Habitat Structure in Utah Mountain Lakes. *Journal of the North American Benthological Society*, 17(3), 286–300.
- Cowles, J., & Strickler, J. R. (1983). Characterization of feeding activity patterns copepod *Centropages typicus* Kroyer under in the planktonic various food conditions. *Limnology and Oceanography*, 28(1), 106–115.
- Dangles, O., & Laudon, H. (2004). Naturally acid freshwater ecosystems are diverse and functional: evidence from boreal streams. *Oikos*, 104, 149–155.
- Dobiáš, J. (2012). *Faktory ovlivňující druhové složení vážek v nově vzniklých tůňích a efekt bezobratlých predátorů na zooplankton v tůňích* (p. 97). Diplomová práce. Univerzita Karlova v Praze.

- Evans, C. D., Cullen, J. M., Alewell, C., Kopáček, J., Marchetto, A., Moldan, F., ... Wright, R. (2001). Recovery from acidification in European surface waters. *Hydrobiologia*, 5(3), 283–297.
- Farkač, J., Král, D., & Škorpík, M. (2005). *Červený seznam ohrožených druhů České republiky, Bezobratlí* (p. 760). Praha: Agentura ochrany přírody a krajiny ČR.
- Frey, D. G. (1986). Cladocera analysis. In B. E. Berglund (Ed.), *Handbook of Holocene Palaeoecology and Palaeoecology* (pp. 667–692). Chichester: John Wiley & Sons.
- Frič, A. (1873). Über weitere Untersuchungen der Böhmerwaldseen. *Sitzungsberichte Der Königl. Böhmischen Gesellschaft Der Wissenschaften in Prag*, 3, 103–109.
- Frič, A., & Vávra, V. (1898). Výzkumy zvířeny ve vodách českých, III. Výzkum dvou jezer šumavských, Černého a Čertova jezera. *Archiv pro Přírodovědný Výzkum Čech*, 10(3), 1–68.
- Fryer, G. (1957a). The feeding mechanism of some freshwater Cyclopoid Copepods. *Journal of Zoology*, 129(1), 1–25.
- Fryer, G. (1957b). The food of some freshwater cyclopoid copepods and its ecological significance. *Journal of Animal Ecology*, 26(2), 263–286.
- Gabriel, W. (1985). Overcoming food limitation by cannibalism: A model study on cyclopoids. *Archiv Für Hydrobiologie–Beiheft Ergebnisse Der Limnologie*, 21, 373–381.
- Giller, P. S. (1980). The control of handling time and its effects on the foraging strategy of a Heteropteran. *Journal of Animal Ecology*, 49(3), 699–712.
- Gliwicz, Z. M., Maszczyk, P., Jablonski, J., & Wrzosek, D. (2013). Patch exploitation by planktivorous fish and the concept of aggregation as an antipredation defense in zooplankton. *Limnology and Oceanography*, 58(5), 1621–1639.
- Hejzar, J., Kopáček, J., Vrba, J., Čížková, R., Komárková, J., & Šimek, K. (1998). Limnological study of Plešné Lake in 1994–1995. *Silva Garbeta*, 2, 155–174.
- Henrikson, L., & Oscarson, H. (1978a). A quantitative sampler for air-breathing aquatic insects. *Freshwater Biology*, 8, 73–77.
- Henrikson, L., & Oscarson, H. G. (1978b). Fish predation limiting abundance and distribution of *Glaenocorisca p. propinqua*. *Oikos*, 31(1), 102–105.
- Henrikson, L., & Oscarson, H. G. (1985). Waterbugs (Corixidae, Hemiptera-Heteroptera) in acidified lakes: Habitat selection and adaptations. *Ecological Bulletins*, 37, 232–238.
- Holec, M., & Tauber, P. (2007). Výskyt perloočky *Polyphemus pediculus* (L.) Müller (Crustacea: Branchiopoda) z okolí Ústí nad Labem. *Fauna Bohemiae Septentrionalis*, 32, 111–113.
- Holt, C., & Yan, N. D. (2003). Recovery of Crustacean Zooplankton Communities from Acidification in Killarney Park, Ontario, 1971 – 2000: pH 6 As a Recovery Goal. *Ambio*, 32(3), 203–207.

- Hopp, U., Maier, G., & Bleher, R. (1997). Reproduction and adult longevity of five species of planktonic cyclopoid copepods reared on different diets: a comparative study. *Freshwater Biology*, 38, 289–300.
- Hořická, Z., Stuchlík, E., Hudec, I., Černý, M., & Fott, J. (2006). Acidification and the structure of crustacean zooplankton in mountain lakes: The Tatra Mountains (Slovakia, Poland). *Biologia*, 61(18), 121–134.
- Hungerford, H. (1917). Food habits of corixids. *Journal of the New York Entomological Society*, 25(1), 1–5.
- Charalambidou, I., & Santamaría, L. (2005). Field evidence for the potential of waterbird as disperser of aquatic organisms. *Wetlands*, 25(2), 252–258.
- Chucholl, C. (2013). Feeding ecology and ecological impact of an alien “warm-water” omnivore in cold lakes. *Limnologica - Ecology and Management of Inland Waters*, 43(4), 219–229.
- Isacch, J. P., & Barg, M. (2002). Are bufonid toads specialized ant-feeders? A case test from the Argentinian ooding pampa. *Journal of Natural History*, 36, 2005–2012.
- Jacobs, J. (1974). Quantitative Measurement of Food Selection: A Modification of the Forage Ratio and Ivlev 's Electivity Index. *Oecologia*, 14(4), 413–417.
- Jansson, A. (1986). The Corixidae (Heteroptera) of Europe and some adjacent regions. *Acta Entomologica Fennica*, 47, 1–94.
- Jansson, A., & Scudder, G. (1972). Corixidae (Hemiptera) as predators: rearing on frozen brine shrimp. *Entomol Soc Brit Columbia J*, 69, 44–45.
- Jersabek, C. D., Brancelj, A., Stoch, F., & Schabetsberger, R. (2001). Distribution and ecology of copepods in mountainous regions of the Eastern Alps. *Hydrobiologia*, 453/454, 309–324.
- Keller, W., & Yan, N. D. (1998). Biological recovery from lake acidification: zooplankton communities as a model of patterns and processes. *Restoration Ecology*, 6(4), 364–375.
- Koehl, M., & Strickler, J. (1981). Copepod feeding currents: food capture at low Reynolds number. *Limnology and Oceanography*, 26(6), 1062–1073.
- Kohout, L. (2001). *Zooplankton šumavských jezer*. Diplomová práce. Univerzita Karlova v Praze.
- Kohout, L., & Fott, J. (2000). Diel Vertical Migration of *Daphnia longispina* (Cladocera) in an acid , fishless lake. *Silva Gabreta*, 4, 233–244.
- Kohout, L., & Fott, J. (2006). Restoration of zooplankton in a small acidified mountain lake (Plešné Lake, Bohemian Forest) by reintroduction of key species. *Biologia, Bratislava*, 61(20), 477–483.
- Kopáček, J., Hejzlar, J., Kana, J., & Porcal, P. (2001). Element budgets in three Bohemian Forest lakes and their watersheds in the 2000 hydrological year: Plesné Lake. *Silva Gabreta*, 6, 73–86.

- Křenová, R. (2009). *Vliv reintrodukce druhu Cyclops abyssorum (Crustacea: Copepoda) na zooplankton Plešného jezera* (p. 53). Univerzita Karlova v Praze.
- Kubečka, J., Frouzová, J., Cech, M., Peterka, J., Ketelaars, H. A. M., Wagenwoort, A. J., & Papáček, M. (2000). Hydroacoustic assessment of pelagic stages of freshwater insects. *Aquatic Living Resources*, 13, 361–366.
- Larsson, P. (1978). The life cycle dynamics and production of zooplankton in Ovre Heimdalsvatn. *Holarctic Ecology*, 1(2/3), 162–218.
- Luecke, C., & O'Brien, W. (1983). The effect of Heterocope predation on zooplankton communities in arctic ponds. *Limnology and Oceanography*, 28(2), 367–377.
- Macan, T. T. (1957). A contribution to the study of the ecology of Corixidae (Hemipt.). *Journal of Animal Ecology*, 23(1), 115–141.
- Martin, N. A. (1969). *The food, feeding mechanism and ecology of the Corixidae (Hemiptera-Heteroptera), with special reference to Leicestershire*. Disertační práce. University of Leicester.
- McNaught, A. S., W, S. D., Parker, B. R., Paul, A. J., Anderson, R. S., Donald, D. B., & Agbeti, M. (1999). Restoration of the food web of an alpine lake following fish stocking. *Limnology and Oceanography*, 44(1), 127–136.
- Monakov, A. (1958). The predatory feeding of Acanthocyclops viridis (Jur.) Copepoda, Cyclopoida). *Trudy Instituta Biologii Vodokhranil*, 2(5), 117–127.
- Murdoch, W. W., Scott, M. A., & Ebsworth, P. (1984). Effects of the general predator, Notonecta (Hemiptera) upon a freshwater community. *Journal of Animal Ecology*, 53(3), 791–808.
- Nedbalová, L., Vrba, J., Fott, J., Kohout, L., Kopáček, J., Macek, M., & Soldán, T. (2006). Biological recovery of the Bohemian Forest lakes from acidification. *Biologia*, 61(20), 453–465.
- Nedbalová, L., & Vrtiška, O. (2000). Distribution of phytoplankton of Bohemian Forest lakes. *Silva Gabreta*, 4, 213–222.
- Nedoma, J., Straškrabová, V., Znachor, P., & Vrba, J. (2003). Primary and bacterial production in three acidified lakes in the Bohemian Forest. *Silva Gabreta*, 9, 53–70.
- Nilssen, J. P., & Wærvågen, S. B. (2003). Ecological distribution of pelagic copepods and species relationship to acidification, liming and natural recovery in a boreal area. *Journal of Limnology*, 62(1), 97–114.
- Nyman, H. G., Oscarson, H. G., & Stenson, J. A. E. (1985). Impact of invertebrate predators on the zooplankton composition in acid forest lakes. *Oikos*, (37), 239–243.
- Olsson, H., & Pettersson, A. (1993). Oligotrophication of Acidified -A Review of Hypothesis. *Ambio*, 22(5), 312–317.
- Oscarson, H. G. (1987). Habitat Segregation in a Water Boatman (Corixidae) Assemblage - The Role of Predation. *Oikos*, 49(2), 133–140.

- Packard, A. T. (2001). Clearance rates and prey selectivity of the predaceous cladoceran *Polyphemus pediculus*. *Hydrobiologia*, 442, 177–184.
- Pajunen, V. I., & Pajunen, I. (1991). Oviposition and egg cannibalism in rock-pool corixids (Hemiptera: Corixidae). *Oikos*, 60, 83–90.
- Potužák, J., & Šorf, M. (2011). Druhá diverzita zooplanktonu Lipenska aneb trumfneme Šrámk-Huška? *Limnologické Noviny*, (3), 6–8.
- Poulet, S. A. (1973). Grazing of *Pseudocalanus Minutus* on naturally occurring particulate matter. *Limnology and Oceanography*, 18(4), 564–573.
- Pražáková, M., Veselý, J., Fott, J., Majer, V., & Kopáček, J. (2006). The long-term succession of cladoceran fauna and palaeoclimate forcing: A 14,600-year record from Plešné Lake, the Bohemian Forest. *Biologia, Bratislava*, 61(20), 387–399.
- Reynolds, J. D. (1975). Feeding in corixids (Heteroptera) of small alkaline lakes in central B. C. *Verein Internationale Verein Limnologie*, 19, 3073–3078.
- Reynolds, J. D., & Scudder, G. G. E. (1987a). Experimental evidence of the fundamental feeding niche in *Cenocorixa* (Hemiptera: Corixidae). *Canadian Journal of Zoology*, 65, 967–973.
- Reynolds, J. D., & Scudder, G. (1987b). Serological evidence of realized feeding niche in *Cenocorixa* species (Hemiptera: Corixidae) in sympatry and allopatry. *Canadian Journal of Zoology*, 65(4), 974–980.
- Santer, B. (1996). Nutritional suitability of the dinoflagellate *Ceratium furcoides* for four copepod species. *Journal of Plankton Research*, 18(3), 323–333.
- Smyly, W. J. P. (1973). Bionomics of *Cyclops strenuus abyssorum* Sars (Copepoda: Cyclopoida). *Oecologia*, 11(2), 163–186.
- Soldán, T., Bojková, J., Vrba, J., Bitušík, P., Chvojka, P., Papáček, M., ... Tátošová, J. (2012). Aquatic insects of the Bohemian Forest glacial lakes: Diversity, long-term changes, and influence of acidification. *Silva Gabreta*, 18(3), 123–405.
- Stenson, J. A. E. (1985). Biotic structures and relations in the acidified Lake Gårdsjön system - a synthesis. *Ecological Bulletins*, 37, 319–326.
- Stenson, J. A. E., & Eriksson, M. O. G. (1989). Ecological mechanisms important for the biotic changes in acidified lakes in Scandinavia. *Archives of Environmental Contamination and Toxicology*, 18, 201–206.
- Stenson, J. A. E., & Svensson, J. (1995). Changes of planktivora fauna and development of zooplankton after liming of the acidified lake Gardsjon. *Water, Air and Soil Pollution*, 85, 979–984.
- Stenson, J. A. E., Svensson, J.-E., & Cronberg, G. (1993). Changes and interactions in the pelagic community in acidified lakes in Sweden. *Ambio*, 22(5), 277–282.

- Stoddard, J. L., Jeffries, D. S., Lukewille, A., Clair, T. A., & Dillon, P. J. (1999). Regional trends in aquatic recovery from acidification in North America and Europe. *Nature*, 401(7), 575–578.
- Straškrabová, V., Callieri, C., Carrillo, P., Cruz-Pizarro, L., Fott, J., Hartman, P., ... Šimek, K. (1999). Investigations on pelagic food webs in mountain lakes - aims and methods. *Journal of Limnology*, 58(2), 77–87.
- Straškrabová, V., Fott, J., Hartman, P., Macek, M., & Nedoma, J. (2000). Structure of pelagic food webs in low-alkalinity lakes - forested and alpine catchments. *Silva Garbeta*, 4, 199–212.
- Sýkorová, V. (2013). *Vliv kvality potravy na růst a přežívání perloočky Daphnia longispina (Crustacea: Cladocera)*. Diplomová práce. Univerzita Karlova v Praze.
- Šobr, M. (2003). Nová bathymetrická měření šumavských jezer. *ČAG, ZČU v Plzni, Geomorfologický Sborník*, 2, 115–119.
- Šorf, M., Brandl, Z., Znachor, P., & Vašek, M. (2014). Different effects of planktonic invertebrate predators and fish on the plankton community in experimental mesocosms. *International Journal of Limnology*, 50, 71–83.
- Šrámek-Hušek, R. (1942). Revise perlooček a buchanek Černého jezera po 66 letech. *Královská Česká Společnost Nauk*.
- Ulrich, K., & Pöthig, R. (2000). Evidence for aluminium precipitation and phosphorus inactivation in acidified watershed-reservoir ecosystems. *Silva Gabreta*, 4, 185–198.
- Vandysh, O. I. (2002). Effect of Acidification on Zooplankton Communities of Small Lakes in Mountain Tundra. *Water Resources*, 29(5), 554–560.
- Ventura, M., & Catalan, J. (2005). Reproduction as one of the main causes of temporal variability in the elemental composition of zooplankton. *Limnology and Oceanography*, 50(6), 2043–2056.
- Vrba, J., Kopáček, J., & Fott, J. (2000). Long-term limnological research of the Bohemian Forest lakes and their recent status. *Silva Gabreta*, 4, 7–28.
- Vrba, J., Kopáček, J., Bittl, T., Nedoma, J., Štrojsová, A., Nedbalová, L., ... Fott, J. (2006). A key role of aluminium in phosphorus availability, food web structure, and plankton dynamics in strongly acidified lakes. *Biologia*, 61(20), 441–451.
- Vrba, J., Kopáček, J., Fott, J., Kohout, L., Nedbalova, L., Prazakova, M., ... Schaumburg, J. (2003b). Long-term studies (1871 – 2000) on acidification and recovery of lakes in the Bohemian Forest (central Europe). *Science of the Total Environment*, 310, 73–85.
- Vrba, J., Kopáček, J., Straškrabová, V., Hejzar, J., & Šimek, K. (1996). Limnological research of acidified lakes in Czech part of the Šumava Mountains: trophic status and dominance of microbial food webs. *Silva Gabreta*, 1, 151–164.

- Vrba, J., Nedoma, J., Kohout, L., Kopáček, J., Nedbalova, L., Řeháčková, P., & Šimek, K. (2003a). Massive occurrence of heterotrophic filaments in acidified lakes: seasonal dynamics and composition. *FEMS Microbiology Ecology*, *46*, 281–294.
- Wærvågen, S. B., & Nilssen, J. P. (2003). Major changes in pelagic rotifers during natural and forced recovery from acidification. *Hydrobiologia*, *499*, 63–82.
- Wærvågen, S. B., & Nilssen, J. P. (2010). Life histories and seasonal dynamics of common boreal pelagic copepods (Crustacea, Copepoda) inhabiting an oligotrophic Fennoscandian lake. *Journal of Limnology*, *69*(2), 311–332.
- Whitehouse, J. W., & Lewis, B. G. (1973). The effect of diet and density on development, size and egg production in *Cyclops abyssorum* Sars, 1863 (Copepoda, Cyclopoida). *Crustaceana*, *25*(3), 225–236.
- Wollmann, K. (2000). Corixidae (Hemiptera , Heteroptera) in acidic mining lakes with pH ≤ 3 in Lusatia , Germany. *Hydrobiologia*, *433*, 181–183.
- Wollmann, K., Deneke, R., Nixdorf, B., & Packroff, G. (2000). Dynamics of planktonic food webs in three mining lakes across a pH gradient (pH 2 – 4). *Chemistry and Ecology*, 3–14.
- Yan, N. D., Leung, B., Keller, B. W., Arnott, S. E., Gunn, J. M., & Raddum, G. G. (2003). Developing Conceptual Frameworks for the Recovery of Aquatic Biota from Acidification. *Ambio*, *32*(3), 165–169.
- Yang, G., Li, C., Sun, S., Zhang, C., & He, Q. (2013). Feeding of dominant zooplankton in Prydz Bay, Antarctica, during austral spring/summer: food availability and species responses. *Polar Biology*, *36*(11), 1701–1707.
- Znachor, P., & Hrubý, P. (2000). Cell specific primary production and phagotrophy of phytoplankton. *Silva Gabreta*, *4*, 223–232.

8 SEZNAM POUŽITÝCH ZKRATEK

<i>C. abyssorum</i>	<i>Cyclops abyssorum</i>
<i>C. quadrangula</i>	<i>Ceriodaphnia quadrangula</i>
CN	Černé jezero
<i>D. longispina</i>	<i>Daphnia longispina</i>
<i>G. propinqua</i>	<i>Glaenocorisa propinqua</i>
<i>H. saliens</i>	<i>Heterocope saliens</i>
<i>ind.</i>	individuum
index	Jacobsův index
<i>P. pediculus</i>	<i>Polyphemus pediculus</i>
PL	Plešné jezero
PR	Prášilské jezero
ZOOL	velký zooplankton
ZOOS	malý zooplankton