

**Univerzita Karlova v Praze**  
**Přírodovědecká fakulta**

Studijní program: Biologie  
Studijní obor: Biologie



**Matěj Pokorný**

Korýši antarktických jezer – minulost a současnost  
Crustaceans of Antarctic lakes - past and present status

Bakalářská práce

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

Praha, 2015

Děkuji své vedoucí RNDr. Veronice Sacherové, Ph.D. za rady a pomoc při psaní a tvorbě této bakalářské práce.

**Prohlášení:**

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

V Praze dne 9. 5. 2015

Podpis

## Abstrakt

Antarktický kontinent je jednou z nejnevládnějších oblastí planety a je charakterizován celoročně nízkými teplotami, malými srážkovými úhrny, extenzivní ledovou pokrývkou a nízkým energetickým přísunem ze Slunce. Přesto jeho jezera hostí nejen mikrobiální společenstva a protista, ale v mnoha případech, a to i na těch neextrémnějších lokalitách, se zde vyskytují mnohobuněční živočichové, zejména vířníci a korýši. Minimálně posledních 15 milionů let zažívá Antarktida masivní zalednění, které je rozhodujícím činitelem pro rozšíření organismů na tomto kontinentu. Ačkoliv se původně předpokládalo, že zdejší sladkovodní živočichové nepřežívali kvartérní glaciály *in situ*, ale migrovali do mírnějších oblastí na severu, dnes se ukazuje, že tomu tak alespoň v některých případech není. Přímé důkazy o přežití vířníků (*Notholca* sp.) a korýšů (*Daphniopsis studeri*) na antarktickém kontinentu poskytly paleolimnologické studie provedené v Larsemann Hills a nepřímých důkazů o trvalém osídlení Antarktidy korýši (např. druhem *Gladioferens antarcticus*) také postupně přibývá. V současnosti žije na Antarktidě asi 14 druhů sladkovodních korýšů, přičemž současné klimatické změny a rychlé oteplování Antarktického poloostrova pravděpodobně povede ke změnám distribuce některých druhů (např. *Boeckella poppei*, *Branchinecta gaini*), které nám mohou společně s informacemi z paleolimnologického záznamu pomoci odhalit vývoj zdejšího prostředí v holocénu.

klíčová slova: Antarktida, biogeografie, sladkovodní jezera, korýši, *Branchinecta gaini*

## Abstract

Antarctic continent is one of the most severe regions on Earth and it is characterized by low annual temperatures, low precipitation, extensive ice cover and low energy input from the Sun. Nevertheless its lakes host not only microbial communities and protists but in many cases even in the most extreme localities also metazoans, especially rotifers and crustaceans. For at least the last 15 million years Antarctica has experienced massive glaciations that shape the distribution of organisms on this continent. Although it was originally thought that freshwater animals did not survive Quaternary glaciations *in situ* but migrated to milder regions in the north, nowadays it appears that at least in some cases it is not true. Direct evidence of survival of rotifers (*Notholca* sp.) and crustaceans (*Daphniopsis studeri*) in Antarctica was given by paleolimnological studies that were carried out in the Larsemann Hills and circumstantial evidence for permanent survival of crustaceans in Antarctica (e.g. *Gladioferens antarcticus*) is also growing. Antarctica is currently inhabited by about 14 species of freshwater crustaceans but recent climate changes and rapid warming of Antarctic Peninsula will probably lead to changes in the distribution of some species (e.g. *Boeckella poppei*, *Branchinecta gaini*) that could, combined with their paleolimnological record, help us to understand development of the Antarctic environment during Holocene.

key words: Antarctica, biogeography, freshwater lakes, crustaceans, *Branchinecta gaini*

## Obsah

Úvod.....	1
1. Vymezení studované oblasti.....	2
1.1 Geografická regionalizace – Antarktida, Subantarktida .....	2
1.2 Historie Antarktidy .....	3
1.3 Biogeografické rozdělení Antarktidy.....	5
2. Antarktická jezera.....	9
2.1 Původ a dynamika jezerních systémů .....	9
2.2 Klasifikace antarktických jezer .....	10
2.3 Lokality výskytu antarktických jezer.....	12
3. Oživení antarktických sladkovodních jezer.....	13
3.1 Charakter a podmínky prostředí.....	13
3.2 Biota všeobecně - struktura společenstev a potravní vztahy.....	14
3.3 Antarktičtí korýši .....	16
3.3.1 <i>Daphniopsis studeri</i> .....	16
3.3.2 <i>Boeckella poppei</i> .....	17
3.3.3 <i>Gladioferens antarcticus</i> .....	18
3.3.4 <i>Diacyclops michaelsoni</i> group.....	18
3.3.5 <i>Branchinecta gaini</i> .....	19
4. Paleolimnologický záznam v antarktických jezerech.....	23
4.1 Význam polární paleolimnologie ve světle současných klimatických změn .....	23
4.2 Přehled paleolimnologických metod.....	24
4.3 Stáří antarktických jezer a počátky jezerní sedimentace.....	25
4.4 Vývoj klimatu v holocénu a jeho důsledky pro oživení Antarktických jezer .....	26
4.4.1. Maritimní Antarktida .....	27
4.4.2 Kontinentální Antarktida .....	29
4.5 Korýši v paleolimnologickém záznamu antarktických jezer .....	31
Závěr.....	33
Seznam literatury.....	34
Internetové zdroje.....	40

## Úvod

Antarktida je jediným trvale neobydleným kontinentem naší planety a bezesporu jednou z nejextrémnějších oblastí na Zemi. Její unikátní prostředí, charakteristické drsnými klimatickými podmínkami, vysokou mírou izolace a absencí antropogenních vlivů po většinu holocénu nabízí velký výzkumný potenciál napříč vědními obory. V rámci biologie jde především o studium extremofilních organismů a jejich adaptací na zdejší prostředí. Další zajímavá oblast antarktického biologického výzkumu se týká potravních sítí, jelikož funkční i druhová jednoduchost zdejších společenstev usnadňuje tvorbu ekosystémových modelů. V neposlední řadě se na Antarktidě provádějí výzkumy související s biogeografií a dávným rozšířením nejrůznějších taxonů, které nám pomáhají objasňovat minulost naší planety, popř. predikovat její budoucí změny. Mezi živočichy, kteří dnes obývají antarktické suchozemské a sladkovodní prostředí řadíme zejména bezobratlé, konkrétně hlístice, želvušky, chvostoskoky, vířníky a korýše. Posledně jmenovaná skupina je hlavním předmětem této práce.

V ní nejprve stručně představuji antarktické prostředí a vývoj kontinentu. Dále se zabývám antarktickou biogeografií a poté popisuji antarktická sladkovodní jezera, jejich klasifikaci a lokality výskytu. V další a nejobsáhlejší kapitole se již plně věnuji antarktické biotě, nejprve všeobecně s důrazem na ekosystémové vztahy, následně se zabývám antarktickými korýši, především pak druhy významnými z biogeografického hlediska. Poslední kapitola je věnována paleolimnologickému záznamu v antarktických jezerech. V této kapitole krom přehledu paleolimnologických metod a představení konkrétních paleolimnologických studií rozebírám klimatický vývoj v pozdním kvartéru, který je rozhodujícím činitelem pro minulou i současnou biotu tohoto kontinentu.

## 1. Vymezení studované oblasti

### 1.1 Geografická regionalizace – Antarktida, Subantarktida

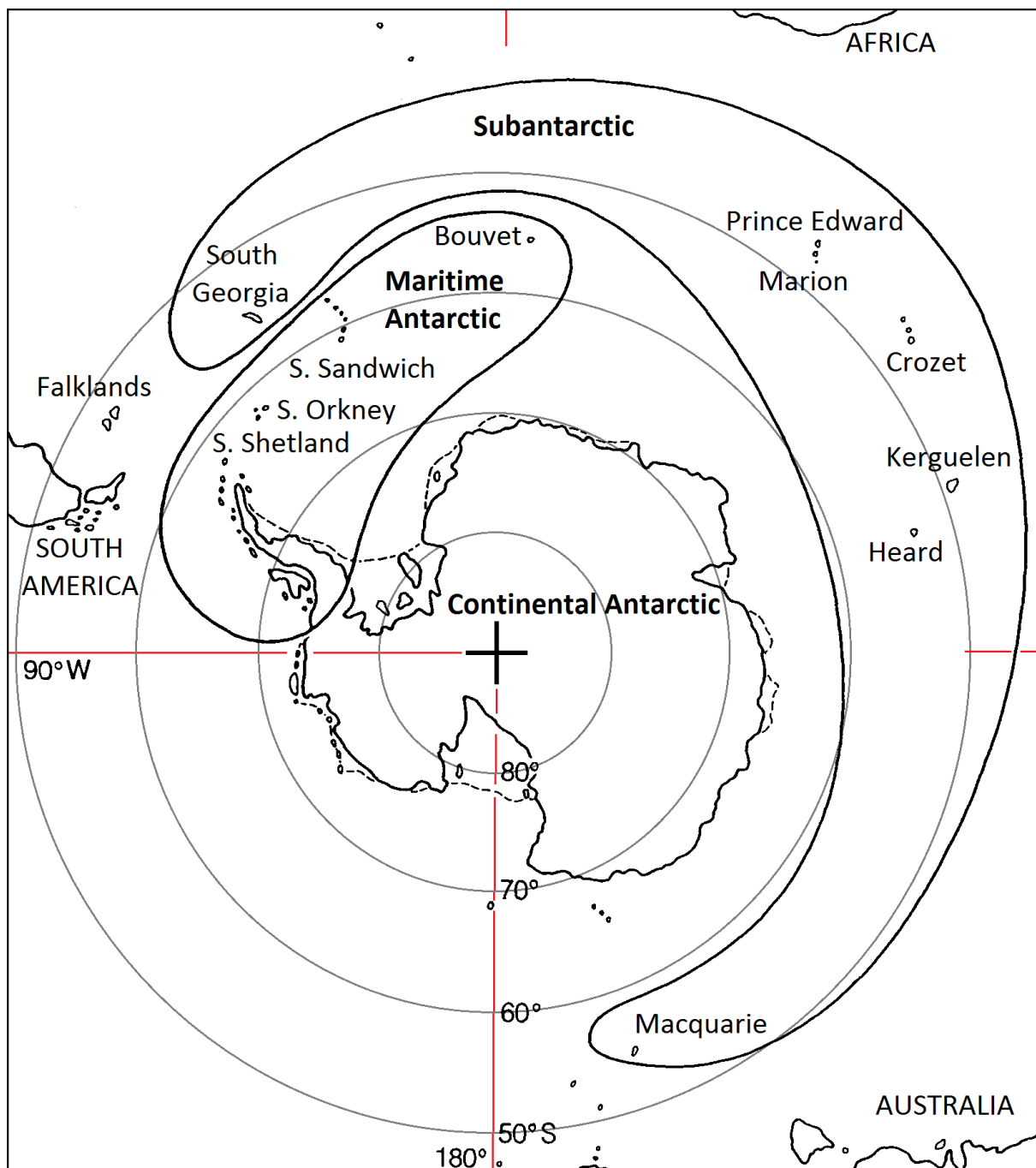
Antarktická oblast je definována jako území, které se nachází jižně od Antarktické konvergence (či též Polární fronty), což je oceánská a klimatická hranice, kde se Antarktický cirkumpolární proud (zvaný také Západní příhon) setkává s teplejšími vodami nižších zeměpisných šířek a zanořuje se pod ně, a která znatelně izoluje Antarktidu od zbytku planety (Barnes et al. 2006). Tato pohyblivá fronta zároveň tvoří severní hranici Jižního oceánu (Huiskes et al. 2006, Vincent et al. 2008). V roce 1959 byla z ochranných a právních důvodů uzavřena mezi zainteresovanými státy tzv. Antarktická smlouva, která vymezila antarktické území jako prostor jižně od 60° jižní šířky (článek VI). K této smlouvě postupně přistoupilo více než 46 zemí a tvoří základ ochrany přírodního bohatství Antarktidy<sup>1</sup>.

Severně od 60° jižní šířky v zóně Polární fronty leží tzv. Subantarktida (viz obrázek č. 1), která zahrnuje množství ostrovů obklopujících Antarktický kontinent a k němu přilehlé ostrovy a souostrovní. Samotnou Antarktidu (tzn. v geografickém smyslu slova) rozdělujeme do dvou klimaticky odlišných částí, na Antarktidu maritimní a Antarktidu kontinentální. Uvedené geografické regiony mají taktéž rozměr biogeografický (viz následující kapitola) (Huiskes et al. 2006).

Antarktický kontinent má společně s šelfovými ledovci rozlohu okolo 14 milionů km<sup>2</sup> (Holdgate 1977), z nichž je více jak 99 % celoročně pokryto ledem či sněhem (Hughes et al. 2006) a zadržuje minimálně devět desetin světové sladké vody, ze které je ovšem jen zlomek v kapalném skupenství (Priddle and Heywood 1980). Vládou zde nejdřívější klimatické poměry na Zemi – například extrémně nízké teploty, vysoká aridita, větrnost, nebo malý energetický příkon ze Slunce, viz např. Morgan et al. (2007). Zároveň je Antarktida nejvíce izolovanou oblastí planety, což je dalším limitujícím faktorem pro její biotu (Peck et al. 2005). Život na antarktické souši (a ve sladkých vodách) je ve většině případů omezen na nezaledněná území, která se nacházejí především na pobřežích ostrovů maritimní Antarktidy, na izolovaných nunatacích a v ablačních zónách ledovců a místech tzv. oáz, dlouhodobě nezaledněných území na antarktickém pobřeží (Priddle and Heywood 1980, Huiskes et al. 2006).

---

<sup>1</sup> [http://www.antarctica.ac.uk/about\\_antarctica/geopolitical/treaty/index.php](http://www.antarctica.ac.uk/about_antarctica/geopolitical/treaty/index.php)

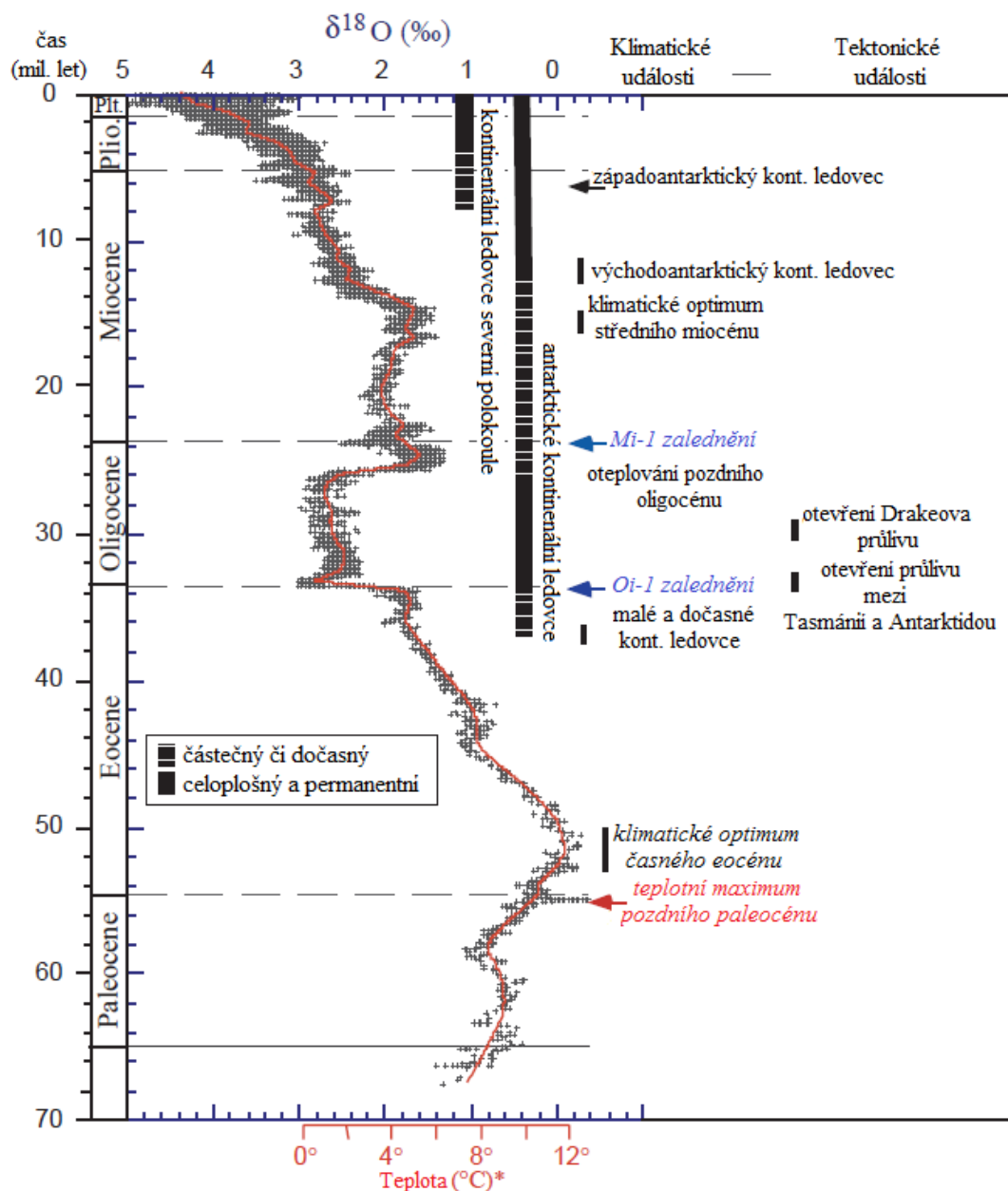


**Obrázek č. 1:** mapa antarktické oblasti a její rozdělení na Subantarktidu, maritimní Antarktidu a kontinentální Antarktidu (Danks 1999, upraveno), regionalizace se může u různých autorů lišit, viz odkazy uvedené v textu

## 1.2 Historie Antarktidy

Po většinu mezozoika (od 200 mil. let) tvořila Antarktida společně s Austrálií, Afrikou, Jižní Amerikou, Indií a Novým Zélandem superkontinent Gondwana. Ten se začal rozpadat v období křídý před více než 100 miliony lety, přičemž fragmenty Gondwany tvořící základ Antarktidy putovaly směrem na jih a současnou pozici zaujaly asi před 45 miliony let. K přerušení pevninského spojení mezi Antarktidou a Austrálií došlo zhruba před 45 – 50 miliony let, od Jižní Ameriky se Antarktida definitivně oddělila asi před 30 miliony let (Hughes et al. 2006). Přestože byla antarktická biota v oblasti vyšších zeměpisných šířek

vystavena sezónním obdobím úplné tmy, po dlouhou dobu si zachovávala charakter typický pro jižní temperát a její postupné ochuzování, resp. série masových vymírání, je spojená především s kvartérními glaciálními cykly (Barnes et al. 2006). Proces izolace Antarktidy od ostatních částí bývalé Gondwany vyvrcholil v oligocénu oddělením jihotasmánského hřbetu od Antarktidy (32 milionu let) a otevřením Drakeova průlivu (32 - 28 milionů let) (Lawver and Gahagan 2003), čímž se prohloubila cirkumantarktická oceánská cirkulace a došlo k vytvoření Antarktického cirkumpolárního proudu a Polární fronty, které se od té doby podílejí na ochlazování Antarktidy a na evoluci zdejší charakteristické bioty (Barnes et al. 2006).



**Obrázek č. 2:** vývoj teploty v kenozoiku, teplotní křivka odvozena od změn hlubokomořské koncentrace  $\delta^{18}\text{O}$ , schéma obsahuje hlavní klimatické a tektonické události, které se na Antarktidě v této době odehrály (Zachos et al. 2001, přeloženo a upraveno)



Dlouhodobé globální ochlazování, které započalo po období klimatického optima časného eocénu (52 – 50 mil. let) (viz obrázek č. 2) a ke kterému dochází po většinu kenozoika má pravděpodobně vícero příčin (Zachos et al. 2001). Jde o kombinaci Milankovičových cyklů (precese, oblikvity a excentricity zemské orbity), změn atmosférické koncentrace CO<sub>2</sub> a zásadních proměn oceánské/atmosférické cirkulace v souvislosti s rozpadem Gondwany (Bergstrom et al. 2006). První doklady o formování extenzivního kontinentálního ledovce na Antarktidě pochází z časného oligocénu (okolo 34 milionů let). V souvislosti s ním je také nejspíše poprvé přerušena trans-Antarktická vodní cesta, oddělující východní Antarktidu od zbylých částí Antarktidy ležících západně od Transantarktického pohoří (Lawver and Gahagan 2003). Po teplejším období (pozdní oligocén – střední miocén) následovalo asi před 15 miliony let další ochlazení a opětovné rozsáhlé kontinentální zalednění východní Antarktidy, které přetrvává dodnes (Barrett 2003). V této době pokryl výrazný kontinentální ledovec také západní Antarktidu. V časném pliocénu (~3,2 milionu let) se formují kontinentální ledovce i na severní polokouli (Zachos et al. 2001) a kvartér (přibližně poslední 2 miliony let) je charakteristický cyklickým střídáním glaciálů a interglaciálů (Bergstrom et al. 2006), přičemž glaciálních cyklů proběhlo od té doby nejméně padesát (Clarke and Crame 1992).

Poslední glaciál začal přibližně před 110 tisíci lety (Jouzel et al. 1993) a jeho nejchladnější období, tzv. glaciální maximum trvalo asi od 20 tisíc do 18 tisíc let (Last Glacial Maximum, dále jen LGM) a časově se podle většiny autorů shoduje s minimální hladinou moře (Ingólfsson et al. 1998). První období oteplení (18 – 14 tisíc let) zaznamenané téměř synchronně ve všech východoantarktických ledovcových vrtech, bylo následováno tzv. Antarctic Cold Reversal (dále jen ACR) mezi 14 – 12,5 tisíci lety BP<sup>2</sup>, po které proběhl druhý teplotní skok, který asi před 11, 5 tisíci lety dosáhl tzv. klimatického optima časného holocénu (Jouzel et al. 2001), čímž Antarktida vstoupila do současného interglaciálu, který je oproti několika předchozím interglaciálům klimaticky relativně stabilní (Petit et al. 1999), nicméně i v jeho průběhu dochází ke klimatickým fluktuacím (viz kap. 4.4).

### 1.3 Biogeografické rozdělení Antarktidy

Názorů na biogeografické členění Antarktidy bylo za dobu jejího výzkumu mnoho. Lišily se jak ve zkoumaných parametrech, resp. zkoumaných skupinách organismů, tak logicky i ve výsledném počtu definovaných oblastí (Terauds et al. 2012).

Nejprostší regionalizaci nabízela studie rozdělující kontinent na pouhé dvě oblasti – Marielandii a Maudlandii, které se kryly s geologickým a geografickým členěním na západní a východní Antarktidu (Udvardy 1975). Největší množství prací pak respektovalo zonaci založenou na charakteru vegetačního krytu a hlavních klimatických parametrech (viz tabulka č. 1). Podle tohoto principu byl Antarktický kontinent rozdělen na Antarktidu maritimní a kontinentální, přičemž maritimní Antarktida původně zahrnovala krom ostrovů pouze oblast západního pobřeží Antarktického poloostrova po 70° jižní šířky (Holdgate 1977). Další

---

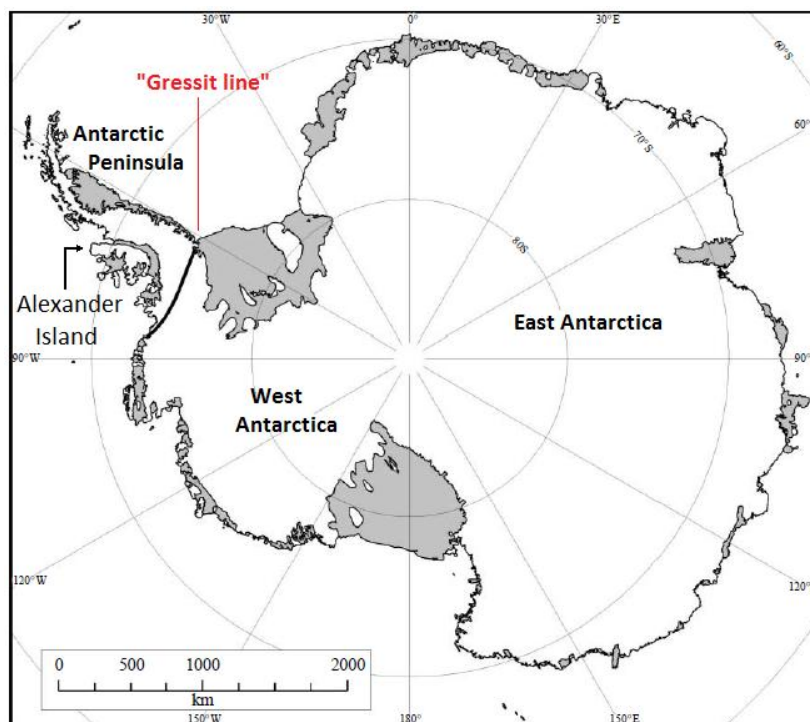
<sup>2</sup> Before present, tj. před dneškem

studium fauny a flóry vedlo k posunutí hranice maritimní Antarktidy dále na jih a její rozšíření o východní pobřeží Antarktického poloostrova (např. Peat et al. 2007).

**Tabulka č. 1:** Klasická zonace. Upraveno z Holdgate (1977), Peat et al. (2007), doplněno o údaje z Bergstrom et al. (2006)

Oblast	Klima	Vegetace	Lokality
Subantarktida	Oceánské klima srážky 2000 – 3000 mm/rok průměrná roční teplota > 0 °C teploty nad nulou alespoň 6 měsíců v roce	Od jižního limitu dřevnaté vegetace po jižní limit extenzivní fanerofytické vegetace, cévnaté rostliny dominují na pobřeží	South Georgia, Marion I. Princ Edward I., Iles Crozet, Archipel de Kergeulen, Macquarie I., Heard I.
Maritimní Antarktida	Chladné maritimní klima aridita roste směrem na jih srážky na severu maritimní A. 400 – 500 mm/rok, srážky na jihu Antarktického poloostrova 50 – 100 mm/rok průměrné měsíční teploty nad nulou pouze uprostřed léta	Místy fanerofyty, především kryptofyty, na pobřeží hojně mechy	South Sandwich Is.? South Orkney Is. South Shetland Is. Palmer Archipelago Antarcitc Peninsula severně od 72° a přilehlé ostrovy, Bouvetoya I. Peter I Øy
Kontinentální Antarktida	Chladné aridní klima srážky 30 – 70 mm Průměrné měsíční teploty celoročně pod nulou	mechy a lišejníky, lišejníky v extrémnějších podmínkách	Celá východní Antarktida a zbylé části západní Antarktidy

Antarktická flóra a fauna se vyznačuje vysokým stupněm endemismu, který podporuje hypotézu o dávném původu alespoň některých složek antarktické bioty (Convey et al. 2008). Míra endemismu se v rámci různých skupin organismů výrazně liší, např. z rostlin mechy téměř endemické nejsou (<5 % druhů), zatímco mezi lišejníky je endemitů řádově více (~50 %) (Peat et al. 2007). Mezi živočichy jsou v tomto ohledu extrémní hlístice, jelikož naprostá většina druhů této skupiny žijících na Antarktidě se nevyskytuje nikde jinde na Zemi (Maslen and Convey 2006). Celkově pak Pugh and Convey (2008) spočítali, že endemických je 58% druhů suchozemských a sladkovodních bezobratlých živočichů Antarktidy. Rostoucí znalosti o suchozemské mikrofauně (Nematoda, Arthropoda) navíc poukazují na existenci zřetelné zoogeografické hranice mezi Antarktickým poloostrovem a zbytkem Antarktidy. Tyto dvě oblasti totiž vykazují nízkou míru sdílení druhů i vyšších taxonů. V případě hlístic a roztočů jde o nulový překryv druhů. U chvostokoků tuto linii překračuje jen jeden druh a mezi želvuškami jde přibližně o 50% sdílení taxonů (Chown and Convey 2007). Tuto hranici popisují Chown and Convey (2007) jako tzv. Gressitovu linii, kterou předkládají jako analogii Wallacovy linie nacházející se v jihovýchodní Asii a která má zdůrazňovat rozdílný evoluční původ biot obou regionů (viz obrázek č. 3).



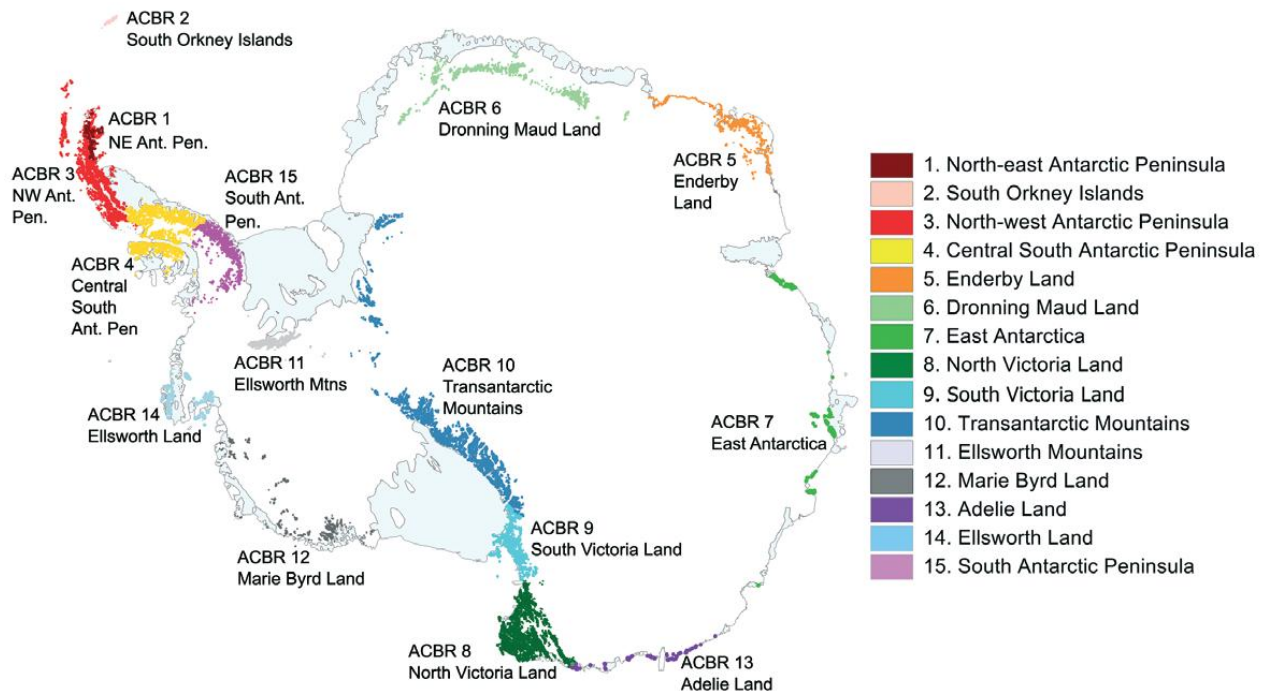
**Obrázek č. 3:** Gressittova linie – navrhovaná biogeografická hranice mezi Antarktickým poloostrovem a kontinentální Antarktidou (Chown and Convey 2007, upraveno).

Například u roztoky *Maudheimia* (Acari, Oribatida) bylo odhadnuto, že se na Antarktidě, resp. v její východní/kontinentální části, vyskytuje už od období před počátkem zalednění Antarktidy, tj. od pozdního eocénu (38 – 34 mil let), což vzhledem k jeho montánnímu rozšíření a omezeným disperzním schopnostem implikuje jeho přežití v glaciálních refugích na kontinentu přes jeho několikeré zalednění (Marshall and Coetzee 2000).

V západní/maritimní Antarktidě se většina terestrických ekosystémů nachází v nízko položených pobřežních oblastech, přičemž výskyt pobřežních glaciálních refugií v maritimní Antarktidě nebyl spolehlivě prokázán a původ její bioty je stále předmětem širšího zkoumání, např. Maslen and Convey (2006) navrhuji jako kandidáta na maritimní glaciální refugium Alexanderův ostrov (okolo 72° S) ležící na západním pobřeží Antarktického poloostrova (viz obr. č. 3) a to díky zdejší vysoké biodiverzitě a endemismu hlístic. Dlouhodobé sepjetí s Antarktidou, v tomto případě s maritimní, resp. subantarktickou Jižní Georgií, vykazují dle molekulární analýzy provedené Allegrucci et al. (2006) i jediné dva zdejší endemické druhy hmyzu *Belgica antarctica* a *Eretmoptera murphyi* (Diptera, Chironomidae), jejichž distribuce je dána spíše dávnou vikariací než disperzí. K divergenci této linie od nejbližších patagonských příbuzných došlo přibližně před 70 miliony lety.

Pro existenci biogeografické hranice mezi maritimní a kontinentální Antarktidou, hovoří v neposlední řadě i výsledky rozsáhlé shlukové analýzy provedené na rostlinách (Peat et al. 2007) a nijak ji nezpochybnuje ani nejrozsáhlejší studie o biogeografii Antarktidy, jejíž výchozí data obsahovala tehdy veškerou známou biodiverzitu Antarktidy (Terauds et al. 2012). Tato práce založená na shlukových

analýzách spojuje klimaticky a geograficky definované Environmental Domains of Antarctica (Morgan et al. 2007) s bioregiony vytvořenými oslovenými odborníky, přičemž k oběma skupinám dat přidává údaje o biodiverzitě. Výsledkem je rozdělení Antarktidy na 15 území, tzv. Antarctic Conservation Biogeographic Regions (dále jen ACBR) (viz obrázek č. 4), které autoři nabízejí jako základ pro budoucí vytváření nových zvláště chráněných území Antarktidy (Antarctic Specially Protected Areas).



**Obrázek č. 4:** Antarctic Conservation Biogeographic Regions (ACBR) (Terauds et al. 2012)

Co se sladkovodních korýšů týče, Pugh et al. (2002) tvrdí, že ačkoliv rozdíl mezi crustaceofaunou maritimní a kontinentální Antarktidy existuje, obdobná evoluční historie jako v případě suchozemské mikrofauny, např. paleoendemismus, u nich není možná, neboť by musela existovat refugia v podobě sladkovodních systémů sahající až do doby před pleistocénem, tedy před více jak 1,8 miliony let, přičemž důkazy o takových ekosystémech neexistují. Současnou crustaceofaunu Antarktidy pak považují za důsledek kolonizace a rekolonizace po posledním glaciálu, tedy v holocénu. Proti tomuto tvrzení vystupují např. Gibson and Bayly (2007), kteří shrnují distribuci antarktických sladkovodních korýšů, na základě které dospívají k názoru, že sladkovodní korýši jsou s Antarktidou spjatí mnohem delší dobu (viz kap. 4.4). Mimo jiné zmiňují práce dokládající kontinuální existenci sladkovodních ekosystémů v kontinentální Antarktidě (Hodgson et al. 2001, Hodgson et al. 2005) a jejich oživení korýši (Cromer et al. 2006) až do období před LGM (viz kap. 4.4.2), což podle nich podporuje domněnku, že podobná refugia mohla existovat i v předchozích glaciálech, a že někteří korýši (např. *Gladioferens antarcticus*) mohli být historicky svázáni s kontinentem podobně dlouho jako již zmíněná *Maudheimia*.

## 2. Antarktická jezera

### 2.1 Původ a dynamika jezerních systémů

Původ drtivé většiny antarktických jezer můžeme odvozovat od jevů spojených s ústupem ledovců, jen malá část z nich vznikla tektonickou aktivitou (Priddle and Heywood 1980). Mezi tektonická jezera řadí někteří autoři i největší podledovcové jezero na Zemi – jezero Vostok (Studinger et al. 2003), nicméně jeho původ a původ jemu podobných podledovcových jezerních systémů je stále předmětem diskuzí (např. Duxbury et al. 2001). Antarktická jezera mohou vznikat několikerým způsobem, mechanismy vzniku většiny z nich jsou následující: tání ledovců, glacioisostatický zdvih pobřeží a obklopení části pobřeží šelfovým ledovcem (Pienitz et al. 2008).

Dominantním faktorem určujícím dynamiku a charakter antarktických jezer je drsný teplotní režim Antarktidy. Ten ovlivňuje nejen teplotu vody a s ní související dobu, na kterou jezera zamrzají, ale i množství dostupné vody v povodí, intenzitu zvětrávání hornin a přísun látek z povodí a tím i složení vody v jezeře (Priddle and Heywood 1980). Chemismus jezer je krom klimatických faktorů určen původem a stářím jezera, geologií a geomorfologií podloží jezera a jeho povodí, vzdáleností jezera od pevninského ledovce a od oceánu a oživením jezera (Verleyen et al. 2012). Vliv moře na jezerní chemismus klesá jak se vzdáleností jezera od moře, tak s jeho nadmořskou výškou (Nedbalová et al. 2013). Případná sněhová pokrývka ovlivňuje do jaké hloubky a na jak dlouho jezero zamrzá a spolu s ledem limituje množství světla procházejícího až do vodního sloupce (Heywood et al 1980). Je třeba zmínit, že i trvale zamrzlá jezera si díky procesům tání a přimrzání ledového krytu, který může měřit i několik metrů, vyměňují materiál i plyny s okolím přímo přes povrchovou vrstvu ledu a mohou tak hostit jak specifická mikrobiální bentická společenstva (Squyres et al. 1991), tak mikrobiální společenstva přímo uvnitř jezerního ledu (Priscu et al. 1998). U většiny trvale zamrzlých jezer se navíc během léta vytváří na okrajích nezamrzlý lem, tzv. *moat*, který vzniká díky přenosům tepla na rozhraní led – sediment, popř. vlivem tepla dodaného přítékajícími potoky z odtávajícího ledu (Hendy 2000).

Na formování jezerního systému má velký vliv přítomnost či absence tmavého materiálu (úlomky hornin obsažené v ledovci či přinesené větrem apod.) vystaveného slunečnímu záření, který jej pohlcuje a způsobuje tak další tání ledu následované utvářením vrstvy sedimentu na dně prohlubně, tzv. kryokonitu a případným spojováním kryokonitových děr do větších celků (Wharton, et al. 1985) a obnažováním kamenitého skalního podloží (viz níže uvedená druhá klasifikace antarktických jezer).

## 2.2 Klasifikace antarktických jezer

Antarktická jezera můžeme klasifikovat podle rozličných kritérií, z čehož nám vyplynou i rozdílné a mnohdy se překrývající kategorie. V této kapitole se pokusím některé z nich představit. **První uvedená klasifikace** je podle Pienitz et al. (2008).

1) *Ice-dependent lakes* – od ledu odvislá jezera. Jde o ledovcová jezera ležící v bezprostředním kontaktu s ledovcem, vznikají zachycením vody z ledovce a jeho okolí. Dělí se na následující typy:

1a) *Supraglacial lakes* – supraglaciální jezera. Nacházejí se přímo na ledovci, který tvoří jejich břehy i dno. Evoluci těchto jezer popsali Priddle and Heywood (1980) na základě dlouholetého studia mnoha jezerních lokalit ostrova Signy Island na Jižních Orknejích a bude podrobněji představena v další části.

1b) *Epiglacial lakes* – epiglaciální jezera. Jezera sousedící s ledovcem. Většina jejich vod pochází z tajícího ledovce.

1c) *Epishelf lakes* – epišelfová jezera. Typ jezera, který vzniká tím, že šelfový ledovec (tj. ledovec, který teče z pevniny na mořskou hladinu) obklopí část pobřeží, kterou tak uzavře a vytvoří prostor pro zachycení sladké vody z okolních ledovců. Tato sladkovodní jezera jsou svojí spodní částí propojena s mořem a jsou tak pod vlivem slapových jevů (Pienitz et al. 2008). Je-li přísun sladké vody dostatečný, mohou být jezera sladkovodní v celém svém objemu, při opačné situaci do spodních částí proniká mořská voda. Voda je většinou studená, její teplota se pohybuje do jednoho stupně nad bodem mrazu. Rozlišujeme dva typy epišelfových jezer. Vodní masa jezer prvního typu leží přímo na slané mořské vodě a hloubka jezerní sladké vody je dána tloušťkou šelfového ledovce, který jezero obklopuje (např. Beaver Lake v Amery Oasis). Druhý typ je s mořem spojen nepřímo nejspíš prostřednictvím trhlin v šelfovém ledovci a může být kompletně sladkovodní, ale je stále pod vlivem slapových jevů (např. epišelfová jezera v Bunger Hills) (Gibson and Andersen 2002).

1d) *Subglacial lakes* – podledovcová jezera. Tato jezera, kterých bylo dosud na Antarktidě popsáno asi 150 (Siegert et al. 2005) leží pod několik kilometrů mocnou vrstvou kontinentální ledovce. Ačkoliv se vědci různí v názorech na jejich původ (viz úvod kapitoly), obecně přijímaná představa je ta, že vznikají v okamžiku, kdy ledovec dosáhne takové mocnosti, že izoluje dostatek geotermálního tepla, které zkapalní jeho spodní část. Na tomto efektu se podílí i vysoký tlak, který sníží tlakový tavný bod ledu o několik stupňů (Pienitz et al. 2008). Některé výzkumy ukazují na jejich širší propojení prostřednictvím tunelů a velmi rychlou dynamiku spojenou s periodickými přesuny velkých objemů vody, které mohou dosáhnout okraje kontinentálního ledovce a uniknout do oceánu (Wingham et al. 2006).

2) *Postglacial lakes* – postglaciální jezera. Jezera, která vznikají v terénu vytvořeném ustoupivším ledovcem.

3) *Coastal uplift systems* – jezera vzniklá zdvihem pobřeží po jeho odlehčení od hmoty dříve přítomného ledovce (tj. glacioisostaticky). V prvních fázích vývoje obsahují zachycenou mořskou vodu. V aridních oblastech se díky odpařování a ablacii velmi rychle zvyšuje jejich salinita (Priddle and Heywood 1980). Pokud má takové jezero zdroj přitékající sladké vody, může vzniknout více či méně stratifikované jezero se

slanou vodou v hypolimniu a sladkou vodou v epilimniu (Gibson and Burton 1996). V opačném případě mohou vznikat hypersalinní jezera, která mají salinitu až téměř sedmkrát vyšší než mořská voda (Laybourn-Parry and Pearce 2007).

4) *Tectonic lakes* – tektonická jezera. Ve vyšších zeměpisných šířkách jde obecně o řídkce se vyskytující typ (Pienitz et al. 2008). Je možné, že sem patří např. podledovcové jezero Vostok (Studinger et al. 2003).

5) *Volcanic lakes* – vulkanická jezera se vyskytují např. na ostrově Deception Island (62°58'S 60°39'W) na Jižních Shetlandách (Priddle and Heywood 1980). Pienitz et al. (2008) žádnou antarktickou lokalitu nezmiňují.

**Druhá uvedená klasifikace** vychází z práce Priddle and Heywood (1980) a popisuje postupnou evoluci jezerních ekosystémů vznikajících z ledovce, která byla vytvořena na základě dlouholetého studia jezer na ostrově Signy Island (60°43'S, 45°38'W).

1) *Proglaciální jezero na ledu* – vzniká na povrchu ledovce. Povrch jen výjimečně rozmrzá a teplota vody nikdy nepřekročí 1 °C. Okraje tvoří buď přímo led, nebo zamrzlá moréna. Obsah solí v jezeře určují výhradně srážky. Biota je chudá, fytoplankton je málo vyvinutý, bentická společenstva pokrývají alespoň část sedimentu. Přítomnost materiálu s nižším albedem vede k jeho rozvoji v následující typ (viz mechanismus popsáný v úvodu kapitoly).

2) *Proglaciální jezero na kamenitém podkladu* – může být celoročně zamrzlé nebo sezónně rozmrzat. Během svého vývoje může zcela zaniknout, např. je-li jeho hráz tvořena ledem, který odtaje (Nedbalová et al. 2013). Většina jeho povodí je stále pokryta ledem a sněhem a přitékající voda má nízký obsah solí. Jeho oživení je bohatší, zvláště bentos a to díky vyššímu obsahu živin ve vrstvě těsně nad sedimentem. Další ústup ledovce a rozvoj povodí pak vede k zvýšení úživnosti jezera, viz následující typ.

3) *Oligotrofní jezero* – srážky jsou stále hlavním zdrojem iontů. Přes léto jezero rozmrzá. Teplota vody se pohybuje mezi 0 – 4 °C (na Signy Island). Biota je druhově i početně bohatší než u proglaciálních jezer. V této fázi je nejvyvinutější bentické společenstvo, plankton je stále poměrně chudý.

4) *Obohacené jezero* – přírodní cestou vzniká dotací živin z výměšků tučňáků nebo ploutvonožců (Heywood et al. 1980). Jeho výskyt je tedy vázán na přítomnost kolonií těchto živočichů v povodí jezera. Větší množství živin ztlačí produkci a rozvoj fytoplanktonu, který sníží průhlednost vody a omezí tak vegetaci bentosu. Biodiverzita je zpravidla nižší než u oligotrofního jezera.

**Třetí klasifikaci**, kterou uvádím především z důvodu významnosti dané lokality pro český polární výzkum, vytvořili Nedbalová et al. (2013) na základě studia 29 jezer nacházejících se na Ulu Peninsula na ostrově Jamese Rosse (64°10'S, 57°45'W). Pro rozdělení zdejších jezer do šesti distinktních kategorií posloužily informace o původu, geomorfologických poměrech a hydrologické stabilitě jezer. Ve zkoumaných jezerech byly dále měřeny chemické a fyzikální parametry vody. Výsledné kategorie jsou následující.

- 1) *Stabilní mělká jezera výše položených zarovnaných poloh* – leží na vulkanických substrátech ve vyšších polohách, jsou relativně mělká (zpravidla do 1,5 metru) a malá, nicméně patří mezi nejstarší v regionu (staré stovky až tisíce let).
- 2) *Mělká pobřežní jezera* – nacházejí se v bezprostřední blízkosti moře v nízkých nadmořských výškách. Mají podlouhlý tvar a jsou velmi mělká (do 0,3 metru). Pochází z časného až středního holocénu (stáří tisíce let) a na dně mají mocnou vrstvu sedimentů (>2 metry). Jejich sezonalitu nelze vyloučit.
- 3) *Stabilní jezera ve starých morénách* – jde o trvalá a velice stará jezera. Mají lehce protáhlý tvar a jsou relativně mělká (maximálně zpravidla do 0,5 metru).
- 4) *Malá nestabilní jezera v mladých morénách* – vznikají v čelních morénách ustupujících ledovců. Mají převážně kamenité dno a zpravidla jsou ohrazena ledem. Jsou malá a efemérní (desítky let, maximálně století), ale celkem hluboká.
- 5) *Hluboká kruhová jezera* – nachází se v místech odtávajících kruhových ledovců závětrných stran tabulových vulkanických vrchů. Jejich významným rysem je extenzivní ledová pokrývka, která alespoň částečně přetrvává i přes léto. Jsou stabilní v řádu desítek let, mají velké objemy a relativní i absolutní hloubky.
- 6) *Kotlíková jezera (kettle lake)* – jsou nejmladším, nejméně stabilním a nejhojnějším typem jezera na Ulu Peninsula. Vznikají táním sutí pokrytého ledovce v ledovcových kotlích. Existují roky, maximálně několik desetiletí.

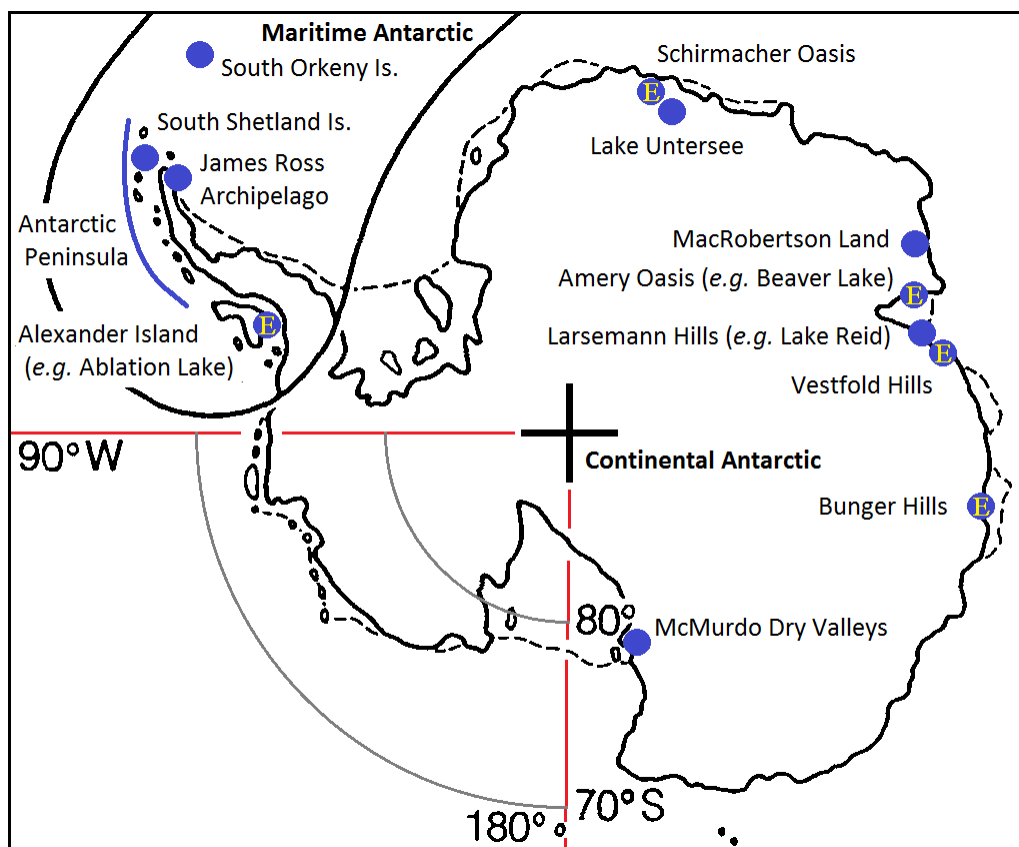
Analýzy chemických a fyzikálních parametrů jezer na Ulu Peninsula ukázaly (krom vlivů popsanych v úvodu kapitoly), že množství a charakter živin obsažených v jezerních ekosystémech souvisí se stářím jezer, např. množství rozpuštěného organického uhlíku a fosforu a roste se stářím jezera. Také biomasa autotrofů je signifikantně větší ve starých jezerech (typ 1, 2, 3) než v jezerech mladých (typ 4, 5, 6).

### 2.3 Lokality výskytu antarktických jezer

Pokud odhlédneme od podledovcových jezer, která se nacházejí pod řádově kilometry (1,75 – 4,5 km) mocnými kontinentálními ledovci západní i východní Antarktidy (Siegert et al. 2005), jsou antarktická jezera vázaná na přilehlé ostrovy, pobřeží kontinentu a několik vnitrozemských nunataků a ablačních území (Priddle and Heywood 1980). Tyto lokality, hostící ve většině případů jak sladká, tak slaná jezera jsou uvedena na obrázku č. 5. Za samostatnou zmínku stojí epišelfová jezera, jelikož tento typ jezer se v současné době vyskytuje téměř výhradně na Antarktidě (Pienitz et al. 2008). Epišelfová jezera severní polokoule, resp. Arktidy jsou dnes extrémně vzácná v důsledku oteplování posledních let, které způsobilo zánik mnoha z nich (např. Mueller et al. 2003). Většina antarktických epišelfových jezer se vyskytuje v její kontinentální části (viz obrázek č. 5) a to v lokalitách Bunger Hills (např. Northern Lake, Transkriptsii Gulf, Southern Lake, Lake Poľanskogo, White Smoke Lake), Amery Oasis (Beaver Lake), Shirmacher Oasis (Gibson and Andersen 2002) a Vestfold Hills (např. Pineapple lake (Karanovic et al. 2014)). Jediná epišelfová jezera



maritimní Antarktidy hostí území Ablation point (Ablation Lake, Moutonée Lake) na Alexandrově ostrově (Heywood 1977).



**Obrázek č. 5:** hlavní lokality výskytu jezer na Antarktidě (vyjma podledovcových jezer). Mapa upravená podle Danks (1999), lokality přidány podle Priddle and Heywood (1980). Místa označená písmenem „E“ hostí i epišelfová jezera, odkazy na výskyt epišelfových jezer jsou uvedeny v textu

### 3. Oživení antarktických sladkovodních jezer

Ačkoliv se může na první pohled zdát, že antarktické prostředí je pro život nevhodné, ve všech dosud zkoumaných jezerech Antarktidy byla nalezena alespoň nějaká jeho forma (Gibson et al. 2006). Dokonce i ultraoligotrofní trvale zamrzlá jezera jsou schopna hostit nejen bakterie a protista, ale i mnohobuněčné živočichy, např. vířníky či korýše (Laybourn-Parry et al. 2001, Hansson et al. 2012).

#### 3.1 Charakter a podmínky prostředí

Extrémní prostředí antarktických jezer, charakteristické celoročně nízkými teplotami, nízkým obsahem živin, extenzivní ledovou pokrývkou, malou dotací fotosynteticky aktivního záření (Laybourn-Parry et al. 2001) a v neposlední řadě vysokou mírou izolovanosti (Huiskes et al. 2006), hostí druhově i funkčně ochuzené ekosystémy (Dartnall and Heywood 1980). U mnoha skupin organismů byl i zde prokázán trend poklesu biodiverzity s rostoucí zeměpisnou šířkou, např. u rozsvívek (Van de Vijver and Beyens 1999), nálevníků (Petz 2003), vířníků či korýšů (Dartnall 2005).

Drtivá většina antarktických jezer je na živiny velmi chudá (ultraoligotrofní až oligotrofní) a jejich recyklace probíhá spíše na povrchu sedimentu než ve vodním sloupci (Gibson et al. 2006). Výjimky tvoří živinami obohacená jezera v blízkosti kolonií ptáků a ploutvonožců (Heywood et al. 1980) a celoročně zamrzlá jezera, v jejichž spodní nemísené vrstvě se mohou živiny snadněji kumulovat (Lizotte 2008). V jezerech obohacených splašky obratlovců pak v biomase i produkci převládá planktonní společenstvo, naopak bentos je značně redukován (Priddle and Heywood 1980).

V ostatních případech jsou nejvýrazněji vyvinuté bentické mikrobiální povlaky, které jsou odpovědné za většinu primární produkce. Bentické společenstvo dominuje ve většině antarktických jezer z několika důvodů. Fyzikální podmínky u dna jsou stálejší než ve vodním sloupci, který je vystaven větším teplotním fluktuacím a zamrznutím, a zároveň je u dna větší koncentrace živin. Na té se podílí jak prostá sedimentace částic obsahujících dusík a fosfor a jejich uvolňování ze sedimentu, tak větší aktivita složek mikrobiální sítě (Vincent et al. 2008).

### **3.2 Biota všeobecně - struktura společenstev a potravní vztahy**

V antarktických jezerech se nevyskytují žádné ryby, bezobratlých živočichů je nemnoho a potravním sítím jednoznačně dominují bakterie a protista (Laybourn-Parry 2002). Dynamiku mikrobiálních populací pravděpodobně velkou měrou ovlivňují i vysoce abundantní viry, které mohou mít i znatelný vliv na cyklus uhlíku v těchto extrémních habitatech (Kepner et al. 1998, Laybourn-Parry et al. 2001).

Životní strategie mnohých protist (např. zlativek a nálevníků) je založena na mixotrofii (Laybourn-Parry 2002), která skýtá adaptivní výhodu ve dvou ohledech. Jednak mohou mixotrofové získávat nedostatkové živiny pohlcováním různých částic a rozpuštěného organického uhlíku, navíc jim přechod k heterotrofii umožňuje zdárně přečkat nedostatek světla v době polární zimy, popř. pod ledovou a sněhovou pokrývkou (Allende and Izaguirre 2003).

Mezi hlavní primární producenty patří sinice, které jsou výraznou složkou fytoplanktonu. Nejvíce z nich spadá do tzv. pikoplanktonu ( $< 2 \mu\text{m}$ ), který spolu s nanoplanktonem ( $2 < 30 \mu\text{m}$ ), do kterého patří např. zelené řasy či zlativky, tvoří v úživných jezerech naprostou většinu celkové biomasy fytoplanktonu (Allende and Izaguirre 2003).

Nejvíce biomasy sinic ovšem obsahují až desítky centimetrů silné bentické mikrobiální povlaky (Vincent 2002). Parker et al. (1982) popsali v McMurdo Dry Valleys zajímavý fenomén, a totiž že u trvale zamrzlých jezer mohou být tyto řasové povlaky (složené především ze sinic a rozsivek) vyzvednuty zachycenými bublinami jimi produkovaného kyslíku k povrchovému ledu, ke kterému mohou přimrznout a díky jeho dynamice (viz kapitola 2.1) postupně proniknout až na povrch, kde jsou rozfoukány větrem, čímž opustí jezerní ekosystém ( $\sim 100 - 1000 \text{ kg}$  organické hmoty/rok). Tento proces je významný především tím, že odstraňuje z trvale zamrzlých jezer živiny a soli, čímž pomáhá udržovat jejich oligotrofii.

Z mnoha skupin protist stojí zmínit rozsivky a nálevníky. Rozsivky jsou významnou složku bentosu, vyznačují se relativně velkou mírou endemismu (Gibson et al. 2006) a díky svým vysoce odolným křemičitým schránkám mají nezanedbatelný význam pro paleolimnologické studie a rekonstrukce vývoje klimatu (Van de Vijver and Beyens 1999). Nálevníci jsou taktéž převážně bentičtí (Petz 2003) a vzhledem k obecně rozšířené mixotrofii se podílí i na primární produkci (Laybourn-Parry 2002).

Charakter sladkovodních společenstev výrazně ovlivňují místy velmi hojné vodní mechy, které nejčastěji vytvářejí kobercové porosty, mohou růst i ve značných hloubkách (až 81 m) (Quesada et al. 2008) a výrazně se podílejí na primární produkci jezer (Priddle 1980). Především pak nabízejí pestrou škálu nik primárně pro epifytické řasy (hlavně rozsivky a sinice) či přisedlé vířníky (Priddle and Dartnall 1978). Dle pozorování, které provedli Priddle and Dartnall (1978) preferuje většina vodních bezobratlých živočichů na Signy Island mechovo-řasové porosty před porosty složenými pouze z řas, ačkoliv se přímo mechy neživí.

Živočichové jsou na Antarktidě zastoupeni jen úzkou výsečí vyšších taxonů (viz tabulka č. 2), přičemž nejběžnějšími živočichy antarktických jezer jsou vířníci (kmen Rotifera (Gibson et al. 2006)), kteří se nacházejí při absenci členovců na vrcholu potravního řetězce. Zdaleka nejvíce vířníků se vyskytuje u dna (Dartnall and Hollowday 1985). Významnou složkou potravních sítí některých jezer jsou pak korýši, kteří dominují zooplanktonu (např. *Boeckella poppei*, Copepoda), tvoří nejvyšší stupně potravního řetězce jezer a mohou významně regulovat populace fytoplanktonu (Hansson 1992), resp. planktonu (Butler et al. 2005). Pokusy Almada et al. (2004) ukázaly, že *Boeckella poppei* spásá výhradně nanoplankton, alternativně pak bentické řasy (dospělci a starší vývojová stadia) a organickou suspenzi (nauplia a juvenilové).

Vzhledem k absenci ryb jsou vrcholovými predátory antarktického kontinentu draví korýši (např. *Parabroteas sarsi*, Copepoda) a vodní hmyz (např. *Lancetes angusticollis*, Coleoptera), pokud jsou vůbec přítomni (Hansson et al. 1993). Sladkovodní hmyz se vyskytuje jen v Subantarktidě (Dartnall 2005) a rozšíření dravého korýše *Parabroteas sarsi* sahá nejdále na jih na Jižní Orkneje (Gibson and Bayly 2007).

Regulační schopnost bezobratlých predátorů, tj. top-down kontrola, není pravděpodobně významná (Hansson et al. 1993, Rautio et al. 2008) a díky jednodušším potravním vztahům a obecně nízké úživnosti antarktických jezer je pro potravní síť důležitá zejména limitace dostupností živin, tj. bottom-up kontrola struktury společenstva (McKenna et al. 2006).

**Tabulka č. 2:** Přehled hlavních skupin zooplanktonu a zoobentosu a počet jejich druhů. Zahrnuje sladká i slaná jezera antarktického kontinentu a Jižních Orknejí (zejm. Signy Island). Upraveno z Rautio et al. (2008), údaje o korýších doplněny podle Karanovic et al. (2014), \*počítány jsou pouze volně plovoucí druhy

Taxon	Počet druhů
Rotifera	62*
Annelida – Oligochaetes	2
Nematoda	<10
Tardigrada	10 – 20
Arthropoda – Acarida – Hydracarina	5
Arthropoda – Insecta – Chironomids	2
Arthropoda – Crustacea	20

### 3.3 Antarktičtí korýši

Odhlédneme-li od oblasti Subantarktidy, kde je celková diverzita crustaceofauny řádově vyšší (Pugh et al. 2002), pak antarktická jezera obývá přibližně 20 druhů korýšů. Ve sladkých vodách žije asi 14 z nich (viz tabulka č. 3 a obrázek č. 6). Všechny druhy, které se vyskytují v maritimní Antarktadě, se objevují i na subantarktické Jižní Georgii (např. Dartnall 2005) a některé z nich i na Falklandských ostrovech (např. Dartnall and Hollwedel 2007), popř. v Jižní Americe. „Maritimní“ *Alona weinecki* a *Macrothrix* sp. obývají mimo Jižní Georgie i další subantarktické ostrovy (Pugh et al. 2002). Oproti tomu druhy kontinentální Antarktidy s výjimkou *Boeckella poppei* se v této oblasti (tj. maritimní Antarktida, Jižní Georgia, Falklandy, Jižní Amerika) nevyskytují a jsou vázány buď pouze na kontinent, nebo v případě *Daphniopsis studeri* jejich rozšíření přesahuje do východní části Subantarktidy (Gibson and Bayly 2007, Karanovic et al. 2014).

**Tabulka č. 3:** Sladkovodní korýši Antarktidy. Upraveno z Gibson and Bayly (2007), doplněno o údaje z Karanovic et al. (2014) a Hansson et al. (2012). Zkratky: AP=Antarktický poloostrov, SOI=Jižní Orkneje, SSI=Jižní Shetlandy, BH=Bunger Hills, VH=Vestfold Hills, LH=Larsemann Hills, AO=Amery Oasis, MRL=MacRobertson Land, MDV=McMurdo Dry Valleys, SG=Jižní Georgia, sub-A=Subantarktida mimo jižní Georgie, FA=Falklandy, SA=Jižní Amerika; \*lokality ležící v kontinentální Antarktadě

Třída	Čeď	Druh	Lokality výskytu	
			Antarktida	Ostatní
Anostraca	Branchinectidae	<i>Branchinecta gaini</i> Daday	AP, SOI, SSI	SG, FA?, SA
Anomopoda	Chydoridae	<i>Alona weinecki</i> Studer	SOI, SSI	SG, sub-A, FA
	Daphniidae	<i>Daphniopsis studeri</i> Rühle	VH*, LH*, MRL*	sub-A
	Macrothricidae	<i>Ilyocryptus brevidentatus</i> Ekman	SOI	SG, FA
<i>Macrothrix</i> sp.		AP, SOI, SSI	SG, sub-A, FA	
Copepoda	Centropagidae	<i>Boeckella</i> sp.	MDV*	
		<i>Boeckella poppei</i> (Mrázek)	AP, SOI, SSI, AO*	SG, FA, SA
		<i>Gladioferens antarcticus</i> Bayly	BH*	
		<i>Parabroteas sarsi</i> (Daday de Déés)	SOI	SG, FA, SA
	Cyclopidae	<i>Diacyclops mirnyi</i> (Borutsky & Vinogradov)	BH*, VH*, LH*	
		<i>Diacyclops kaupi</i> Karanovic et al.	BH*	
		<i>Diacyclops walkeri</i> Karanovic et al.	VH*	
		<i>Diacyclops joycei</i> Karanovic et al.	MDV*	
Ostracoda	Cyprididae	<i>Eucypris fontana</i> (Graf)	SOI	SG
		<i>Notiocypridopsis frigogena</i> (Graf)	SOI	SG

V následující části budou přiblíženy z biogeografického hlediska významné taxony antarktických sladkovodních korýšů.

#### 3.3.1 *Daphniopsis studeri*

Tato perloočka, patřící do rodu s ikonickým gondwanským rozšířením (Crawford 1974), obývá subantarktické ostrovy jižního Indického oceánu a kontinentální oázy Vestfold Hills, Larsemann Hills a MacRobertson Land (Gibson and Bayly 2007). Někteří autoři se domnívají, že kontinentální populace *D. studeri* pochází z holocénní kolonizace z hypotetických refugií na území Subantarktidy (např. Pugh et al. 2002). Nicméně glaciální refugia, hostící sladkovodní ekosystémy v období LGM, nebyla v této oblasti

dosud nalezena (Gibson et al. 2006), na rozdíl od několika lokalit kontinentální Antarktidy, které zahrnují i území dnešního výskytu *D. studeri* v Larsemann Hills (Hodgson et al. 2001, Hodgson et al. 2005). Definitivní zamítnutí hypotézy o holocénní kolonizaci pak přinesla paleolimnologická studie z Lake Reid v Larsemann Hills (Cromer et al. 2006), která jednoznačně prokázala, že *D. studeri* přečkala poslední glaciál *in situ* (viz kapitola 4.4.2).

Stejně jako ostatní zástupci rodu *Daphniopsis* je i *D. studeri* euryhalinní koryš (Hann 1986) a žije ve sladkých, oligohalinních a meromiktických jezerech (Pugh et al. 2002). Její ekologie není příliš prozkoumaná, nicméně v některých mělkých jezerech Antarktidy je blízce asociovaná s periphytonem, který jí poskytuje celoroční zdroj potravy (Pidgeon and Gardiner 1987 podle Gibson et al. 1998) V závislosti na podmínkách prostředí se liší i její životní strategie. Obdobně jako u ostatních perlooček, je populace *D. studeri* složena po většinu času z partenogeneticky se rozmnožujících samic. V jezerech s menším množstvím potravy, resp. její planktonní biomasy, přečkávají *D. studeri* zimu jako dospělci, pokud je habitat úživnější, pak populaci tvoří přes zimu rostoucí juvenilové (Bayliss and Laybourn-Parry 1995) a některé populace *D. studeri* přežívají zimní anoxii svého habitatu v podobě efiipií (Kaup and Burgess 2003 podle Gibson and Bayly 2007).

### 3.3.2 *Boeckella poppei*

*B. poppei* obývá pestrou škálu různých lentických habitatů, od ultraoligotrofních epišelfových jezer (Heywood 1977, Laybourn-Parry et al. 2001) přes malé vodní plochy, které v zimě promrzají až ke dnu, až po eutrofní přes zimu anoxická jezera (Heywood 1970). Areál výskytu tohoto klanonožce zahrnuje všechny významné lokality maritimní Antarktidy, subantarktickou Jižní Georgii, Falklandy i Jižní Ameriku (Gibson and Bayly 2007). Biogeograficky zajímavé jsou populace v Amery Oasis v kontinentální Antarktidě. Zde byla *B. poppei* dosud popsána ze tří jezer (Beaver, Radok, Terrasovoje), přičemž minimálně část dvou zdejších populací (Radok, Terrasovoje Lake) vykazuje zajímavou morfologickou odlišnost<sup>3</sup> oproti ostatním místům výskytu, což může nasvědčovat jejich delší izolaci od lokalit mimo kontinentální Antarktidu (Bayly et al. 2003). Výrazně menší velikost jedinců kontinentálních populací (třetina až polovina délky) může být zapříčiněna drsnějšími podmínkami zdejšího prostředí (Laybourn-Parry et al. 2001). Na základě rozboru DNA v sedimentu Terrasovoje Lake (viz kap. 4.5) provedeném Bissettem et al. (2005) byla doložena přítomnost *B. poppei* v tomto jezeře minimálně po posledních 10 000 let, což by znamenalo buď velmi efektivní post-glaciální kolonizaci jezera, nebo více pravděpodobné přežití *B. poppei* v této oblasti přes LGM (Gibson and Bayly 2007). K areálu výskytu *B. poppei* možná přibude i kontinentální oáza McMurdo Dry Valleys, kde byl nedávno v Lake Hoare nalezen nedospělý jedinec zařazený do rodu *Boeckella* (Hansson et al. 2012). Jak podotkl Heywood (1977), drsnost prostředí epišelfového Ablation Lake na Alexandrově

---

<sup>3</sup> redukce ostnů na endopoditu páté pravé končetiny u samců

ostrově obývaného *B. poppei* je shodná s některými jezery v McMurdo Dry Valleys a pokud by byla *B. poppei* schopna této kontinentální oázy dosáhnout, pak by ji mohla úspěšně kolonizovat.

*B. poppei* je omnivorní klanonožec, živící se dle podmínek prostředí planktonem i bentosem (Almada et al. 2004, Butler et al. 2005). V úživnějších jezerech má ve společenstvu nezanedbatelnou regulační funkci (viz kapitola 3.2) a často je v biomase dominantním živočichem (Izaguirre et al. 2003). Její populace mohou být krom dostupnosti potravy bioticky regulovány predací ze strany *Parabroteas sarsi*, nebo kompeticí s *Branchinecta gaini* (Heywood 1970). Za svou relativní hojnost a úspěšnost v antarktickém prostředí vděčí *B. poppei* schopnosti tvořit trvalá vajíčka, odolávat vysokým teplotním fluktuacím a změnám salinity a schopnosti přežít i při nízkých koncentracích kyslíku (Heywood 1970, Pociacha and Dumont 2007).

### 3.3.3 *Gladioferens antarcticus*

Tento korýš byl dosud popsán ze čtyř celoročně zamrzlých epišelfových jezer v Bunger Hills (White Smoke Lake, Lake Poľanskogo, Southern Lake, Transkriptsii Gulf) a patří tak mezi endemity kontinentální Antarktidy (Bayly et al. 2003). Jeho dlouhotrvajícímu sepjetí s Antarktidou nasvědčuje i recentní areál výskytu rodu *Gladioferens*, který zahrnuje krom Antarktidy ještě estuáry na jižním pobřeží Austrálie a okolo Nového Zélandu, ovšem nepokrývá Subantarktidu a s drobnými výjimkami u dvou druhů ani lokality otevřeného oceánu (Gibson and Bayly 2007). Vzhledem k tomu, že *G. antarcticus* obývá výhradně sladké či mírně slané vody (0,01 – 0,1 ‰) a jeho morfologie je oproti ostatním členům rodu *Gladioferens* zdatelně primitivnější, tak se nezdá pravděpodobné, že by Antarktidu mohl kolonizovat z území mimo kontinent, natož z některé lokality Australasie a proto ho lze považovat za paleoendemita Antarktidy, jehož předci jsou s Antarktidou spjati už od doby jejího vzniku oddělením od Austrálie, ke kterému došlo přibližně před 45 miliony let (Bayly et al. 2003, Gibson and Bayly 2007). Pro tuto hypotézu svědčí i z historicko-geologického hlediska vzájemná blízkost Bunger Hills obývaných *G. antarcticus* a území jihozápadní Austrálie obývané druhem *Gladioferens imparipes* Thomson (Gibson and Bayly 2007)

Ekologie *G. antarcticus* je stále nejasná. Ve všech jezerech, ve kterých se nachází, žije společně s dalším klanonožcem, kterým je *Diacyclops mirnyi*, který zde, dle odebraných vzorků, dosahuje řádově větších populačních hustot. Semikvantitativní analýza zooplanktonu v Transkriptsii Gulf naznačila, že největší populační hustoty dosahují klanonožci blízko hranice mezi okysličenou a anoxickou vodou v hloubkách přes 80 metrů, kde se nejspíše žíví mixotrofními či heterotrofními organismy (Bayly et al. 2003).

### 3.3.4 *Diacyclops michaelseni* group

Druhy této skupiny obývají cirkumantarktickou oblast a Antarktidu samotnou. Jde o jednoznačně kryofilní skupinu, která se nejspíše vyvinula ve sladkých vodách Antarktidy před počátkem zalednění či v některém interglaciálu a v glaciálech kolonizovala Jižní Ameriku a Austrálii (Karanovic et al. 2014). Krom

antarktických druhů sem patří *D. michaelseni* (Mrázek) (Ohňová země, Falklandy, Kerguelen Island) *D. skottsbergi* (Lindberg) (Jižní Patagonie) a *D. cryonastes* Morton (Tasmánie, Nový Jižní Wales) (Morton 1985, Pugh et al. 2002). Donedávna byl na Antarktidě popsán pouze jeden druh, *Diacyclops mirnyi*, který obývá jezera kontinentálních oáz Bunger Hills, Vestfold Hills a Larsemann Hills, nicméně nová studie z dílny Karanovic et al. (2014) odhalila tři nové druhy rodu *Diacyclops* žijící v různých oázách kontinentální Antarktidy, kterými jsou *D. kaupi* (Transkriptsii Gulf v Bunger Hills), *D. walkeri* (Pineapple Lake ve Vestfold Hills), *D. joycei* (Lake Joyce v McMurdo Dry Valleys). Autoři tohoto výzkumu dospívají k závěru, že popis tří nových druhů v takto izolovaných lokalitách daleko spíše nasvědčuje kontinentální speciaci, než kolonizaci z území mimo kontinent, čímž podporují výše zmíněné hypotézy o původnosti alespoň části antarktické crustaceofauny (viz (Gibson and Bayly 2007).

Jednotlivé druhy antarktických zástupců rodu *Diacyclops* se krom morfologie liší i svou ekologií. Zatímco *D. michaelseni* a *D. kaupi* obývají především hlubší části vodního sloupce, tak *D. walkeri* a *D. joycei* žijí pravděpodobně v asociaci s periphytonem. Podobná ekologie ovšem nenasvědčuje větší příbuznosti, neboť z morfologického hlediska není pochyb o tom, že si jsou planktonní *D. kaupi* a perifytický *D. walkeri* bližší (Karanovic et al. 2014).

### 3.3.5 *Branchinecta gaini*

Žábronožka *Branchinecta gaini* Daday, 1910 je největším sladkovodním bezobratlým živočichem Antarktidy (velikost dospělého cca 16 mm) a zároveň jediným zástupcem řádu Anostraca žijícím na tomto kontinentě (Paggi 1996, Hawes 2009). Belk and Brtek (1995) dospěli při sumarizaci diverzity řádu Anostraca k závěru, že rod *Branchinecta* čítá 35 druhů a krom Antarktidy je rozšířen v Jižní Americe (13 druhů), Severní Americe (16 druhů) a Eurasii (6 druhů)<sup>4</sup>.

Žábronožky (Anostraca) jsou poměrně starobylí korýši, jejichž životní strategie spočívá v přežívání v extrémním prostředí, čímž se vyhýbají predaci (Ralph 1967). Některé žábronožky (angl. fairy shrimps) obývají dočasné sladkovodní habitáty (a na krátko rozmrzající polární jezera), ve kterých rychle dokončí svůj vývojový cyklus a nepříznivé období přežívají v podobě odolných vajíček, jiné (angl. brine shrimps, např. *Artemia salina* (Linnaeus, 1758)) unikají predátorům životem na osmoticky extrémních lokalitách (Fryer 2006). Většina druhů se živí nspecifickou filtrací rozpuštěného partikulovaného materiálu, některé žábronožky jsou schopné i seškrabu a ty největší (např. *Branchinecta gigas*, Lynch 1937) jsou karnivorní (Hawes 2008).

---

<sup>4</sup> druh *Branchinecta paludosa* (Müller, 1788) se vyskytuje jak v Severní Americe, tak v Eurasii

### *Recentní rozšíření Branchinecta gaini*

První záznam a následný popis druhu *Branchinecta gaini* pochází z ostrova Petermann nacházejícího se při západním pobřeží Antarktického poloostrova (de Deés 1910). K dnešnímu dni je výskyt *B. gaini* doložen z jižního cípu jihoamerického kontinentu (Rogers et al. 2008), ze subantarktické Jižní Georgie (Dartnall and Heywood 1980) a z lokalit maritimní Antarktidy – ze souostroví Jižní Orkneje (např. Heywood 1967) a Jižní Sheatlandy (např. Pociécha 2007, Pociécha and Dumont 2007) a z ostrovů při západním pobřeží Antarktického poloostrova ležících v zálivu Marguerite Bay (Dartnall 1980, Peck 2004, Hawes 2008, Hawes et al. 2008). Poslední lokalitou, která k výše zmíněným přibyla relativně nedávno je ostrov, resp. souostroví Jamese Rosse na východním pobřeží Antarktického poloostrova (Nedbalová et al. 2009), kde byla *B. gaini* ještě na konci dvacátého století považována za vyhynulou (Björck et al. 1996). Sporná je pak lokalita Falklandských ostrovů, kde byla žábřonožka údajně přítomna (Weller 1975), ovšem při nedávném komplexním limnologickém průzkumu nalezena nebyla (Dartnall and Hollwedel 2007). Výskyt *B. gaini*, ale i ostatních antarktických sladkovodních korýšů, je znázorněn na obrázku č. 6.

### *Vývojový cyklus*

Vývoj *B. gaini* poprvé popsal Jurasz et al. (1983) a je obdobně jako u ostatních žábřonožek nepřímý, se dvěma larválními stadii, *naupliem* (naupliové oko a tři páry končetin) a *metanaupliem* (přibývají čelisti a složené oči) a několika *juvenilními stadii* (mimo jiné postrádají naupliové oko a nemají vyvinuté pohlavní orgány). Dospělci jsou pohlavně dimorfní, samice mají na rozdíl od samců druhý pár tykadel nečláňkovaný a zadečkové články nesou vak na vajíčka. Samci zde mají párový penis. Trvalým stádiem jsou vajíčka, která mají dvě membrány (Jurasz et al. 1983). *B. gaini* přezimuje ve stadiu vajíček (Heywood 1967), která jsou schopna přežít i velmi nízké teploty se spodním limitem – 25 °C (Peck 2004).

Na Jižních Shetlandách trvá aktivní fáze života žábřonožek asi 6 měsíců a to přibližně od listopadu do května. Žábřonožky pohlavně dospívají měsíc po vylíhnutí a jejich rozmnožování začíná v lednu. Rozmnožují se jen jednou za sezónu a po vykladení vajec umírají (Jurasz et al. 1983, Pociécha and Dumont 2007). Na ostrově Anchorage (Marguerite Bay) v nádrži limitované vysycháním byla aktivní fáze životního cyklu žábřonožky zkrácena na cca 2,5 měsíce, což ovšem nevylučuje přežití *B. gaini* i při kratším příznivém období (Hawes et al. 2008).

### *Potrava*

Rozbory obsahu střev *B. gaini*, které provedl Paggi (1996) ukázaly, že potrava této žábřonožky je relativně rozmanitá a zahrnuje nejen nejrůznější druhy řas, ale i zbytky těl mnohých živočichů. Zajímavé je, že se mezi nimi nacházely i zbytky jiných jedinců *Branchinecta gaini* a také klanonožce *Boeckella poppei*, který s žábřonožkou sdílí mnohé lokality svého výskytu. Jelikož *B. gaini* vykazuje relativně komplexní manipulaci s potravou, pozorovanou dříve výhradně u dravých žábřonožek (Hawes 2008), vyvstává otázka, zdali se tato žábřonožka nepřiživuje kanibalismem a neloví také konkurenční klanonožce (Pociécha and Dumont 2007).



Hawes (2008) pak konstatuje, že *Branchinecta gaini* se se svým potravním chováním nachází někde mezi karnivorními druhy žábřonožek a filtrátory *sensu stricto*, jelikož je schopná jak seškrabu, tak manipulace se získaným materiálem.

#### *Fyziologie – teplota a salinita*

Optimální rozmezí teplot pro aktivní fázi života *B. gaini* leží mezi 1 – 10 °C, kdy roste její spotřeba kyslíku lineárně. Za horní hranici dlouhodobého přežití můžeme považovat 15 °C, jelikož přibližně při této teplotě se začíná projevovat kyslíkový deficit. Krátkodobě jsou pak žábřonožky *B. gaini* schopné přežít i teploty vyšší, např. při 25 °C mají 50% úmrtnost za 48 hodin (Peck 2004). Při záporných teplotách vykazují jen slabou schopnost odolávat mrznutí vody a tlaku vznikajícího ledu (Hawes et al. 2008). Vzhledem k přežívání vajíček až do teploty – 25 °C lze konstatovat, že *B. gaini* je schopna v průběhu životního cyklu přežít i 50°C rozpětí teplot (Peck 2004).

Osmotická regulace *B. gaini* vykazuje typické znaky osmoregulace sladkovodních korýšů a koncentrace NaCl a osmotický tlak v její hemolymfě nenasvědčují mořskému ani brakickému původu této žábřonožky (Ralph 1967). Na zvýšený obsah solí ve vodě je *B. gaini* velmi citlivá a nedokáže přežít ve slaných roztocích byť s nízkou koncentrací (Hawes et al. 2008). Tyto závěry potvrzovalo i pozorování Pociěchy and Dumonta (2007), při kterém došlo ve zkoumané lokalitě v květnu 2004 k bouřím a splachu mořské vody do zkoumaného jezera, kde zvýšená salinita (11,5 psu) kompletně vyhubila aktivní část populace *B. gaini*, přičemž populace tolerantnější *Boeckella poppei* tuto událost přežila.

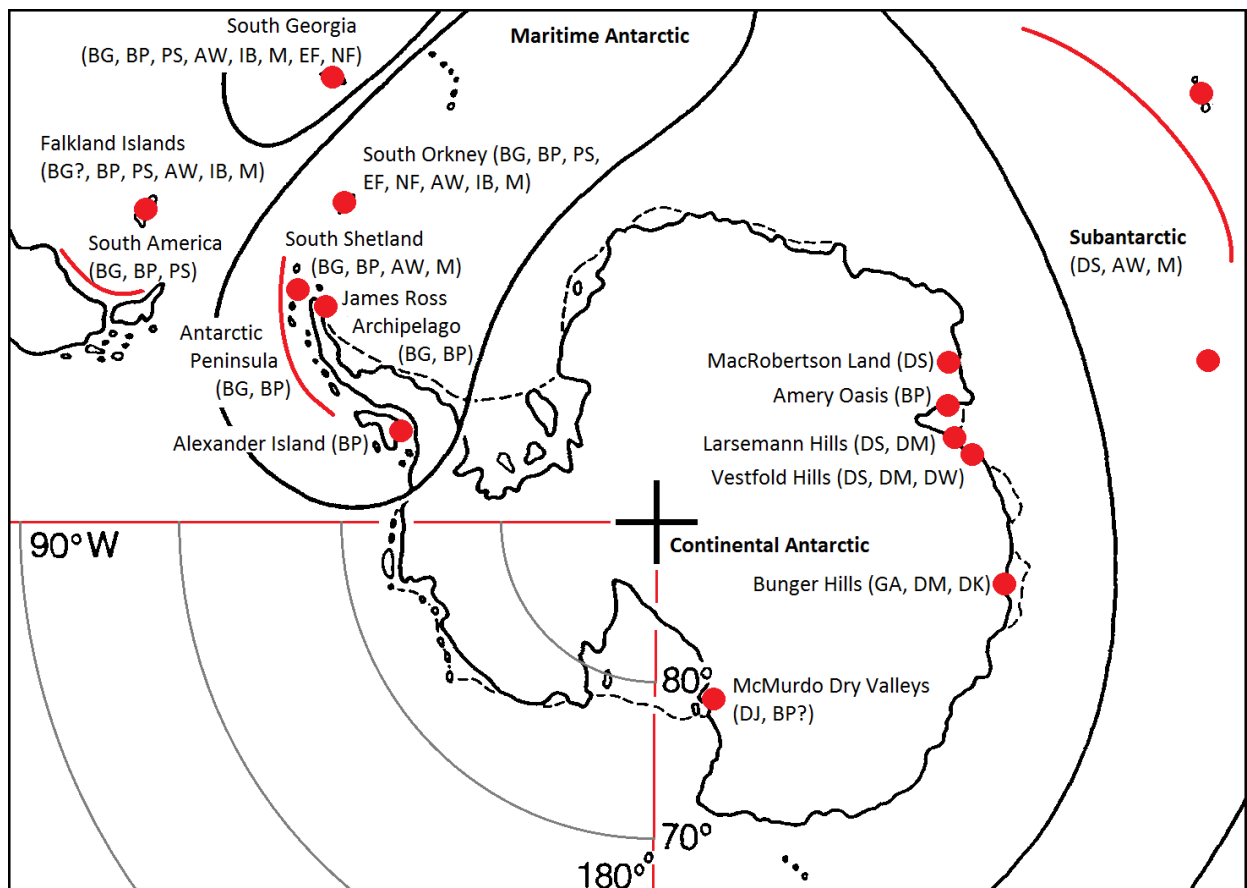
#### *Preferovaný habitat a způsoby disperze*

V jižním Chile, které může být považováno za klimaticky nejvlidnější oblast kterou *B. gaini* obývá, se její výskyt omezuje na mělké vodní plochy, které jsou charakteristické nízkou vodivostí (0,55 mS/cm), nízkými celkovými rozpuštěnými pevnými látkami (0,28 g/l) a nízkými koncentracemi chlorofylu *a* (2,70 µg/l). V chilských jezerech s významně vyššími hodnotami těchto parametrů (3,58 mS/cm, 1,80 mg/l, 12,80 µg/l) se *B. gaini* nenacházela (Rogers et al. 2008). Naproti tomu na Jižních Orknejích obývá *B. gaini* především úživnější turbidní jezera, která se mimo jiné vyznačují vysokými hodnotami chlorofylu *a* (okolo 8 µg/l) (Heywood et al. 1980).

Z hlediska klimatických faktorů je pro výskyt *B. gaini* zásadní dostatečně dlouhé období kladných teplot pro dokončení vývoje (doloženo cca 2,5 měsíce) a přítomnost kapalné vody (Hawes et al. 2008). Dále je limitující obsah solí ve vodě (viz výše) a výskyt predátorů, např. na Jižní Georgii nebyla *B. gaini* v roce 2005 pozorována nejspíše z důvodu hojného výskytu dravého potápníka *Lancetes angusticollis* (Curtis) (Dartnall 2005). Na lokalitách, které sdílí s *Parabroteas sarsi* jsou pak její menší larvální stadia kořistí tohoto klanonožce (Heywood 1967).

Poslední a neméně důležitý faktor, který má zvlášť na Antarktidě velký vliv na distribuci organismů je schopnost disperze, v případě žábřonožek a dalších malých bezobratlých jde o disperzi pasivní. Hawes (2009) dospěl k závěru, že dominantním způsobem šíření *B. gaini* na dlouhé vzdálenosti v Jižním oceánu je

endozoochorie v trávicím traktu ptáků ve fázi odolných vajíček, která se vyznačuje relativně velkou efektivitou, neboť sladkovodní lokality jsou pro ptáky důležitým místem shromažďování, především za účelem koupání a pití. Epizoochorie na nohách a peří ptáků je sice stejně „cílená“ jako endozoochorie, nicméně je vázána na adhezivní schopnosti sedimentu obsahujícího vajíčka a proto nejspíš není na delší vzdálenosti tolik účinná. Hydrochorie je pak omezena na lokální disperzi uvnitř konkrétního povodí. Odhlédneme-li od anthrochorie (šíření člověkem), kterou můžeme považovat za specifický typ zoochorie, pak je posledním možným agens pasivní disperze vítr. Jak potvrdili Vanschoenwinkel et al. (2008), šíření větrem, čili anemochorie, může hrát velkou roli při disperzi drobných vodních živočichů na malé vzdálenosti a to zejména v době nižšího vodního stavu potažmo úplného vyschnutí vodních habitatů, kdy je sediment obsahující vajíčka a kryptobiotická životní stadia vystaven působení větru. K tomuto způsobu disperze může pravděpodobně docházet i u *B. gaini*, neboť obývá i lokality, které vysychají ještě před počátkem zimy, viz Hawes et al. (2008) a kde existuje minimálně měsíc trvající období vhodné pro tento typ transportu (Hawes 2009).



**Obrázek č. 6:** výskyt korýšů na Antarktidě a v jejím okolí. Mapa upravená podle Danks (1999), lokality přidány podle Pugh et al. (2002), Gibson and Bayly (2007), Karanovic et al. (2014) a Nedbalová et al. (2009). Zkratky: BG=*Branchinecta gaini*, AW=*Alona weinecki*, DS=*Daphniopsis studeri*, IB=*Ilyocryptus brevidentatus*, M=*Macrothrix* sp., BP=*Boeckella poppei*, GA=*Gladioferens antarcticus*, PB=*Parabroteas sarsi*, DM=*Diacyclops myrnyi*, DK=*Diacyclops kaupi*, DW=*Diacyclops walkeri*, DJ=*Diacyclops joycei*, EF=*Eucypris fontana*, NF=*Notiocypridopsis frigogena*. Poznámka: na lokalitách mimo maritimní a kontinentální Antraktidu, tj. v Subantarktidě, na Falklandských ostrovech a v Jižní Americe jsou zmíněny jen druhy, které se vyskytují i na Antarktidě

## 4. Paleolimnologický záznam v antarktických jezerech

### 4.1 Význam polární paleolimnologie ve světle současných klimatických změn

Studium antarktických jezerních sedimentů skýtá velký potenciál pro rekonstrukci změn prostředí a to z několika důvodů. Díky absenci antropogenních vlivů na území Antarktidy po většinu holocénu jsou antarktická jezera a informace uložené v jejich sedimentech ideálním materiálem pro rekonstrukci vlivu klimatu na ekosystémy jezer (Jones et al. 2000). K této skutečnosti se přidává i obecně vysoká citlivost polárních jezerních ekosystémů na změny prostředí, která je založena na jejich teplotní blízkosti bodu mrazu, jelikož ledová a sněhová pokrývka zásadně ovlivňuje veškeré ekologické proměnné (viz kap 2.1) určující charakter a společenstvo jezera (Quayle et al. 2002). Navíc Antarktida nabízí širokou škálu environmentálních gradientů, které mohou sloužit jako vhodné analogie pro predikce vývoje prostředí a v neposlední řadě je současná Antarktida místem výrazných a zjevně ambivalentních klimatických změn které dodávají výzkumu zdejšího prostředí další rozměr komplexity (Huiskes et al. 2006).

Nejjasnější informace o charakteru klimatického vývoje nám poskytují přímá meteorologická měření, která na Antarktidě probíhají od počátku 20. století<sup>5</sup>. Kejna (2003) provedl studii, která shrnovala měření teplot antarktických meteorologických stanic z let 1958–2000 a která ukazovala, že na západním pobřeží Antarktického poloostrova v tomto období signifikantně rostla teplota (okolo 0,6 °C/10 let), méně se teplota zvyšovala v McMurdo Dry Valleys a na východním pobřeží Wedellova moře. Na jižním pólu teplota naopak klesala. V letech 1981–2000 vykazovalo klima odlišný trend. Oteplování a růst oceanity Antarktického poloostrova se zpomalily a východní Antarktida se začala ochlazovat (Kejna 2003). Tyto klimatické posuny mají zásadní vliv na jezerní ekosystémy, např. Quayle et al. (2002) na základě zkoumání oligotrofních jezer na Signy Island, patřícího mezi nejrychleji se oteplující místa planety, stanovili, že teplota vody v zimě (červenec/srpen) vzrostla v letech 1980 až 1996 v průměru o 0,9 °C, přičemž ve většině jezer se v tomto období zvýšil řádově i obsah živin, což znatelně změnilo strukturu zdejšího společenstva ve prospěch fytoplanktonu (viz kap. 3.1). Naproti tomu Doran et al. (2002) zkoumající trvale zamrzlá jezera v McMurdo Dry Valleys, zaznamenali mezi léty 1986 až 2000 v létě (prosinec – únor) a na podzim (březen – květen) pokles teploty vzduchu, který byl signifikantně korelován s poklesem větrnosti a s ní spojené oblačnosti. Nižší teplota pak vedla k zesilování jezerního ledu a snižování pronikajícího fotosynteticky aktivního záření, které negativně ovlivnilo produkci zdejších jezer a nejspíš umenšilo i zdejší jezerní společenstva.

Syntéza paleolimnologických dat s přímým pozorováním může poskytnout důležitý vhled do vztahů mezi klimatem, hydrologií a ekosystémem, což je v současnosti hlavním úkolem antarktické limnologie (Lyons et al. 2006). Rozdílné trendy aktuálního vývoje klimatu v různých částech Antarktidy poukazují na větší význam regionálních klimatických změn oproti často prezentovaným globálním průměrným hodnotám (Vaughan et al. 2001). Pochopení příčin těchto změn nám pomůže předvídat rozsah, povahu a směr

---

<sup>5</sup> první antarktická meteorologická stanice *Orcadas* byla založena na Jižních Orknejích v roce 1903 (Kejna 2003)

budoucího vývoje prostředí nejen na Antarktidě a v jejím okolí, ale i v globálním měřítku (Hodgson and Smol 2008), neboť oceánské proudění mezi jižní a severní polokoulí hraje v dynamice glaciálních cyklů velmi výraznou roli (Stocker 2003). Podle modelu vytvořeného Knorrem and Lohmannem (2003) vedlo oteplování Jižního oceánu a přesun teplejší vody na sever na konci posledních dvou glaciálů k znovunastolení termohalinní cirkulace v severním Atlantiku, která pak hrála klíčovou úlohu pro rychlý přechod mezi glaciálem a interglaciálem na severní polokouli.

Krom rekonstruování paleoklimatu, vytváření klimatických modelů, odhalování historie oživení jezer a vývoje jejich povodí nám antarktická paleolimnologie může leccos napovědět i o disperzních a kolonizačních schopnostech jednotlivých taxonů, jelikož Antarktida je charakteristická svým extrémním prostředím co do klimatu, tak dostupnosti (viz Barnes et al. 2006).

## 4.2 Přehled paleolimnologických metod

Pro paleolimnologické rozbory je zásadní správné datování stáří sedimentu. To lze provést mnoha různými metodami. Níže uvedený přehled pochází z Hodgson and Smol (2008) a stejné metody (mimo poslední uvedené) použili např. Hodgson et al. (2001) při zkoumání jezer v Larsemann Hills ve východní Antarktidě.

(1) Radiometrické datování nestabilních izotopů prvků (např.  $^{210}\text{Pb}$ ,  $^{137}\text{Cs}$ ) pro určování stáří nejmladších sedimentů (~100 let). (2) Radiokarbonové datování biologických pozůstatků, například přímým měřením  $^{14}\text{C}$  metodou Accelerated Mass Spectrometry (AMS). (3) Datování stáří jezerních karbonátů řadou  $^{230}\text{Th}/^{234}\text{U}$  s časovým rozpětím od ~1000 let do 400 000 let. (4) Opticky stimulovaná luminiscence (OSL). (5) Křížová kalibrace dat s využitím nezávislých fyzikálních stratigrafických značek jakými jsou např. vulkanická tefra či přítomnost persistentních organických polutantů.

Pro rekonstrukci klimatu je důležitá identifikace vhodných proxy veličin (viz níže) a využití většího počtu z nich (tj. multi-proxy přístup) a pokud možno odfiltrování lokálních vlivů způsobených změnami v povodí jezera a jeho vnitřní dynamikou. Toho lze docílit vhodným výběrem zkoumaných jezer a spárováním těch se stejnou geologií a klimatem, ale s odlišným povodím (Jones et al. 2000).

Mezi proxy veličiny odhalující dávné parametry jezer patří např. (1) diatom-based transfer functions, které na základě struktury společenstva rozsivek zjištělné z jejich křemičitých schránek v sedimentu ukazují na různé charakteristiky jezera. Verleyen et al. (2003) vytvořili pro východoantarktická jezera dvě takovéto funkce, přičemž první z nich je použitelná u hypo-, meso- a hyper-salinních jezer a rekonstruuje vývoj jejich salinity, druhá je pro oligo-salinní jezera, u kterých je nejvíc variability ve složení společenstva rozsivek vysvětleno hloubkou vodního sloupce, neboť většina antarktických rozsivek obývá jezerní dno (viz kap. 3.2). Tyto parametry, tj. salinita a hloubka, mohou posloužit pro rekonstrukci vývoje vodní bilance jezer (např. Verleyen et al. 2004). (2) Tu lze také zjišťovat analýzou stabilních isotopů prvků jakými jsou  $\delta^{18}\text{O}$  a  $\delta^{13}\text{C}$  (Hodgson and Smol 2008), např. rozbory  $\delta^{18}\text{O}_{\text{Si}}$  ve frustulách rozsivek Jižní Georgie jsou korelovány s teplotou, popř. hydrologií jezera a jeho povodí (Rosqvist et al. 1999). (3) Intenzitu pronikajícího UV záření je možné rekonstruovat dle vývoje podílu fotoprotektivních pigmentů (např. sinicového scytoneminu, a

zeaxanthinu ze zelených řas a sinic) a pigmentů odrážejících specifickou koncentraci organické hmoty (např. sinicových karotenoidů, resp. chlorofylu *a*) (Verleyen et al. 2005). Přítomnost určitých pigmentů v sedimentu může odhalovat strukturu společenstva a dominantní metabolické procesy, např. oxýgenní či anoxygenní fotoautotrofii (Squier et al 2002). (4) Pro jezera v bezprostředním okolí ledovce má význam i určování směrů toku ledu podle rozborů rýh a brázd v ledovci (např. Hodgson et al. 2001) a (6) litostratigrafický rozbor sedimentů (např. Verleyen et al. 2003).

Paleolimnologicky hodnotné biologické pozůstatky zahrnují krom již zmíněných rozsivek některá další protista s křemičitými schránkami, např. zlativky (Verleyen et al. 2004), dále pak pylová zrna rostlin, stélky mechů a nejrůznější živočišné fosílie. Mezi ně patří např. loriky vířníků, vajíčka a svlečky želvušek, eřpia a vaječné obaly perlooček, vajíčka, spermatofoxy a fekální pelety buchanek, vajíčka žábronožek a ostatní pozůstatky těl korýšů (Jones et al 2000, Cromer et al. 2006). Některé z těchto mikrofosílií mohou posloužit i jako smysluplné proxy veličiny. Kupříkladu vyšší koncentrace fekálních pelet buchanek v sedimentu může indikovat anoxické či hypersalinní prostředí, ve kterém se tyto struktury díky nižší mikrobiální aktivitě lépe uchovávají (Porter and Robbins 1981). Vyšší poměr mezi množstvím vaječných obalů a eřpií perlooček může poukazovat na environmentální stres, který na daný druh v minulosti působil (Cromer et al. 2006). V neposlední řadě se pro paleolimnologické rekonstrukce začínají využívat i pozůstatky DNA v sedimentu, tímto způsobem byla např. Bissettem et al. (2005) prokázána dlouhodobá přítomnost *B. poppei* v Amery Oasis ve východní Antarktadě (viz kap. 4.5).

### 4.3 Stáří antarktických jezer a počátky jezerní sedimentace

Většina antarktických jezer vázaných na leduprostá území se formovala po LGM v důsledku oteplování, ústupu ledovců a glacioisostatického zdvihu pobřeží (Gibson et al. 2006). V maritimní Antarktadě se počátky postglaciální sedimentace pohybují mezi 9,5 tisíci lety v Marguerite Bay (Hodgson nepublikované výsledky podle Hodgson and Smol 2008), resp. 5,9 tisíci lety na Signy Island (Jones et al. 2000) a 4,7 tisíci lety na ostrově Jamese Rosse (Björck et al. 1996). Sedimentace v kontinentální Antarktadě začala o něco dříve většinou v návaznosti na konec Antarctic Cold Reversal (viz kap. 1.2), např. 12,4 tisíc kal<sup>6</sup> let v Amery Oasis (Wagner et al. 2004) a 9 tisíc kal let na Windmill Islands (Roberts et al. 2004), nicméně deglaciace některých kontinentálních území začala o mnoho dříve (viz dále).

V oázách kontinentální Antarktidy se vyskytují i starší jezera, která existovala v průběhu LGM i před ním, např. v Larsemann Hills jsou jezera stará minimálně 44 tisíc let (Hodgson et al. 2001) popř. ještě starší se nachází v McMurdo Dry Valleys, kde jsou jezera stará i přes 300 tisíc let (Hendy 2000). Některá epišelfová (Beaver Lake, Radok Lake, Transkriptii Gulf) a epiglaciální jezera (Lake Untersee) možná také přečkala LGM, nicméně přímé datování jejich stáří může být výrazně zkresleno např. kontaminací mořským

---

<sup>6</sup> kalibrované roky

$^{14}\text{C}$  či recyklací starých sedimentů<sup>7</sup> (Gibson et al. 2006). Další doklady o výskytu nezaledněných ploch ve východní Antarktidě v době LGM, např. část Bunger Hills je nezaledněná minimálně posledních 40 tisíc let (Gore et al. 2001), část Amery Oasis více jak 2 miliony let (Fink et al. 2006) a McMurdo Dry Valleys dle různých prací dokonce 4,6 – 9 milionů let (Doran et al. 1994 podle Hodgson et al. 2001), mohou vést k domněnce, že se zde mohla jezera dlouhodobě vyskytovat i přes probíhající glaciální cykly.

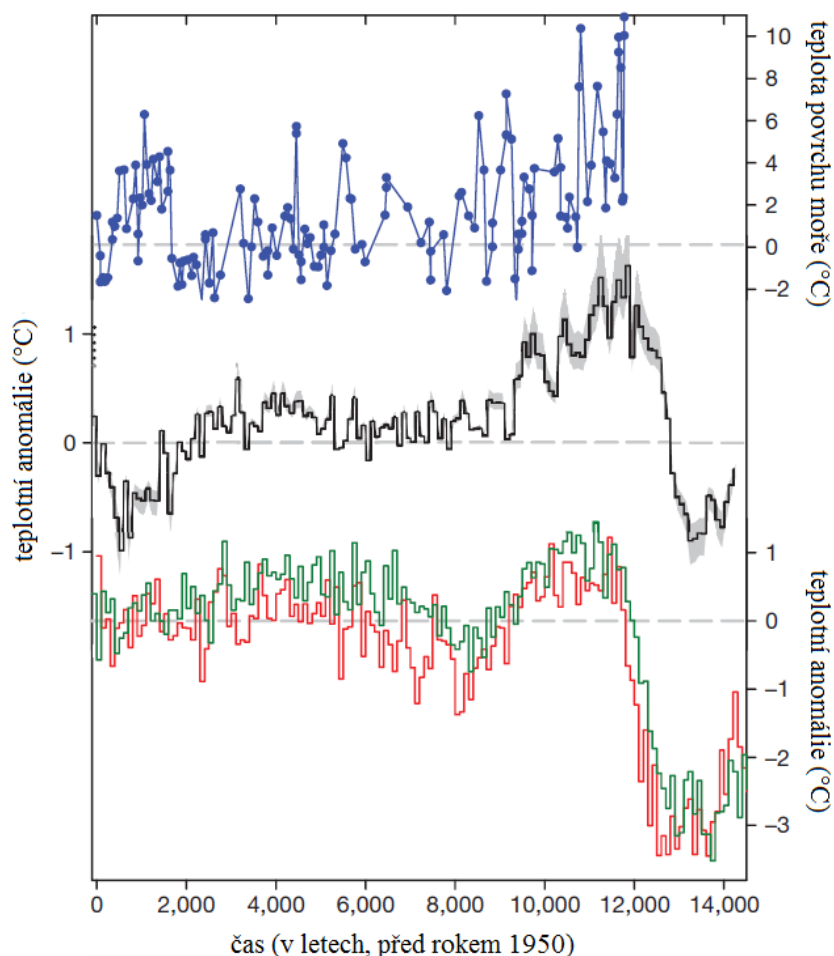
Rozdílné počátky deglaciace jednotlivých území, např. 9,5 tisíc let ostrov Jamese Rosse (Ingólfsson et al. 1992), 12 – 13 tisíc let Vestfold Hills (Roberts and McMinn 1999), 30 tisíc let Bunger Hills (Gore et al. 2001), minimálně 44 tisíc let Larsemann Hills (Hodgson et al. 2001) ukazují, že lokální glaciální maxima mohou být docela odlišná od globálního LGM, stejně tak jako další klimatické posuny (viz následující kapitola) (Wagner et al. 2004).

#### **4.4 Vývoj klimatu v holocénu a jeho důsledky pro oživení Antarktických jezer**

Ačkoliv se různé oblasti Antarktidy svým klimatickým vývojem v průběhu holocénu liší, lze při jejich srovnání odhalit několik obecně platných trendů. Záznamy z ledovcových vrtů kontinentální i maritimní Antarktidy potvrzují velký teplotní skok mezi 12,5 – 11,5 tisíci lety, který byl následován klimatickým optimumem časného holocénu mezi 11,5 – 9 tisíci lety (Jouzel et al. 2001), kdy bylo obecně tepleji než dnes, např. na ostrově Jamese Rosse asi o 1,3 °C (Mulvaney et al. 2012). Východoantarktické lokality pak vykazují před 8 tisíci lety sekundární teplotní minimum, následované fluktuacemi teplot, přičemž poslední teplotní minimum, tzv. Antarktická doba ledová, nastalo asi před 700 lety (Masson et al. 2000). Během ní došlo, stejně tak jako u předchozích minim (tzv. neoglaciací), k lokálním expanzím ledovců napříč Antarktidou (Ingólfsson et al. 1998), nicméně ne všechny zkoumané lokality toto ochlazení, které je dáváno do vztahu s Malou dobou ledovou na severní polokouli, zažily, viz např. ostrov Jamese Rosse (Mulvaney et al. 2012). Poslední klimatický rys společný pro většinu Antarktidy je druhé teplotní optimum holocénu, tzv. hypsithermal středního holocénu (mid-Holocene Hypsithermal, dále jen MHH), který se ovšem na různých místech odehrával v různý čas (asi mezi 4,5 – 2,8 tisíci let) a který se na ekosystémové úrovni projevil trojím způsobem a to (1) zvýšenou mírou sedimentace, (2) vysokou produktivitou a (3) zvýšením biodiverzity stanovišť (Bentley et al. 2009). Podobné důsledky mají zejména v maritimní Antarktidě i současné klimatické změny (Quayle et al. 2002). Ačkoliv je současný růst teploty na Antarktickém poloostrově vysoce neobvyklý, stále nepřekračuje meze klimatické variability pre-antropogenní éry (Mulvaney et al. 2012). Klimatický vývoj v holocénu na vybraných antarktických lokalitách je znázorněn na obrázku č. 6. V následující části bude podrobněji popsán vývoj tří vybraných antarktických jezerních lokalit v průběhu holocénu, dvou z maritimní a jedné z kontinentální Antarktidy, ve kterých byly provedeny komplexní limnologické studie.

---

<sup>7</sup> možné komplikace s datováním antarktických sedimentů shrnul Ingólfsson et al. (1998)



**Obrázek č. 7:** Rekonstrukce vývoje teploty na vybraných lokalitách Antarktidy od ACR do současnosti (Mulvaney et al. 2012, upraveno). Černá stopa ukazuje záznam z ledovcového vrtu na ostrově Jamese Rosse, který je vztažen k teplotnímu průměru z let 1961 – 1990. Červená pochází ledovcového z vrtu z domu C a zelená z ledovcového vrtu ze Země královny Maud. Modrá linie je rekonstrukcí teploty povrchu moře na západním pobřeží Antarktického poloostrova.

#### 4.4.1. Maritimní Antarktida

##### *Signy Island (60°43'S, 45°38'W), ACBR Jižní Orkneje*

K rekonstrukci vývoje jezerních ekosystémů na Signy Island vybrali Jones et al. (2000) dvě v minulosti podrobně studovaná jezera (Heywood Lake, Sombre Lake), která zároveň tvoří vhodou dvojici pro rozlišení lokálních vlivů, tj. vlivů daných charakterem povodí od vlivů regionálních, tj. klimatických. Datování sedimentu prováděli na zbytcích vodních mechů metodou AMS  $^{14}\text{C}$ . Do paleolimnologické analýzy zahrnuli rozsivky, pylová zrna, vajíčka *B. gaini* a *B. poppei*, zbytky roztočů a chlupy ploutvonožců.

Mezi mechy na Signy Island se vyskytují druhy rostoucí jak ve vodě, tak na souši, nicméně stélky vodních jedinců mají odlišitelný, prodloužený morfotyp a v jezerním záznamu dominují. Rozsivky jsou zde jen bentické, zcela chybí centrické taxony, které bývají součástí fytoplanktonu. Celkem bylo v záznamu popsáno asi 100 druhů rozsivek. Pylová zrna nejsou dostatečně hojná, aby se z nich daly vyvodit stratigrafické závěry, nicméně převzují lipnicovité, pravděpodobně místní *D. antarctica* a jihoamerické pyly typ *Nothofagus fusca* (Nothofagaceae), dále pak Compositae, Chenopodiaceae a *Podocarpus* (Podocarpaceae). Méně hojná zrna ze skupiny Mimosaceae a *Eucalyptus* (Myrtaceae) jsou pravděpodobně australského původu. Pylová zrna taxonů severní polokoule (*Quercus*, *Alnus*) jsou natolik vzácná, že možnost kontaminace nelze zcela vyloučit. Z živočišných pozůstatků je třeba rezervovaně interpretovat vajíčka *B.*

*poppei*, neboť snadněji podléhají degradaci než např. vajíčka *B. gaini*. Mezi roztoči chybí vyloženě vodní druhy, jejich pozůstatky jsou pravděpodobně alespoň zčásti tvořeny splachem z povodí. Analýza výše uvedených biologických pozůstatků odhalila tři klimatická období.

*Zóna 1* – deglaciace a formování jezer, chladné podmínky (asi 5900 – 3800 BP)

Nízká sedimentace a z ní plynoucí nízké hodnoty živin a malá produktivita. Brzké osídlení jezer mechy, rozsivkami, ale i *B. gaini* a *B. poppei*. Roztočů a chlupů ploutvonožců je poskrovnu.

*Zóna 2* – „pozdně holocénní klimatické optimum“ (asi 3300 – 1200 BP)

Zřetelně vyšší produktivita a sedimentace v důsledku teplejšího a pravděpodobně vlhčího klimatu. Vysoká abundance vajíček *B. gaini* naznačující velmi vyvinuté a produktivní mikrobiální povlaky. Maximum ve výskytu vajíček *B. poppei* a zbytků roztočů.

*Zóna 3* – ochlazení, nestabilita a současné klimatické změny (asi 1300 BP – současnost)

Pokles produktivity způsobený nižší teplotou a delší ledovou pokrývkou. Nižší abundance všech výše jmenovaných druhů a skupin. Nestabilita povodí dána pravděpodobně neoglaciálním růstem ledovců, který nejspíš částečně koresponduje s Malou dobou ledovou. Závěr tohoto období je charakterizován nárůstem produktivity a sedimentace, který je asociován s hojnějším výskytem ploutvonožců.

### ***Ostrov Jamese Rosse (64°10'S, 57°45'W), ACBR Severovýchodní Antarktický poloostrov***

Paleolimnologie ostrova Jamese Rosse byla zkoumána Björck et al. (1996) podle sedimentů tří, resp. čtyř jezer (Boulder Lake, Keyhole Lake, Terrapin Lake, Hidden Lake<sup>8</sup>). Datování sedimentu bylo provedeno metodou AMS <sup>14</sup>C. V Keyhole Lake byla k dataci využita i vajíčka *B. gaini*. V jezerech byla zkoumána litologie, vývoj obsahu solí a období srážení sádrovce, dále společenstvo rozsivek a výskyt vajíček *B. gaini*.

Období srážení sádrovce korespondovaly s nižším vodním stavem jezer. Rozsivek bylo celkově nalezeno asi 50 druhů. Vajíčka *B. gaini* se objevovala napříč záznamem, i když v jednotlivých jezerech v odlišných obdobích. V Terrapin Lake se *B. gaini* nenacházela. Keyhole Lake hostilo *B. gaini* po většinu své existence až do definitivního vyschnutí před 3000 lety. Nejmladší pozůstatky *B. gaini* (asi od 2000 BP) se nacházejí v Boulder Lake. Jelikož nejsvrchnější část sedimentu byla pravděpodobně v průběhu vzorkování ztracena a *B. gaini* se ve vzorcích objevovala až k této hranici, není možné určit, kdy zde *B. gaini* vymizela. Vzhledem k současnému hojnému výskytu *B. gaini* na ostrově Jamese Rosse (Nedbalová et al. 2009) vyvstává otázka, zdali zde opravdu *B. gaini* během neoglaciálů vyhynula, či jen nebyla výzkumníky nalezena. Na základě rozborů výše uvedených parametrů provedli Björck et al. (1996) paleolimnologickou syntézu, podle které záznam ze sedimentu rozdělil historii ostrova Jamese Rosse přibližně do čtyř období.

---

<sup>8</sup> toto jezero zkoumali Zale and Karlén (1989) a Björck et al. (1996) částečně reinterpretovali jejich výsledky



*Období 1* – aridní a chladné podmínky, které do 4700 BP způsobily deglaciaci Keyhole Lake

*Období 2* – teplé a vlhké klima (4700 – 3000 BP), nárůst srážek a přísunu vody do jezer

*Období 3* – suché a chladné klima po 3000 BP, pokles přísunu vody a snižování hladiny jezer

*Období 4* – nárůst vlhkosti po roce 1500 BP

Zale and Karlén (1989) podle rozboru množství organického materiálu v sedimentu Hidden Lake ještě zmiňují pokles obsahu organické hmoty okolo roku 2000 BP, který dávají do souvislosti s chladnějším podnebím a zřetelné zhoršení klimatu po roce 800 BP. Výzkum vývoje klimatu na ostrově Jamese Rosse získal nedávno silnou datovou oporu v podobě ledovcového vrtu na nejvyšší hoře tohoto ostrova Mount Haddington, který svým záznamem pokryl celý holocén (Mulvaney et al. 2012). Dle záznamu z tohoto vrtu zde vládlo mezi lety 9500 BP a 2500 BP dlouhodobě stabilní klima, teplotně obdobné dnešku, přičemž mezi 5000 – 3000 BP bylo mírně tepleji, což ukazuje na MHH a je i v souladu se závěry Björck et al. (1996). Mezi léty 2500 BP a 400 BP došlo k ochlazení a lokálnímu návratu ledovců a po roce 600 BP začalo oteplování (viz obrázek č. 7). Tyto záznamy ukazují, že k Malé době ledové nedošlo na celém Antarktickém poloostrově. Teploty hladiny oceánu západně od Antarktického poloostrova vykazují v posledních 2000 letech stejné trendy jako teploty na severní polokouli, tedy i Středověké teplé období následované Malou dobou ledovou (Mulvaney et al. 2012), s čímž se alespoň částečně shoduje i vývoj oživení jezer na Signy Island uvedený výše.

#### **4.4.2 Kontinentální Antarktida**

##### ***Larsemann Hills (69°23'S, 76°53'E), ACBR Východní Antarktida***

Tato kontinentální oáza, resp. její poloostrov Broknes, hostí nepřetržitě jezerní ekosystémy minimálně posledních 44 tisíc let a obsahuje tak nejdelší kontinuální paleolimnologický záznam na východní Antarktidě (Hodgson et al. 2001) (viz kap. 4.3). Extrapolace dat pak naznačuje stáří spodních vrstev sedimentu sahající až do předchozího interglaciálu (Hodgson et al. 2005). Druhý velký poloostrov této oázy – Stornes, ztratil ledovcový kryt v průběhu holocénu a jeho jezera zažila, podobně jako jezera mnohde jinde, několik oscilací mezi mořským a sladkovodním prostředím (Verleyen et al. 2004). Zajímavé je, že jezerní sedimentace zde začala před 13,5 tisíci kal lety, kdy většina Antarktidy zažívala ACR. Období MHH proběhlo na poloostrově Stornes mezi 2750 a 2200 kal lety BP.

Vývoj jezer na poloostrově Broknes v průběhu posledního glaciálu mapuje níže uvedená zonace vytvořená Hodgsonem et al. (2005), kterou následně Cromer et al. (2006) doplnili o živočichy (viz obrázek č. 8). Pochází z dnes lehce brakického Lake Reid, které díky svojí vyšší poloze (30 m. n. m.) nebylo v posledním glaciálním cyklu zaplaveno mořem a disponuje konzistentním paleolimnologickým záznamem (Hodgson et al. 2001).

*Zóna 1* – „MIS5e“ interglaciál<sup>9</sup> a vznik Lake Reid (> 42 000 <sup>14</sup>C let BP)

Relativně teplé a vlhké období, vysoké vodní stavy a produktivní bentos. Možná signifikantní přítomnost druhů rozsivek dnes obývajících spíše nižší zeměpisné šířky, resp. Subantarktidu, naznačuje mírnější klima oproti holocénu.

*Zóna 2* – poslední glaciál (> 42 000 – 33 000 <sup>14</sup>C let BP)

Chladné a suché podmínky, nízký vodní stav (okolo 1 metru oproti dnešním 4 metrům) a z něj plynoucí vyšší salinita. Vysoké hodnoty UV záření.

*Zóna 3* – LGM a konec glaciálu (33 000 <sup>14</sup>C let BP – 10 800 cal let BP)

V průběhu LGM pravděpodobně trvale zamrzlé, společenstvu rozsivek dominuje druh *Stauroforma inermis*, jiné druhy se téměř nevyskytují. Množství UV v tomto období kulminuje. Konec glaciálu je postupnější než v jiných lokalitách, chybí doklady o ACR, což je v souladu se záznamem na poloostrově Stornes (viz výše). Do této doby spadají počátky sezónního rozmrzání.

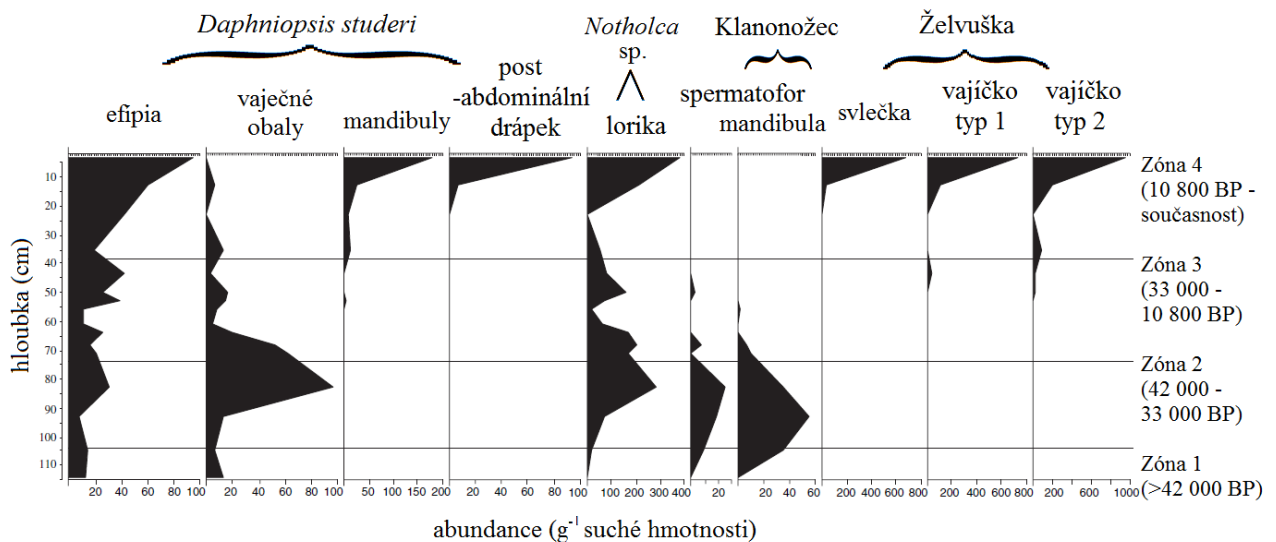
*Zóna 4* – deglaciace a MIS1, tj. holocén (10 800 cal let BP – současnost)

Konec trvalého zalednění jezera. Vyšší vodní stav a teploty korespondují s klimatickým optimumem časného holocénu. Pozdější období je charakteristické postupným růstem salinity a aridity, což může souviset s neoglaciálním ochlazením. Dochází k přechodu k brakickému společenstvu rozsivek.

Rozbor živočišných mikrofosílií ukázal mimo jiné kontinuální výskyt perloočky *D. studeri* a vířníka *Notholca* sp., blíže neidentifikovaný klanonožec žil v Lake Reid po většinu glaciálu, nicméně v době LGM vyhynul (Cromer et al. (2006) (viz obrázek č. 8). Podrobnější rozbor výskytu *D. studeri* v paleolimnologickém záznamu z Lake Reid bude představen v následující kapitole.

---

<sup>9</sup> Marine Isotope Stage 5e – poslední interglaciál podle datování stabilními izotopy mořského dna (Shackleton et al. 2003)



**Obrázek č. 8:** Paleolimnologický záznam z jezera Lake Reid – živočišné mikrofosílie (Cromer et al. 2006, upraveno). Z diagramu jsou vypuštěny nálezy bližší nespecifikovaných vajíček.

#### 4.5 Koryši v paleolimnologickém záznamu antarktických jezer

Paleolimnologických studií, které by cíleně zahrnovaly koryše, není na Antarktidě mnoho a ty nejzajímavější jsou uvedeny v předchozí kapitole. Za zmínku ještě stojí práce Bissetta et al. (2005), provedená v několika jezerech napříč Antarktidou, ve které popisuje novou metodu amplifikace a analýzy krátkých úseků DNA klanonožců pro identifikaci jejich přítomnosti v jezerním sedimentu. Touto technikou se Bissettovi et al. (2005) podařilo prokázat přítomnost *B. poppei* v nejstarších sedimentech Lake Terrasovoje v Amery Oasis, které jsou datovány do doby před 10 tisíci lety, což může značit velmi efektivní kolonizaci této lokality. Dále pak doložil historii výskytu *B. poppei* z lokalit na západním pobřeží Antarktického poloostrova Limnopolar Lake (2020 let) a Lake Boeckella (5850 let). Rozbor sedimentů stejnou metodou v Lake Reid, ve kterém se klanonožci vyskytovali až do doby LGM (Cromer et al. 2006), však jejich přítomnost neodhalil, pravděpodobně z důvodu vyššího stupně degradace jejich DNA ve starších sedimentech (Bissett et al. 2005). Pro srovnání na Signy Island byla *B. poppei* zaznamenána už krátce po vzniku zdejších jezer asi před 5900 lety (Jones et al. 2000).

Analýza sedimentu v Lake Reid, provedená Cromerem et al. (2006) za využití tradičních mikroskopických metod, odhalila kromě dávného výskytu klanonožců v tomto jezeře i zajímavé ekologické nároky *D. studeri*. Vyšší výskyt efípií v záznamu (viz obrázek č. 7) totiž ukazuje na environmentální stres, např. zimní anoxii, kterou v současnosti *D. studeri* v Lake Reid zažívá a přečkává ji právě v podobě efípií. Jelikož nejmenší podíl efípií se nachází v záznamu z doby glaciálu před LGM, lze se domnívat, že nejvíce se této perloočce daří v chladnějších a sušších obdobích na počátku glaciálu, nikoliv v teplejších obdobích interglaciálu. Recentní rozšíření *D. studeri* na Antarktidě je pak možná důsledkem kolonizace právě z této oázy v Larsemann Hills (Cromer et al. 2006).

Posledním druhem, jehož výskyt je podrobněji obsažen i v paleolimnologickém záznamu je *B. gaini*. Její pozůstatky v sedimentech jezer maritimní Antarktidy ukazují, že jde o relativně schopného kolonizátora, neboť se na Signy Island i na ostrově Jamese Rosse (mimo Terrapin Lake) objevuje záhy po ústupu ledovců před 5900 BP, resp. 4700 BP (Jones et al. 2000, Björck et al. 1996). Zajímavým rysem minulých populací *B. gaini* na ostrově Jamese Rosse je, že nejvyšší početnosti dosahovaly v obdobích nejvyšší vodivosti, což Björck et al. (1996) připisuje delšímu období volné vodní hladiny z důvodu vyššího obsahu solí ve vodě, přičemž vysoká koncentrace iontů ze síranu vápenatého, které tvořily ve zkoumaných jezerech hlavní iontovou složku má na dospělé jedince *B. gaini* údajně jen zanedbatelný vliv vyjma více přesycených roztoků, kdy sádrovec pokrývá těla žábřonůžek a zanáší jejich filtrační aparát, čímž snižuje efektivitu sběru potravy. Dočasné vymizení *B. gaini* na ostrově Jamese Rosse v pozdním holocénu nelze bez dalších paleolimnologických studií vyloučit.

## Závěr

Antarktičtí korýši jsou krásným dokladem houževnatosti a přizpůsobivosti živých systémů na extrémní podmínky prostředí. S rostoucími znalostmi o jejich výskytu a evoluční historii se ukazuje, že jsou schopni dlouhodobě přežívat i ve vysoce nehostinném prostředí, jakým Antarktida bezpochyby je a že si zaslouží zvýšený zájem vědců a to z několika následujících důvodů. Jejich přežití na Antarktidě ukazuje na široké spektrum adaptací, které nám krom informací o fyziologických rysech života v takto extrémním prostředí mohou poskytnout zajímavý vhled do disperzních mechanismů a do fungování zdejších ekosystémů vůbec. Navíc má jejich distribuce zajímavé implikace jak v oblasti biogeografie, tak v rámci studia klimatických změn a jejich následků.

Cílem této bakalářské práce bylo shrnout poznatky o výskytu a evoluční historii sladkovodních korýšů na Antarktidě a zároveň popsat prostředí Antarktidy, především pak zdejší sladkovodní ekosystémy. Antarktická sladkovodní jezera v současnosti obývá asi 14 druhů korýšů. V poslední době se ukazuje, že alespoň část z nich je s Antarktidou spjata po velmi dlouhou dobu, např. předci druhu *Gladioferens antarcticus* obývali tuto oblast minimálně od doby před 45 miliony let, tedy před definitivním osamostatněním a izolací Antarktidy. Teorie o post-glaciální kolonizaci antarktických jezer a holocénnímu původu všech zdejších korýšů byla nedávno paleolimnologicky vyvrácena, když se ukázalo, že perloočka *Daphniopsis studeri* přečkala poslední glaciální maximum minimálně v jednom jezeře kontinentální Antarktidy. Druhy maritimní Antarktidy, např. *Boeckella poppei* a *Branchinecta gaini* obývají zdejší jezera už od doby těsně po jejich vzniku v časném holocénu a v současnosti se díky výraznému oteplování a změnám prostředí dá očekávat, že se budou šířit dále na jih. Znalosti změn v rozšíření těchto druhů mohou posloužit jako další střípek do mozaiky poznání současného i minulého vývoje prostředí na Zemi.

Tato literární rešerše by měla posloužit jako výchozí materiál pro budoucí magisterskou diplomovou práci, která by se měla týkat vývoje výskytu žábřonožky *Branchinecta gaini* na ostrově Jamese Rosse, popř. na dalších lokalitách maritimní Antarktidy a v jejím okolí.

## Seznam literatury

- Allegrucci, G., G. Carchini, V. Todisco, P. Convey, and V. Sbordoni. 2006. "A Molecular Phylogeny of Antarctic Chironomidae and Its Implications for Biogeographical History." *Polar Biology* 29 (4): 320–26.
- Allende, L., and I. Izaguirre. 2003. "The Role of Physical Stability on the Establishment of Steady States in the Phytoplankton Community of Two Maritime Antarctic Lakes." *Hydrobiologia* 502 (1-3): 211–24.
- Almada, P., L. Allende, G. Tell, and I. Izaguirre. 2004. "Experimental Evidence of the Grazing Impact of *Boeckella Poppei* on Phytoplankton in a Maritime Antarctic Lake." *Polar Biology* 28 (1): 39–46.
- Barnes, D. K. A., D. A. Hodgson, P. Convey, C. S. Allen, and A. Clarke. 2006. "Incursion and Excursion of Antarctic Biota: Past, Present and Future." *Global Ecology and Biogeography* 15 (2): 121–42.
- Barrett, P. 2003. "Palaeoclimatology: Cooling a Continent." *Nature* 421 (6920): 221–23.
- Bayliss, P. R., and J. Laybourn-Parry. 1995. "Seasonal Abundance and Size Variation in Antarctic Populations of the Cladoceran *Daphniopsis Studeri*." *Antarctic Science* 7 (04): 393–94.
- Bayly, I. a. E., J. a. E. Gibson, B. Wagner, and K. M. Swadling. 2003. "Taxonomy, Ecology and Zoogeography of Two East Antarctic Freshwater Calanoid Copepod Species: *Boeckella Poppei* and *Gladioferens Antarcticus*." *Antarctic Science* 15 (4): 439–48.
- Belk, D., and J. Brtek. 1995. "Checklist of the Anostraca." In *Studies on Large Branchiopod Biology and Aquaculture II*, 315–53. Dordrecht: Springer.
- Bentley, M. J., D. A. Hodgson, J. A. Smith, C. Ó Cofaigh, E. W. Domack, R. D. Larter, S. J. Roberts, et al. 2009. "Mechanisms of Holocene Palaeoenvironmental Change in the Antarctic Peninsula Region." *The Holocene* 19 (1): 51–69.
- Bergstrom, D. M., P. Convey, and A. H. L. Huiskes, eds. 2006. *Trends in Antarctic Terrestrial and Limnetic Ecosystems: Antarctica as a Global Indicator*. Dordrecht: Springer.
- Bergstrom, D. M., D. A. Hodgson, and P. Convey. 2006. "The Physical Setting of the Antarctic." In *Trends in Antarctic Terrestrial and Limnetic Ecosystems*, 15–33. Dordrecht: Springer.
- Bissett, A., J. A. E. Gibson, S. N. Jarman, K. M. Swadling, and L. Cromer. 2005. "Isolation, Amplification, and Identification of Ancient Copepod DNA from Lake Sediments." *Limnology and Oceanography: Methods* 3 (12): 533–42.
- Björck, S., S. Olsson, C. Ellis-Evans, H. Håkansson, O. Humlum, and J. M. de Lirio. 1996. "Late Holocene Palaeoclimatic Records from Lake Sediments on James Ross Island, Antarctica." *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 121 (3–4): 195–220.
- Butler, H., A. Atkinson, and M. Gordon. 2005. "Omnivory and Predation Impact of the Calanoid Copepod *Boeckella Poppei* in a Maritime Antarctic Lake." *Polar Biology* 28 (11): 815–21.
- Chown, S. L., and P. Convey. 2007. "Spatial and Temporal Variability across Life's Hierarchies in the Terrestrial Antarctic." *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 362 (1488): 2307–31.
- Clarke, A., and J. A. Crame. 1992. "The Southern Ocean Benthic Fauna and Climate Change: A Historical Perspective [and Discussion]." *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 338 (1285): 299–309.
- Convey, P., J. A. E. Gibson, C.-D. Hillenbrand, D. A. Hodgson, P. J. A. Pugh, J. L. Smellie, and M. I. Stevens. 2008. "Antarctic Terrestrial Life – Challenging the History of the Frozen Continent?" *Biological Reviews* 83 (2): 103–17.
- Crawford, A. R. 1974. "A Greater Gondwanaland." *Science* 184 (4142): 1179–81.
- Cromer, L., J. A. E. Gibson, K. M. Swadling, and D. A. Hodgson. 2006. "Evidence for a Lacustrine Faunal Refuge in the Larsemann Hills, East Antarctica, during the Last Glacial Maximum." *Journal of Biogeography* 33 (7): 1314–23.
- Danks, H. V. 1999. "Life Cycles in Polar Arthropods—flexible or Programmed?" *European Journal of Entomology* 96: 83–102.
- Dartnall, H. J. G. 1980. "Freshwater Biology at Rothera Point, Adelaide Island: 1. General Description of the Pools and the Fauna." *British Antarctic Survey Bulletin*, no. 50: 51–54.

- . 2005. “Freshwater Invertebrates of Subantarctic South Georgia.” *Journal of Natural History* 39 (37): 3321–42.
- Dartnall, H. J. G., and R. B. Heywood. 1980. “The Freshwater Fauna of South Georgia.” *British Antarctic Survey Bulletin*, no. 50: 115–17.
- Dartnall, H. J. G., and E. D. Hollowday. 1985. *Antarctic Rotifers*. Vol. 100. Cambridge: British Antarctic Survey.
- Dartnall, H. J. G., and W. Hollwedel. 2007. “A Limnological Reconnaissance of the Falkland Islands; with Particular Reference to the Waterfleas (Arthropoda: Anomopoda).” *Journal of Natural History* 41 (21–24): 1259–1300.
- De Deés, E. D. 1910. “Quelques Phyllopoies Anostracés Nouveaux.” *Annales Des Sciences Naturelles. Zoologie et Biologie Animale* 12. <http://www.biodiversitylibrary.org/part/82975>.
- Doran, P. T., J. C. Priscu, W. B. Lyons, J. E. Walsh, A. G. Fountain, D. M. McKnight, D. L. Moorhead, et al. 2002. “Antarctic Climate Cooling and Terrestrial Ecosystem Response.” *Nature* 415 (6871): 517–20.
- \*Doran, P. T., R. A. Wharton Jr, and W. B. Lyons. 1994. “Paleolimnology of the McMurdo Dry Valleys, Antarctica.” *Journal of Paleolimnology* 10 (2): 85–114.
- Duxbury, N. S., I. A. Zotikov, K. H. Nealson, V. E. Romanovsky, and F. D. Carsey. 2001. “A Numerical Model for an Alternative Origin of Lake Vostok and Its Exobiological Implications for Mars.” *Journal of Geophysical Research: Planets (1991–2012)* 106 (E1): 1453–62.
- Fink, D, B Mckelvey, M Hambrey, D Fabel, and R Brown. 2006. “Pleistocene Deglaciation Chronology of the Amery Oasis and Radok Lake, Northern Prince Charles Mountains, Antarctica.” *Earth and Planetary Science Letters* 243 (1–2): 229–43.
- Fryer, G. 2006. “The Brine Shrimp’s Tale: A Topsy Turvy Evolutionary Fable.” *Biological Journal of the Linnean Society* 88 (3): 377–82.
- Gibson, J. A. E., and D. T. Andersen. 2002. “Physical Structure of Epishelf Lakes of the Southern Bunge Hills, East Antarctica.” *Antarctic Science* 14 (03): 253–61.
- Gibson, J. A. E., and I. A. E. Bayly. 2007. “New Insights into the Origins of Crustaceans of Antarctic Lakes.” *Antarctic Science* 19 (02): 157–64.
- Gibson, J. A. E., and H. R. Burton. 1996. “Meromictic Antarctic Lakes as Recorders of Climate Change: The Structures of Ace and Organic Lakes, Vestfold Hills, Antarctica.” In *Papers and Proceedings of the Royal Society of Tasmania*, 130:73–78.
- Gibson, J. A. E., H. J. G. Dartnall, and K. M. Swadling. 1998. “On the Occurrence of Males and Production of Ehippial Eggs in Populations of *Daphniopsis Studeri* (Cladocera) in Lakes of the Vestfold and Larsemann Hills, East Antarctica.” *Polar Biology* 19 (2): 148–50.
- Gibson, J. A. E., A. Wilmotte, A. Taton, B. Van de Vijver, L. Beyens, and H. J. G. Dartnall. 2006. “Biogeographic Trends in Antarctic Lake Communities.” In *Trends in Antarctic Terrestrial and Limnetic Ecosystems*, 71–99. Dordrecht: Springer.
- Gore, D. B., E. J. Rhodes, P. C. Augustinus, M. R. Leishman, E. A. Colhoun, and J. Rees-Jones. 2001. “Bunge Hills, East Antarctica: Ice Free at the Last Glacial Maximum.” *Geology* 29 (12): 1103–6.
- Hann, B. J. 1986. “Revision of the Genus *Daphniopsis* Sars, 1903 (Cladocera: Daphniidae) and a Description of *Daphniopsis Chilensis*, New Species, from South America.” *Journal of Crustacean Biology* 6 (2): 246–63.
- Hansson, L.-A. 1992. “The Role of Food Chain Composition and Nutrient Availability in Shaping Algal Biomass Development.” *Ecology* 73 (1): 241–47.
- Hansson, L.-A., S. Hylander, H. J. G. Dartnall, S. Lidström, and J-E. Svensson. 2012. “High Zooplankton Diversity in the Extreme Environments of the McMurdo Dry Valley Lakes, Antarctica.” *Antarctic Science* 24 (02): 131–38.
- Hansson, L.-A., M. Lindell, and L. J. Tranvik. 1993. “Biomass Distribution among Trophic Levels in Lakes Lacking Vertebrate Predators.” *Oikos* 66 (1): 101–6.
- Hawes, T. C. 2008. “Feeding Behaviour in the Antarctic Fairy Shrimp, *Branchinecta Gaini*.” *Polar Biology* 31 (10): 1287–89.
- . 2009. “Origins and Dispersal of the Antarctic Fairy Shrimp.” *Antarctic Science* 21 (05): 477–82.

- Hawes, T. C., M. R. Worland, and J. S. Bale. 2008. "Physiological Constraints on the Life Cycle and Distribution of the Antarctic Fairy Shrimp *Branchinecta Gaini*." *Polar Biology* 31 (12): 1531–38.
- Hendy, C. H. 2000. "Late Quaternary Lakes in the McMurdo Sound Region of Antarctica." *Geografiska Annaler: Series A, Physical Geography* 82 (2-3): 411–32.
- Heywood, R. B. 1967. "The Freshwater Lakes of Signy Island and Their Fauna." *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences* 252 (777): 347–62.
- . 1970. "Ecology of the Fresh-Water Lakes of Signy Island, South Orkney Islands: III. Biology of the Copepod *Pseudoboeckella Silvestri* Daday (Calanoida, Centropagidae)." *British Antarctic Survey Bulletin*, no. 23: 1–17.
- . 1977. "A Limnological Survey of the Ablation Point Area, Alexander Island, Antarctica." *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. B, Biological Sciences* 279 (963): 39–54.
- Heywood, R. B., H. J. G. Dartnall, and J. Priddle. 1980. "Characteristics and Classification of the Lakes of Signy Island, South Orkney Islands, Antarctica." *Freshwater Biology* 10 (1): 47–59.
- Hodgson, D.A., P.E. Noon, W. Vyverman, C.L. Bryant, D.B. Gore, P. Appleby, M. Gilmour, et al. 2001. "Were the Larsemann Hills Ice-Free through the Last Glacial Maximum?" *Antarctic Science* 13 (04): 440–54.
- Hodgson, D. A., and J. P. Smol. 2008. "High-Latitude Paleolimnology." In *Polar Lakes and River: Limnology of Arctic and Antarctic Aquatic Ecosystems*, Ed. Vincent, W. F., and J. Laybourn-Parry, 43–64. Oxford: Oxford University Press.
- Hodgson, D. A., E. Verleyen, K. Sabbe, A. H. Squier, B. J. Keely, M. J. Leng, K. M. Saunders, and W. Vyverman. 2005. "Late Quaternary Climate-Driven Environmental Change in the Larsemann Hills, East Antarctica, Multi-Proxy Evidence from a Lake Sediment Core." *Quaternary Research* 64 (1): 83–99.
- Holdgate, M. W. 1977. "Terrestrial Ecosystems in the Antarctic." *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences* 279 (963): 5–25.
- Hughes, K. A., S. Ott, M. Bölter, and P. Convey. 2006. "Colonisation Processes." In *Trends in Antarctic Terrestrial and Limnetic Ecosystems*, 35–54. Dordrecht: Springer.
- Huiskes, A. H. L., P. Convey, and D. M. Bergstrom. 2006. "Trends in Antarctic Terrestrial and Limnetic Ecosystems: Antarctica as a Global Indicator." In *Trends in Antarctic Terrestrial and Limnetic Ecosystems*, 1–13. Dordrecht: Springer.
- Ingólfsson, Ó., C. Hjort, P. A. Berkman, S. Björck, E. Colhoun, I. D. Goodwin, B. Hall, et al. 1998. "Antarctic Glacial History since the Last Glacial Maximum: An Overview of the Record on Land." *Antarctic Science* 10 (03): 326–44.
- Ingólfsson, Ó., C. Hjort, S. Björck, and R. I. L. Smith. 1992. "Late Pleistocene and Holocene Glacial History of James Ross Island, Antarctic Peninsula." *Boreas* 21 (3): 209–22.
- Izaguirre, I., L. Allende, and M. C. Marinone. 2003. "Comparative Study of the Planktonic Communities of Three Lakes of Contrasting Trophic Status at Hope Bay (Antarctic Peninsula)." *Journal of Plankton Research* 25 (9): 1079–97.
- Jones, V. J., D. A. Hodgson, and A. Chepstow-Lusty. 2000. "Palaeolimnological Evidence for Marked Holocene Environmental Changes on Signy Island, Antarctica." *The Holocene* 10 (1): 43–60.
- Jouzel, J., N. I. Barkov, J. M. Barnola, M. Bender, J. Chappellaz, C. Genthon, V. M. Kotlyakov, et al. 1993. "Extending the Vostok Ice-Core Record of Palaeoclimate to the Penultimate Glacial Period." *Nature* 364 (6436): 407–12.
- Jouzel, J., V. Masson, O. Cattani, S. Falourd, M. Stievenard, B. Stenni, A. Longinelli, et al. 2001. "A New 27 Ky High Resolution East Antarctic Climate Record." *Geophysical Research Letters* 28 (16): 3199–3202.
- Jurasz, W., W. Kittel, and P. Presler. 1983. "Life Cycle of *Branchinecta Gaini* Daday, 1910, (Branchiopoda, Anostraca) from King George Island, South Shetland Islands\*)." *Polish Polar Research* 4 (1-4): 143–54.
- Karanovic, T., J. A. E. Gibson, I. Hawes, D. T. Andersen, and M. I. Stevens. 2014. "Diacyclops (Copepoda: Cyclopoida) in Continental Antarctica, Including Three New Species." *Antarctic Science* 26 (03): 250–60.



- \*Kaup, E., and J. S. Burgess. 2003. "Natural and Human Impacted Stratification in the Shallow Lakes of the Larsemann Hills, Antarctica." In *Antarctic Biology in a Global Context*, Ed. Huiskes A. H. L., W. W. C. Gieskes, J. Rozema, R. M. L. Schorno, S. M. Van Der Vies, and W. J. Wolff, 313–17. Leiden: Backhuys Publishers.
- Kejna, M. 2003. "Trends of Air Temperature of the Antarctic during the Period 1958–2000." *Polish Polar Research* 24 (2): 99–126.
- Kepner, R. L., R. A. Wharton, and C. A. Suttle. 1998. "Viruses in Antarctic Lakes." *Limnology and Oceanography* 43 (7): 1754–61.
- Knorr, G., and G. Lohmann. 2003. "Southern Ocean Origin for the Resumption of Atlantic Thermohaline Circulation during Deglaciation." *Nature* 424 (6948): 532–36.
- Lawver, L. A., and L. M. Gahagan. 2003. "Evolution of Cenozoic Seaways in the Circum-Antarctic Region." *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 198 (1-2): 11–37.
- Laybourn-Parry, J. 2002. "Survival Mechanisms in Antarctic Lakes." *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 357 (1423): 863–69.
- Laybourn-Parry, J., J. S. Hofer, and R. Sommaruga. 2001. "Viruses in the Plankton of Freshwater and Saline Antarctic Lakes." *Freshwater Biology* 46 (9): 1279–87.
- Laybourn-Parry, J., and D. A. Pearce. 2007. "The Biodiversity and Ecology of Antarctic Lakes: Models for Evolution." *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 362 (1488): 2273–89.
- Laybourn-Parry, J., W. C. Quayle, T. Henshaw, A. Ruddell, and H. J. Marchant. 2001. "Life on the Edge: The Plankton and Chemistry of Beaver Lake, an Ultra-Oligotrophic Epishelf Lake, Antarctica." *Freshwater Biology* 46 (9): 1205–17.
- Lizotte, M. P. 2008. "Phytoplankton and Primary Production." In *Polar Lakes and River: Limnology of Arctic and Antarctic Aquatic Ecosystems*, Ed. Vincent, W. F., and J. Laybourn-Parry, 157–78. Oxford: Oxford University Press.
- Lyons, W. B., J. Laybourn-Parry, K. A. Welch, and J. C. Prisco. 2006. "Antarctic Lake Systems and Climate Change." In *Trends in Antarctic Terrestrial and Limnetic Ecosystems*, 273–95. Dordrecht: Springer.
- Marshall, D. J., and L. Coetzee. 2000. "Historical Biogeography and Ecology of a Continental Antarctic Mite Genus, *Maudheimia* (Acari, Oribatida): Evidence for a Gondwanan Origin and Pliocene-Pleistocene Speciation." *Zoological Journal of the Linnean Society* 129 (1): 111–28.
- Maslen, N.R., and P. Convey. 2006. "Nematode Diversity and Distribution in the Southern Maritime Antarctic—clues to History?" *Soil Biology and Biochemistry* 38 (10): 3141–51.
- Masson, V., F. Vimeux, J. Jouzel, V. Morgan, M. Delmotte, P. Ciais, C. Hammer, et al. 2000. "Holocene Climate Variability in Antarctica Based on 11 Ice-Core Isotopic Records." *Quaternary Research* 54 (3): 348–58.
- McKenna, K.C., D.L. Moorhead, E.C. Roberts, and J. Laybourn-Parry. 2006. "Simulated Patterns of Carbon Flow in the Pelagic Food Web of Lake Fryxell, Antarctica: Little Evidence of Top-down Control." *Ecological Modelling* 192 (3-4): 457–72.
- Morgan, F., G. Barker, C. Briggs, R. Price, and H. Keys. 2007. *Environmental Domains of Antarctica Version 2.0 Final Report*. Manaaki Whenua Landcare Research New Zealand Ltd.
- Morton, D. W. 1985. "Revision of the Australian Cyclopidae (Copepoda: Cyclopoida). I. *Acanthocyclops* Kiefer, *Diacyclops* Kiefer and *Australocyclops*, Gen. Nov." *Marine and Freshwater Research* 36 (4): 615–34.
- Mueller, D. R., W. F. Vincent, and M. O. Jeffries. 2003. "Break-up of the Largest Arctic Ice Shelf and Associated Loss of an Epishelf Lake." *Geophysical Research Letters* 30 (20).
- Mulvaney, R., N. J. Abram, R. C. A. Hindmarsh, C. Arrowsmith, L. Fleet, J. Triest, L. C. Sime, O. Alemany, and S. Foord. 2012. "Recent Antarctic Peninsula Warming Relative to Holocene Climate and Ice-Shelf History." *Nature* 489 (7414): 141–44.
- Nedbalová, L., J. Elster, J. Komárek, and D. Nývlt. 2009. "Lake Ecosystems of James Ross Island: Short Characteristics." In *Structure and Function of Antarctic Terrestrial Ecosystems*, 33–34. Brno: Masaryk University.
- Nedbalová, L., D. Nývlt, J. Kopáček, M. Šobr, and J. Elster. 2013. "Freshwater Lakes of Ulu Peninsula, James Ross Island, North-East Antarctic Peninsula: Origin, Geomorphology and Physical and Chemical Limnology." *Antarctic Science* 25 (03): 358–72.

- Paggi, J. C. 1996. "Feeding Ecology of Branchinecta Gaini (Crustacea: Anostraca) in Ponds of South Shetland Islands, Antarctica." *Polar Biology* 16 (1): 13–18.
- Parker, B. C., G. M. Simmons, R. A. Wharton, K. G. Seaburg, and F. G. Love. 1982. "Removal of Organic and Inorganic Matter from Antarctic Lakes by Aerial Escape of Bluegreen Algal Mats." *Journal of Phycology* 18 (1): 72–78.
- Peat, H. J., A. Clarke, and P. Convey. 2007. "Diversity and Biogeography of the Antarctic Flora." *Journal of Biogeography* 34 (1): 132–46.
- Peck, L. S. 2004. "Physiological Flexibility: The Key to Success and Survival for Antarctic Fairy Shrimps in Highly Fluctuating Extreme Environments." *Freshwater Biology* 49 (9): 1195–1205.
- Peck, L. S., P. Convey, and D. K. A. Barnes. 2005. "Environmental Constraints on Life Histories in Antarctic Ecosystems: Tempos, Timings and Predictability." *Biological Reviews* 81 (01): 75–109.
- Petit, J.-R., J. Jouzel, D. Raynaud, N. I. Barkov, J.-M. Barnola, I. Basile, M. Bender, et al. 1999. "Climate and Atmospheric History of the Past 420,000 Years from the Vostok Ice Core, Antarctica." *Nature* 399 (6735): 429–36.
- Petz, W. 2003. "Ciliate Biodiversity in Antarctic and Arctic Freshwater Habitats—a Bipolar Comparison." *European Journal of Protistology* 39 (4): 491–94.
- \*Pidgeon, R. W. J., and G. Gardiner. 1987. *Freshwater Fauna of the Larsemann Hills. 1986–87 Australian Antarctic Research Program, Initial Field Reports*. Australian Antarctic Research Program, Antarctic Division, Hobart.
- Pienitz, R., P. T. Doran, and S. F. Lamoureux. 2008. "Origin and Geomorphology of Lakes in the Polar Regions." In *Polar Lakes and River: Limnology of Arctic and Antarctic Aquatic Ecosystems*, Ed. Vincent, W. F., and J. Laybourn-Parry, 25–41. Oxford: Oxford University Press.
- Pociecha, A. 2007. "Effect of Temperature on the Respiration of an Antarctic Freshwater Anostracan, Branchinecta Gaini Daday 1910, in Field Experiments." *Polar Biology* 30 (6): 731–34.
- Pociecha, A., and H. J. Dumont. 2007. "Life Cycle of Boeckella Poppei Mrazek and Branchinecta Gaini Daday (King George Island, South Shetlands)." *Polar Biology* 31 (2): 245–48.
- Porter, K. G., and E. I. Robbins. 1981. "Zooplankton Fecal Pellets Link Fossil Fuel and Phosphate Deposits." *Science* 212 (4497): 931–33.
- Priddle, J. 1980. "The Production Ecology of Benthic Plants in Some Antarctic Lakes: I. In Situ Production Studies." *The Journal of Ecology* 68 (1): 141–53.
- Priddle, J., and H. J. G. Dartnall. 1978. "The Biology of an Antarctic Aquatic Moss Community." *Freshwater Biology* 8 (5): 469–80.
- Priddle, J., and R. B. Heywood. 1980. "Evolution of Antarctic Lake Ecosystems." *Biological Journal of the Linnean Society* 14 (1): 51–66.
- Priscu, J. C., C. H. Fritsen, E. E. Adams, S. Giovannoni, H. W. Paerl, C. P. McKay, P. T. Doran, D. A. Gordon, B. D. Lanoil, and J. L. Pinckney. 1998. "Perennial Antarctic Lake Ice: An Oasis for Life in a Polar Desert." *Science* 280 (5372): 2095–98.
- Pugh, P. J. A., and P. Convey. 2008. "Surviving out in the Cold: Antarctic Endemic Invertebrates and Their Refugia." *Journal of Biogeography* 35 (12): 2176–86.
- Pugh, P. J. A., H. J. G. Dartnall, and S. J. McInnes. 2002. "The Non-Marine Crustacea of Antarctica and the Islands of the Southern Ocean: Biodiversity and Biogeography." *Journal of Natural History* 36 (9): 1047–1103.
- Quayle, W. C., L. S. Peck, H. Peat, J. C. Ellis-Evans, and P. R. Harrigan. 2002. "Extreme Responses to Climate Change in Antarctic Lakes." *Science* 295 (5555): 645–645.
- Quesada, A., E. Fernandez-Valiente, I. Hawes, C. Howard-Williams, and W. F. Vincent. 2008. "Benthic Primary Production in Polar Lakes and Rivers." In *Polar Lakes and River: Limnology of Arctic and Antarctic Aquatic Ecosystems*, Ed. Vincent, W. F., and J. Laybourn-Parry, 179–96. Oxford: Oxford University Press, Oxford.
- Ralph, R. 1967. "The Osmotic and Ionic Regulation of Branchinecta Gaini Daday." *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences* 252 (777): 339–41.

- Rautio, M., I. Bayly, J. Gibson, and M. Nyman. 2008. "Zooplankton and Zoobenthos in High-Latitude Water Bodies." In *Polar Lakes and River: Limnology of Arctic and Antarctic Aquatic Ecosystems*, Ed. Vincent, W. F., and J. Laybourn-Parry, 231–47. Oxford: Oxford University Press.
- Roberts, D., and A. McMinn. 1999. "A Diatom-Based Palaeosalinity History of Ace Lake, Vestfold Hills, Antarctica." *The Holocene* 9 (4): 401–8.
- Roberts, D., A. McMinn, H. Cremer, D. B. Gore, and M. Melles. 2004. "The Holocene Evolution and Palaeosalinity History of Beall Lake, Windmill Islands (East Antarctica) Using an Expanded Diatom-Based Weighted Averaging Model." *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 208 (1-2): 121–40.
- Rogers, D. C., P. de los Ríos, and N. Rivera. 2008. "Branchinecta Gaini Daday, 1910 (Branchiopoda, Anostraca) as a Bioindicator of Oligotrophic and Low Conductivity Shallow Ponds in Southern Chilean Patagonia." *Crustaceana* 81 (9): 1025–34.
- Rosqvist, G. C., M. Rietti-Shati, and A. Shemesh. 1999. "Late Glacial to Middle Holocene Climatic Record of Lacustrine Biogenic Silica Oxygen Isotopes from a Southern Ocean Island." *Geology* 27 (11): 967–70.
- Shackleton, N. J., M. F. Sánchez-Goñi, D. Pailler, and Y. Lancelot. 2003. "Marine Isotope Substage 5e and the Eemian Interglacial." *Global and Planetary Change* 36 (3): 151–55.
- Siegert, M. J., S. Carter, I. Tabacco, S. Popov, and D. D. Blankenship. 2005. "A Revised Inventory of Antarctic Subglacial Lakes." *Antarctic Science* 17 (03): 453–60.
- Squier, A. H., D. A. Hodgson, and B. J. Keely. 2002. "Sedimentary Pigments as Markers for Environmental Change in an Antarctic Lake." *Organic Geochemistry* 33 (12): 1655–65.
- Squyres, S. W., D. W. Andersen, S. S. Nedell, and R. A. Wharton. 1991. "Lake Hoare, Antarctica: Sedimentation through a Thick Perennial Ice Cover." *Sedimentology* 38 (2): 363–79.
- Stocker, T. F. 2003. "South Dials North." *Nature* 424 (6948): 496–99.
- Studinger, M., G. D. Karner, R. E. Bell, V. Levin, C. A. Raymond, and A. A. Tikku. 2003. "Geophysical Models for the Tectonic Framework of the Lake Vostok Region, East Antarctica." *Earth and Planetary Science Letters* 216 (4): 663–77.
- Terauds, A., S. L. Chown, F. Morgan, H. J. Peat, D. J. Watts, H. Keys, P. Convey, and D. M. Bergstrom. 2012. "Conservation Biogeography of the Antarctic." *Diversity and Distributions* 18 (7): 726–741.
- Udvardy, M. D. F. 1975. *A Classification of the Biogeographical Provinces of the World*. Vol. 8. Switzerland: International Union for Conservation of Nature and Natural Resources Morges.
- Van de Vijver, B., and L. Beyens. 1999. "Biogeography and Ecology of Freshwater Diatoms in Subantarctica: A Review." *Journal of Biogeography* 26 (5): 993–1000.
- Vanschoenwinkel, B., S. Gielen, M. Seaman, and L. Brendonck. 2008. "Any Way the Wind Blows - Frequent Wind Dispersal Drives Species Sorting in Ephemeral Aquatic Communities." *Oikos* 117 (1): 125–34.
- Vaughan, D. G., G. J. Marshall, W. M. Connolley, J. C. King, and R. Mulvaney. 2001. "Climate Change: Devil in the Detail." *Science* 293 (5536): 1777–79.
- Verleyen, E., D. A. Hodgson, J. Gibson, S. Imura, E. Kaup, S. Kudoh, A. de Wever, et al. 2012. "Chemical Limnology in Coastal East Antarctic Lakes: Monitoring Future Climate Change in Centres of Endemism and Biodiversity." *Antarctic Science* 24 (01): 23–33.
- Verleyen, E., D. A. Hodgson, K. Sabbe, and W. Vyverman. 2004. "Late Quaternary Deglaciation and Climate History of the Larsemann Hills (East Antarctica)." *Journal of Quaternary Science* 19 (4): 361–75.
- . 2005. "Late Holocene Changes in Ultraviolet Radiation Penetration Recorded in an East Antarctic Lake." *Journal of Paleolimnology* 34 (2): 191–202.
- Verleyen, E., D. A. Hodgson, W. Vyverman, D. Roberts, A. McMinn, K. Vanhoutte, and K. Sabbe. 2003. "Modelling Diatom Responses to Climate Induced Fluctuations in the Moisture Balance in Continental Antarctic Lakes." *Journal of Paleolimnology* 30 (2): 195–215.
- Vincent, W. F. 2002. "Cyanobacterial Dominance in the Polar Regions." In *The Ecology of Cyanobacteria*, 321–40. Dordrecht: Springer.
- Vincent, W. F., J. S. Hobbie, and J. Laybourn-Parry. 2008. "Introduction to the Limnology of High Latitude Lake and River Ecosystems." In *Polar Lakes and River: Limnology of Arctic and*

- Antarctic Aquatic Ecosystems*, Ed. Vincent, W. F., and J. Laybourn-Parry, 1–23. Oxford: Oxford University Press.
- Vincent, W. F., and J. Laybourn-Parry. 2008. *Polar Lakes and Rivers: Limnology of Arctic and Antarctic Aquatic Ecosystems*. Oxford: Oxford University Press.
- Wagner, B., H. Cremer, N. Hultsch, D. B. Gore, and M. Melles. 2004. “Late Pleistocene and Holocene History of Lake Terrasovoje, Amery Oasis, East Antarctica, and Its Climatic and Environmental Implications.” *Journal of Paleolimnology* 32 (4): 321–39.
- Weller, M. W. 1975. “Notes on Formation and Life of Ponds of Falkland Islands and South Georgia.” *British Antarctic Survey Bulletin*, no. 40: 37–47.
- Wharton, R. A., C. P. McKay, G. M. Simmons, and B.C. Parker. 1985. “Cryoconite Holes on Glaciers.” *BioScience* 35 (8): 499–503.
- Wingham, D. J., M. J. Siegert, A. Shepherd, and A. S. Muir. 2006. “Rapid Discharge Connects Antarctic Subglacial Lakes.” *Nature* 440 (7087): 1033–36.
- Zachos, J., M. Pagani, L. Sloan, E. Thomas, and K. Billups. 2001. “Trends, Rhythms, and Aberrations in Global Climate 65 Ma to Present.” *Science* 292 (5517): 686–93.
- Zale, R., and W. Karlén. 1989. “Lake Sediment Cores from the Antarctic Peninsula and Surrounding Islands.” *Geografiska Annaler. Series A, Physical Geography* 71 (3-4): 211–20.

\*jedná se o sekundární citaci

## **Internetové zdroje**

The Antarctic Treaty – Background Information – British Antarctic Survey

[http://www.antarctica.ac.uk/about\\_antarctica/geopolitical/treaty/index.php](http://www.antarctica.ac.uk/about_antarctica/geopolitical/treaty/index.php) [cit. 4. 5. 2015]