

**Univerzita Karlova v Praze**

**Přírodovědecká fakulta**

**Ústav pro životní prostředí**



**Studijní program: Ekologie a ochrana prostředí**

**Studijní obor: Ochrana životního prostředí**

**Biodiverzita zástupců čeledi Chironomidae v horských jezerech  
a tocích v období acidifikace a zotavování z acidifikace**

*(Biodiversity of chironomid fauna in mountain lakes and streams influenced by  
acidification and recovery from acidification)*

**Bakalářská práce**

**Veronika Černocká**

**Vedoucí závěrečné práce: prof. RNDr. Evžen Stuchlík, CSc.**

Praha, květen 2015

## **Prohlášení:**

Prohlašuji, že jsem příloženou bakalářskou práci vypracovala samostatně a že jsem řádně citovala veškerou použitou literaturu.

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

V Praze dne 18. května 2015

.....

podpis

## **Poděkování:**

Tímto bych chtěla poděkovat svému školiteli prof. RNDr. Evženovi Stuchlíkovi, CSc., za vedení mé bakalářské práce a ochotné zodpovězení dotazů. Dále bych chtěla poděkovat Mgr. Danielu Vondrákovi za přínosné rady, ochotu a pomoc při shánění materiálů a psaní práce.

Velké poděkování patří mé rodině za nikdy nekončící důvěru a podporu ne jen během psaní práce, ale i během celého studia.

Za materiální a technickou podporu během studia chci poděkovat Tomášovi Lešingrovi.

## Abstrakt

Tato práce se zabývá vlivem acidifikace na nejpočetnější skupinu makrozoobentosu horských stojatých a tekoucích vod – pakomáry (Chironomidae: Diptera). Diverzita pakomárů bývá spojována především s množstvím živin, koncentrací rozpuštěného kyslíku ve vodě, s teplotou, ale i se schopností přežít v podmínkách (např. při extrémních hodnotách pH), které nejsou vhodné pro jiné taxony. Také díky tomu se čeleď Chironomidae stala v mnoha společenstvech ovlivněných acidifikací dominantní skupinou makrozoobentosu.

Mezi nejintenzivněji zkoumané lokality v Evropě, které byly zasažené acidifikací, patří tatranská a šumavská jezera. Vrchol acidifikace probíhal v 80. letech 20. století. Ukázalo se, že během acidifikace došlo ke změnám početnosti, ale i druhového složení pakomárů. Hlavním důvodem byla změna trofie jezer, kterou pakomáři odrážejí zřejmě více než změnu pH. Pokles počtu druhů nastal až poté, co hodnoty pH klesly pod 5. Pod touto hodnotou ovlivnila acidifikace pouze jejich relativní abundanci. Vliv na pakomáry má také nepochybně toxický efekt iontů  $Al/Al^{3+}$ .

Ani v acidifikovaných tocích není pH hlavním faktorem ovlivňující faunu pakomárů. Ukázala se jím být změna potravní nabídky. Jelikož jsou potravní řetězce acidifikovaných toků založeny především na přísunu detritu, získaly výhodu druhy živící se oportunisticky (tedy detritem) oproti potravním specialistům. Pakomáři se přesunuli ve stravování od perifytonu více k allochtonním zdrojům potravy.

Od 90. let 20. století se začalo postupně projevovat zotavování z acidifikace. I přes snížené množství emisí síry a dusíku však nedochází v některých jezerech k odpovídajícímu poklesu koncentrace síranů a dusičnanů ve vodách. Toto zpomalování (hystereze) z acidifikace je způsobeno postupným uvolňováním okyselujících aniontů z povodí. Biologické zotavování je navíc od chemického opožděno. Pakomáři jsou nicméně schopni velmi rychle kolonizovat zotavující se ekosystémy a v mnoha acidifikovaných jezerech se opět začaly vyskytovat původní druhy, které během acidifikace vymizely. Návrat původních druhů ovšem může být blokován výskytem acidotolerantnějších druhů pakomárů, které po vymizelých druzích obsadily prázdné niky.

**Klíčová slova:** pakomáři, biodiverzita, druhové složení, acidosenzitivní a acidotolerantní druhy, potravní vztahy, horská jezera, potoky, acidifikace, zotavení z acidifikace

## **Abstract**

This thesis examines the influence of acidification on the largest group of macroinvertebrates in mountain lakes and running waters – chironomids. The diversity of chironomids has been associated with temperature, the concentration of dissolved oxygen in the water, the amount of nutrients, and also with the ability to survive in conditions (e.g. extreme pH) that are not suitable for other taxa. Because of this the family Chironomidae has become a dominant group of macrozoobentos in many assemblages affected by acidification.

The Bohemian Forest lakes and the Tatra Mountain lakes belong to the most frequently studied locations, which were affected by acidification. The peak of acidification was in the 1980s. It turned out that, during the acidification, the number of chironomids changed and also the species composition of their assemblages. The main reason was a change of trophic status, which chironomids reflected more than a change of pH. A decrease in the number of species occurred after the pH dropped below 5. Until then, only their relative abundance had been affected. Chironomids are also influenced by the toxic effect of Al.

The most important factor affecting chironomids fauna is not the value of pH, but the change of food supply. Acid stream food webs are often viewed as being detritus-based. Chironomids moved from periphyton to allochthonous food resources. Specialist herbivores were replaced by detritivores at low pH. Dietary generalists are favoured in acid streams, since they can switch among foods opportunistically.

Since the 1990s the proces of recovery has begun. When the amount of emissions of sulfur and nitrogen was reduced in many lakes, there were no observed appropriate decreases in the concentration of sulphates and nitrates in the water. This slowdown (hysteresis) of recovery from acidification is caused by the gradual release of acidifying anions from the basin. Therefore, the biological recovery is delayed from the chemical recovery. Chironomids are able to colonize recovering ecosystems very quickly and, as the acidification in many lakes disappeared, the original species started to appear again. The return of original species can be blocked by the presence of the acid-tolerant species of chironomids which occupied empty niches after the disappeared ones.

**Key words:** chironomids, biodiversity, species composition, acid sensitive and acid tolerant species, trophic interactions, mountain lakes, streams, acidification, recovery from aidification

1. ÚVOD.....	7
2. CHIRONOMIDAE .....	8
2.1. FAKTORY OVLIVŇUJÍCÍ VÝSKYT PAKOMÁRŮ.....	9
3. HORSKÁ JEZERA.....	10
3.1. ZMĚNA CHEMISMU A TROFICKÉHO STAVU HORSKÝCH JEZER.....	11
3.2. PAKOMÁŘI HORSKÝCH JEZER.....	12
3.3. VLIV ACIDIFIKACE NA PAKOMÁRY .....	13
3.4. TATRANSKÁ JEZERA .....	13
3.5. ŠUMAVSKÁ JEZERA .....	17
3.6. ZMĚNY FAUNY PAKOMÁRŮ V JEZERECH VE SVĚTĚ.....	18
4. HORSKÉ TOKY .....	19
4.1. ZMĚNA CHEMISMU A TROFICKÉHO STAVU HORSKÝCH TOKŮ .....	19
4.2. PAKOMÁŘI HORSKÝCH TOKŮ .....	20
4.3. LITAVKA – PŘÍPADOVÁ STUDIE.....	22
5. ZOTAVOVÁNÍ Z ACIDIFIKACE .....	23
6. ZÁVĚR .....	25
SEZNAM POUŽITÉ LITERATURY .....	26

## 1. ÚVOD

Antropogenní acidifikace způsobila významné změny v chemismu vody a vyvolala tak změny, které ovlivnily úživnost a vedly k vážným změnám ve struktuře planktonních a bentických společenstev jak ve slovenských Tatrách (Bitušík et al. 2010), tak v českých pohořích či Skandinávii. Na našem území byly postiženy zejména Jizerské hory, Šumava, Krušné hory a Brdy. Jelikož pakomáři jsou početně i druhově velmi bohatou skupinou, která představuje významnou složku makrozoobentosu horských jezer a toků, lze předpokládat, že acidifikace ovlivnila i jejich faunu. Jsou považováni za dobré indikátory kvality vody v ekosystémech, jelikož odpovídají na různé přírodní a antropogenní disturbance (Horecký et al. 2013). Avšak i přes jejich značnou početnost, reakce na změny faktorů, které souvisejí s acidifikací (např. dostupnost potravy nebo koncentrace Al) a zároveň tolerancí k hodnotám pH, které jsou pro ostatní druhy limitující, je souvislost pakomárů s acidifikací poměrně málo prostudován, zejména v tekoucích vodách. Determinace jednotlivých druhů je totiž obtížná, někdy i nemožná, a pakomáři proto byli často určováni pouze do podčeledí nebo rodů. To souvisí s nedostatkem informací o složení fauny pakomárů z dob před acidifikací, které by mohly být srovnány se současným stavem. Při výzkumu se z tohoto důvodu často využívají paleolimnologické analýzy jezerních sedimentů (resp. analýza dochovaných zbytků pakomárů), které pomáhají chybějící údaje doplnit. Většina studií se navíc týká především tatranských jezer, a proto vychází tato práce především z poznatků z Tater.

Cílem této práce je odpovědět na otázky, k jakým změnám fauny pakomárů došlo během acidifikace a které faktory spojené s působením acidifikace tyto změny způsobily.

## 2. CHIRONOMIDAE

Čeď pakomárovití (Chironomidae) patří do řádu dvoukřídlých (Diptera). Larvy pakomárů jsou dominantní skupinou bezobratlých živočichů většiny sladkovodních ekosystémů. Převládají co do počtu druhů, tak co do celkové početnosti jedinců (Bitušík a Svitok 2006). K tomu přispívá schopnost jejich larev osidlovat široké spektrum podmínek prostředí. Většina druhů obývá spíše klasické tekoucí nebo stojaté vody, existují však druhy, které žijí v extrémních biotopech. Larvy pakomárů jsou považovány za jedny z nejužitečnějších indikátorů ekologických změn v minulosti (Kubovčík a Bitušík 2006). Hlavové kapsule jsou dobře uchovávány v jezerních sedimentech a změny fosilní pakomární fauny pak odrážejí historické změny prostředí (Kubovčík a Bitušík 2006). První stádium ontogenetického vývoje (stádium larvuly) žije v pelagiálu a pomocí pozitivní fototaxe se rozptyluje po celém vodním tělese. Další stadia pakomárů žijí v bentálu, a to jak v litorálu, tak především v profundálu. Zde jsou larvy druhů ze stojatých vod vystaveny významným změnám koncentrace rozpuštěného kyslíku a některé druhy jsou na život v takových podmínkách adaptovány (přítomnost hemoglobinu u rodu *Chironomus*) (Brooks et al. 2007). Tento způsob života je předurčuje do role indikátorů trofických a kyslíkových poměrů nádrže.

**Tabulka 1: Souhrn rodů pakomárů použitých v textu a jejich zařazení do podčeďí**

podčeď	rod
Chironominae	Chironomus Micropsetra Paratanytarsus Tanytarsus
Diamesinae	Diamesa Pseudodiamesa
Orthoclaadiinae	Coryoneura Eukiefferiella Heterotanytarsus Heterotrissocladius Limnophyes Orthocladus Pseudorthocladus Trissocladius Zalutschia
Diamesinae	Diamesa
Prodiamesinae	Prodiamesa
Tanypodinae	Macropelopia Procladius Zavreliomyia



## 2.1. FAKTORY OVLIVŇUJÍCÍ VÝSKYT PAKOMÁŘŮ

Jedním z hlavních faktorů určujících výskyt druhů, je teplota. Většina druhů je stenotermních (tj. s tolerancí pouze úzkého rozpětí teplot) (Rossaro 1991a). Tyto stenotermní druhy mají své teplotní optimum blízko minimu své teplotní tolerance. Nízká teplota vody souvisí s vyššími koncentracemi rozpuštěného kyslíku, což je další důležitý faktor pro výskyt pakomárů. Tento parametr je limitujícím faktorem především v jezerech. U tekoucích vod je koncentrace rozpuštěného kyslíku většinou blízká hodnotě nasycení, kromě silně znečištěných toků (Rossaro 1991a).

S množstvím rozpuštěného kyslíku a teplotou souvisí hloubka, ve které se pakomáři vyskytují. Pro okraje jezer a tekoucí vody je typický rod *Diamesa*, v litorální zóně se vyskytují zástupci podčeledi Orthocladiinae a někteří zástupci podčeledi Chironominae (rod *Polypedium*). Pokud je zóna profundálu bohatá na kyslík, chladná a oligotrofní, převažují rody *Micropsectra*, *Heterotrissocladius*, *Orthocladius* a *Tanytarsus*, pokud je v profundálu kyslíku nedostatek, dominují tu především pakomáři rodu *Chironomus*, právě díky hemoglobinu (Brooks et al. 2007).

Dalším důležitým prvkem je kvalita a množství potravy, související s celkovým množstvím fosforu (TP), celkovým množstvím dusíku (TN) a chlorofylu *a* ve vodě (Brodersen a Anderson 2002). Chlorofyl *a* je používán jako míra biomasy fytoplanktonu. Nejběžnějším faktorem ovlivňujícím příjem potravy larev pakomárů je jejich velikost, kvalita potravy a složení sedimentu. Pakomáři využívají různé potravní strategie, nejčastěji jsou to sběrači a seškrabávači, někteří se živí predací. Při výzkumu tatranských jezer zjistili Hamerlík a Bitušík (2009), že i když sběrači v jezerech běžně dominovali, jejich relativní abundance klesala s klesající nadmořskou výškou. Naopak tomu bylo podle stejného zdroje u zastoupení seškrabávačů a predátorů; jejich zastoupení rostlo s klesající nadmořskou výškou. Samotné množství živin ve vodě pak také vytváří odlišné podmínky. Charakteristickým druhem oligotrofních vod je rod *Tanytarsus*. Naopak v eutrofních nádržích je běžný rod *Chironomus*, jelikož jeho larvy snášejí anoxické podmínky vyskytující se u dna eutrofních jezer, mnohem lépe než jiné druhy, protože získávají nezbytnou energii anaerobním metabolismem svých velkých zásob glykogenu (Lellák a Kubíček 1991). Thienemann (1921) rozdělil evropská jezera podle dominantních druhů bentosu na jezera tanytarsová (hluboká, oligotrofní), chironomová (mělká, produktivní) a chaoborová (dystrofní). Rod *Chaoborus* (koretry) je jediným planktonním zástupcem vodního

hmyzu. Larvy jsou schopny vyplout na hladinu pomocí vzduchových vaků s dusíkem. Díky těmto migracím snášejí anoxické a anaerobní podmínky.

Také typ substrátu má vliv na výskyt různých rodů pakomárů. Pro kamenitý a štěrkovitý povrch jsou běžné podčeledi Orthoclaadiinae (např. rod *Eukiefferiella*) a Diamesinae (např. rod *Diamesa*), naopak substrát měkký vyhovuje spíše podčeledím Tanytopodinae a Chironominae (Brooks et al. 2007). Pro písčité dna jsou přizpůsobeny rody *Tanytarsus* a *Cryptochironomus*. Bahnitá dna (často chudá na kyslík) obývají rody *Chironomus*, *Cryptochironomus*, *Glyptotendipes*, *Eutantarsus*, *Procladius* aj. U tekoucích vod je důležitá rychlost proudící vody, která ovlivňuje charakter substrátu. Obecně se horní úseky toků vyznačují vyšší rychlostí proudění, a tedy převážně kamenitým dnem. Vliv příbřežní vegetace pak ovlivňuje potravní nabídku toku. Jednak přispívá k vyššímu přísunu allochtonních zdrojů potravy, zastínění pak brání nárůstu povlaků řas.

Larvy některých druhů pakomárů jsou citlivé ke specifickým formám znečištění, zatímco jiné druhy jsou vcelku tolerantní i nepřetržitému vystavení znečištění (Al-Shami et al. 2010). U pozdějších larválních instarů některých druhů se často vyvíjejí deformity ústního ústrojí (menta) (např. u rodu *Chironomus*). Anatomické deformity jsou subletální účinky představující včasné upozornění na chemickou degradaci životního prostředí (Cortelezzi et al. 2011). Larvy bentických druhů pakomárů tak tímto reflektují nepříznivé podmínky v sedimentech a mohou indikovat disturbance vodních ekosystémů. Na druhou stranu však byla také prokázána schopnost larev druhu *Chironomus riparius* adaptovat se po několika generacích na přítomnost kovů ve vodním prostředí vytvořením si nových specifických genů pro tuto toleranci (Groenendijk et al. 2002).

### **3. HORSKÁ JEZERA**

Horská jezera představují velmi zranitelné ekosystémy vůči znečištění. Chemismus horských jezer je určen zejména atmosférickou depozicí, chemismem půd a zvětráváním hornin. Extrémní citlivost vůči acidifikaci je způsobena především nedostatečně pufrovaným podložím, což je důsledek nízké úrovně zvětrávání, mělkého půdního horizontu a kyselým horninovým podložím (Kopáček et al. 2004). Snížení zvětrávání ve vyšších nadmořských výškách vede k nízkým koncentracím živin. Nízká teplota, tenká nebo žádná vrstva půdy a krátký kontakt příchozí vody s půdou, mají za důsledek redukci chemického zvětrávání, a tudíž nižší koncentraci živin ve vyšších nadmořských výškách (Brodersen a Anderson 2002). Ke zhoršování stavu znečištění

dále přispívají strmé svahy, které nedovolí srážkové vodě zachytit se v půdě a ta tak vstupuje do jezer v nezměněném stavu (Vallero 2007). Vegetace v povodí je zásadní faktor, ovlivňující pozitivně obsah živin v jezerech (Kopáček et al. 2000). Další zesílení efektu acidifikace přichází s jarním táním, kdy se do jezerních vod dostane nárazově velké množství znečišťujících látek, usazených ve sněhu. Ve vyšších nadmořských výškách se navíc na hydrologii značnou měrou podílí horizontální srážky, které jsou mnohem mineralizovanější než samotný déšť (Braniš et al. 2011) a jsou významným zdrojem dusíku (Kopáček et al. 2000).

Jezerní ekosystémy v Tatrách reagovaly na acidifikační stres rozdílně, na základě vlastností a pufrční kapacity povodí (Bitušík a Svitok 2006). Na druhou stranu třeba v Alpách se jezera se silně acidifikovanou vodou nevyskytují (Boggero et al. 2006). Může však být obtížné rozeznat u horských jezer efekt antropogenní acidifikace a přirozeného humózního okyselování vody, zejména u dystrofních jezer (Bitušík a Svitok 2006).

### **3.1. ZMĚNA CHEMISMU A TROFICKÉHO STAVU HORSKÝCH JEZER**

Acidifikace představuje změnu alkality, neboli kyselinové neutralizační kapacity (KNK), která je definována jako rozdíl sumy bazických kationtů a sumy kyselých aniontů (Stuchlík et al. 2002). Samotný proces acidifikace představuje v podstatě titraci kyseliny uhličitě kyselým roztokem, kdy dochází k uvolňování  $H^+$ . K acidifikaci jezer dochází, pokud je pH srážek nižší než 4,5 a povodí leží na kyselém podloží (Fott et al. 1994). Výsledkem tohoto procesu je vyčerpání uhličitanového pufrčního systému, sloužícího k vyrovnávání náhlých změn pH. Navyšování koncentrace dusičnanů a síranů vede k úbytku zásaditých kationtů v půdě (acidifikace půdy). Po vyčerpání půdní neutralizační kapacity hraje roli pufrční efekt hydroxidu hlinitého, čímž však dochází k uvolňování volných hlinitých iontů (Kopáček et al. 2000). Zvýšené množství Al může ovlivnit cyklus fosforu vytvářením vazeb Al-P a tím vede k inaktivaci fosforu.

Vlivem acidifikace dochází ke změnám trofické úrovně jezer. Koncentrace celkového fosforu (TP), organického uhlíku (OC) a chlorofylu *a* jsou u jezer acidifikovaných (pH 5-6) nižší než u jezer více či méně acidifikovaných (Kopáček et al. 2000). Acidifikovaná jezera se tedy mohou stát oligotrofními. Celková koncentrace organického dusíku (TON), TP a celkového organického uhlíku (DOC) závisí na množství vegetace a půdní organické hmoty v povodí. S rostoucí nadmořskou výškou a zároveň s klesající teplotou, klesá množství vegetace a snižuje se tedy koncentrace TON, TP i DOC (Kopáček et al. 2000). Práce těchto autorů dále poukazuje

na nepřímo úměrný vztah mezi koncentracemi dusičnanů a TP v tatranských jezerech (jezera s nízkou hodnotou TP měla zvýšené koncentrace dusičnanů).

### 3.2. PAKOMÁŘI HORSKÝCH JEZER

Obecně je přítomnost různých druhů pakomářích larev spojovány především s koncentrací kyslíku, s teplotou a živinami (TP, TN), které souvisejí s nadmořskou výškou jezera (Brodersen a Anderson 2002, Bitušík et al. 2006). Abundance larev pakomárů v horských jezerech obvykle nedosahuje vysokých hodnot kvůli nízké produktivitě těchto jezer (Tátosová a Stuchlík 2006). Jezera s větší rozlohou obsahují přirozeně více druhů než jezera menší. Faktorem, který pakomáry silně ovlivňuje, jsou klimatické poměry, které odpovídají nadmořské výšce jezera. Počet taxonů u tatranských jezer vzrůstá s klesající nadmořskou výškou, avšak celková abundance pakomárů s nadmořskou výškou zřejmě nesouvisí (Hamerlík a Bitušík 2009). Teplota má potom na rozšíření pakomárů vliv jak přímý (růst, metamorfózy), tak nepřímý (rozpuštěný kyslík, zdroje potravy). V důsledku toho se v tatranských jezerech v nižší nadmořské výšce a na jižních svazích hor vyskytuje větší počet druhů pakomárů, zatímco nejvýše položená jezera jsou druhově chudá (Bitušík a Svitok 2006). Dalším faktorem je pH a trofie jezera. Jezera s vyšší alkalitou a s větším množstvím živin (TN a TP) mají zpravidla větší počet druhů pakomárů (Bitušík et al. 2006, Brodersen a Anderson 2002).

Ze studie litorálních druhů pakomárů tatranských jezer (Hamerlík a Bitušík 2009) lze říci, že s měnící se nadmořskou výškou jezera se mění druhové složení pakomárů. Podle autorů se podčeledi Orthoclaadiinae a Diamesinae obecně vyskytovaly častěji s rostoucí nadmořskou výškou jezer, zatímco výskyt podčeledi Chironominae klesal. Relativní abundance podčeledi Chironominae (především tribus *Tanytarsini*), Tanypodinae a Prodiamesinae naopak vykazovaly negativní souvislost s nadmořskou výškou. S nadmořskou výškou se kromě teploty mění také charakter sedimentů a zároveň dostupnost zdrojů potravy. V měkkých sedimentech s vysokým podílem organické hmoty dominovala v tatranských jezerech *Micropsectra radialis* (Chironominae), zatímco *Heterotrissocladus marcidus* (Orthoclaadiinae) představoval pouze malé procento z celkové hustoty (Hamerlík a Bitušík 2009).

### 3.3. VLIV ACIDIFIKACE NA PAKOMÁRY

Ovlivnění bentické fauny antropogenní acidifikací bylo zaznamenáno již kolem r. 1850 ve skotském jezeře Round Loch (Brodin a Gransberg 1993). Nejdříve došlo k ovlivnění litorální fauny, zatímco profundální fauna zůstala nezměněná. Kvůli úbytku ryb a tedy snížení predančního tlaku došlo v první fázi slabé acidifikace k nárůstu množství jepic a chrostíků, ač se jejich diversity snížila. Objevily se také první náznaky změn druhového složení pakomárů. Před příchodem první světové války se zvýšily emise síry spojené se zbrojením Spojeného království. To vedlo k zesílení procesu okyselování jezera, které dosáhlo až na profundální zónu. Množství larev jepic a chrostíků začalo rychle ubývat a pH kleslo v roce 1950 až na 4,8. Pokles pH pod hodnotu 5 se ukázal být kritický a související se změnou druhového složení pakomárů i jiných skupin hmyzu. Některé druhy pakomárů, které se před počátkem acidifikace v jezeře nevyskytovaly nebo jen v malém počtu, se staly dominantními, např. rod *Psectrocladius* (Orthoclaadiinae). Naopak několik méně početných a běžných druhů v předacidifikační fázi vymizelo. Nezmizel však žádný z dříve dominantních druhů, i když se jejich množství značně zredukovalo, např. *Tanytarsus gregarius* (Chironominae). Podle autorů jsou tedy acidifikací nejvíce ohroženy vzácné a méně početné druhy pakomárů než druhy dominantní, které jsou ovlivněny spíše trofíí jezera než aciditou (Brodin a Gransberg 1993). Brodin (1990) dále tvrdí, že se některá jezera díky vlivům acidifikace stala podobná svým druhovým složením (Brodin 1990).

Odpověď pakomárů na acidifikaci byla zkoumána především na několika jezerech v Tatrách. Pro posuzování jsou používána buď historická data z provedených výzkumů (Bitušík et al. 2010) nebo výsledky získané z paleolimnologických záznamů ze sedimentů (Stuchlík et al. 2002, Kubovčík a Bitušík 2006). Obecně pakomáři neodráží efekty acidifikace ve zkoumaných jezerech tak dramaticky jako například jepice (Ephemeroptera) a pošvatky (Plecoptera) (Vrba et al. 2003). Například ve finských jezerech byly změny fauny pakomárů související s acidifikací během posledního století pouze minimální (Hynynen a Meriläinen 2005).

### 3.4. TATRANSKÁ JEZERA

Tatranská jezera leží většinou v nadmořské výšce 1300-2200 m n.m, tedy v alpínském stupni nad horní hranicí lesa. (Fott et al. 1994). Na žulovém horninovém podloží se nachází nevyvinuté půdy typu litozem a ranker (Kopáček et al. 2002). Acidifikace zde způsobila vážné změny ve struktuře planktonních i bentických společenstev. V některých jezerech došlo dokonce až

k téměř kompletnímu vymizení zooplanktonu, tzv. tatranský fenomén (Hořická et al. 2006). Tyto změny jsou dlouhou dobu studovány (Fott et al. 1994, Stuchlík et al. 2002 a další).

Při porovnání pakomáří fauny tatranských jezer s ostatními jezery napříč Evropou, existuje podobnost v rámci výskytu rodů i druhů s některými jezery z francouzských a rakouských Alp a Pyrenejí. Ovšem taxony objevující se v některých jezerech italských Alp, Skotska a Skandinávie (např. rody *Protanypus*, *Mesocricotopus*, *Monodiamesa*, *Heterotanytarsus*, *Corynocera*) se v tatranských jezerech pravděpodobně nevyskytují (Hamerlík a Bitušík 2009). Pokud jde o distribuci některých druhů v Tatrách, lze jejich výskyt připodobnit k ostrovům obklopeným krajinou. Předpokládá se, že výskyt druhů jako *Pseudodiamesa arctica* a *Micropsectra radialis* na Slovensku je omezen pouze na několik jezer vytvořených během posledního glaciálu, kde zůstaly izolované až do současnosti (Hamerlík a Bitušík 2009).

Bitušík et al. (2006) zjistili, že pakomáří fauna acidifikovaných jezer v Tatrách se stala druhově chudou a uniformní. *Pseudodiamesa nivosa* (Diamesiinae) je druh, který obývá oligotrofní vysokohorská jezera. Je adaptován na drsné podmínky, včetně zmrznutí nebo vyschnutí. Larvy *P.nivosa* jsou tolerantní vůči nízkým hodnotám pH a objevují se v acidifikovaných jezerech (Bitušík et al. 2006). Naproti tomu *Micropsectra radialis* (Chironominae) je chladnomilný stenotermní druh, obývající litorální zóny hlubokých oligotrofních alpínských jezer. Tento acidosenzitivní druh z acidifikovaných jezer mizí. Absence *M. radialis* v dříve acidifikovaných jezerech může být signálem, že biologické zotavování jezera ještě zcela neproběhlo. Jako spolehlivý indikátor kyselých podmínek v Tatrách se ukázal být druh *Zalutschia tatica* (Orthoclaadiinae). Před obdobím acidifikace se tento druh nacházel litorálních zónách jezer (Bitušík et al. 2006 podle Hrabě 1942), kde vznikaly kyselé podmínky díky huminovým kyselinám. V roce 1993 a 1994 se však stává *Z. tatica* dominantním druhem litorální fauny silně acidifikovaných jezer (např. Starolesnianske pleso kolem 90%) (Bitušík et al. 2006). *Heterotrissocladus marcidus* (Orthoclaadiinae) je jedním z nejhojnějších druhů tatranských jezer. Jedná se o chladnomilný stenotermní druh. Dalším velmi častým druhem je *Procladius tatrensis* (Tanypodinae). Oba druhy se vyskytují v alpínských i subalpínských jezerech (Bitušík et al. 2006). Acidosenzitivním druhem je *Tanytarsus lugens* (Chironominae), naopak *Tanytarsus gregarius* je druh acidotolerantní (Stuchlík et al. 2002, Bitušík et al. 2010).

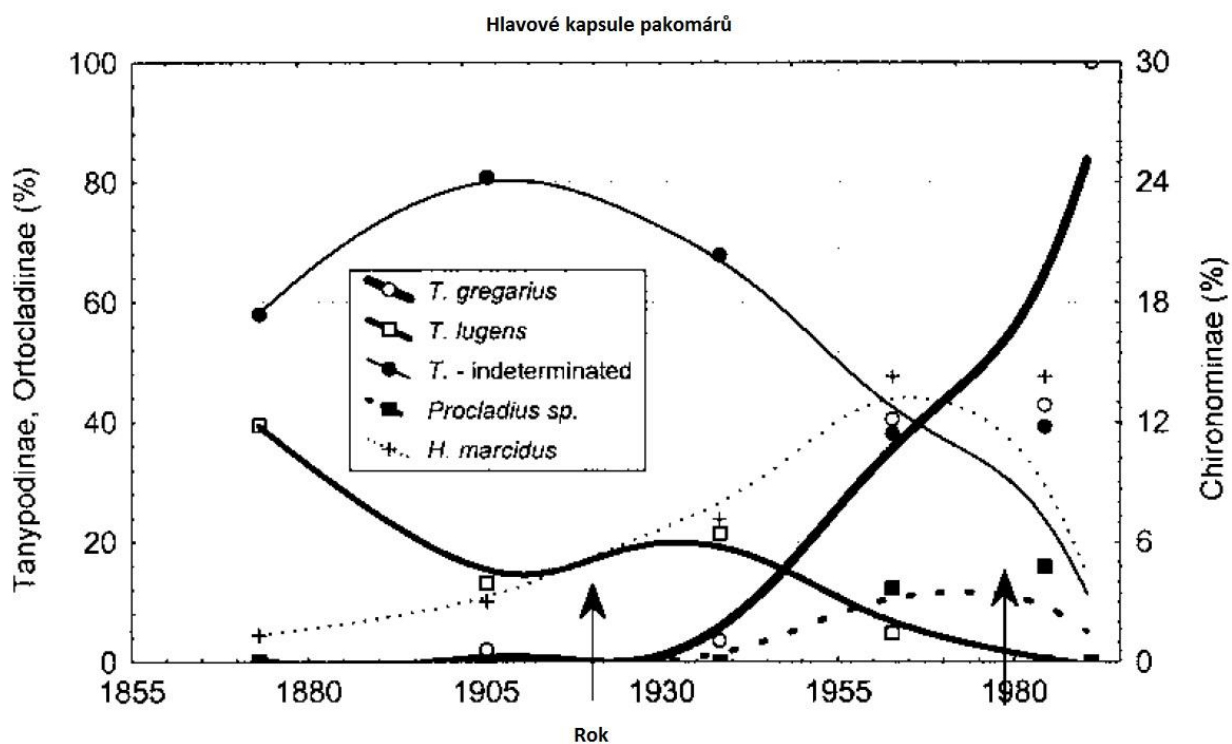
Efektem acidifikace na druhovou strukturu a početnost pakomárů se zabývala studie Kubovčíka a Bitušíka (2006). Předmětem výzkumu byla tři tatranská jezera, každé s různou citlivostí vůči acidifikaci (klasifikace podle Kopaček et al. 2004).

Zástupcem kategorie jezer, které jsou málo citlivé vůči acidifikaci ( $\text{pH} > 6$ ,  $\text{KNK} > 25 \mu\text{eq l}^{-1}$ ) je Ladové pleso. Nejčastěji identifikovanými druhy byly *Micropsectra radialis* (80,2%) a *Pseudodiamesa cf. nivosa* (16,8%). Podle analýzy sedimentů bylo druhové složení pakomárů v minulosti stabilní. Ovlivněna ovšem mohla být pouze litorální zóna, která je zasažena acidifikací dříve než zóna profundální (Brodin a Gransberg 1993). Tomu nasvědčuje i přítomnost acidotolerantního druhu *Zalutschia tatriva*, nalezeného v 80. letech v litorální zóně jezera, a také snižování abundace *Pseudodiamesa cf. nivosa* od počátku 20. století (Kubovčík a Bitušík 2006).

Kategorii acidosenzitivních jezer ( $5 < \text{pH} < 6$ ,  $\text{KNK} 0-25 \mu\text{eq l}^{-1}$ ) představuje Vyšné Wahlenbergovo pleso. Acidifikace způsobila v letech 1975-1995 pokles koncentrace chlorofylu-*a* (množství fytoplanktonu) až o dva řády a jezero se stalo oligotrofním (Evžen Stuchlík, ústní sdělení). Před acidifikací se hodnoty pH pohybovaly nad 6. Vrchol acidifikace zde probíhal v 80. letech, kdy hodnoty pH byly 5,2 (Kopáček et al. 2015). Během acidifikace se měnilo početní zastoupení dominantních druhů pakomárů, žádný z druhů však nezmizel. Do začátku 20. let (tzv. předacidifikační fáze) dominoval druh *M. radialis*, méně časté pak byly druhy *P. cf. nivosa* a *Heterotrissocladius marcidus*. V období acidifikace se však nejhojněji zastoupeným druhem stal *H. marcidus*, naopak druhy *M. radialis* a *P. cf. nivosa* v této době ubývaly. Zároveň docházelo k poklesu obsahu organického materiálu v sedimentech, což je přisuzováno oligotrofizaci jezera. Od počátku 90. let začalo opět rychle narůstat procento *M. radialis* a zároveň prudce klesat relativní zastoupení *H. marcidus*, což je důsledek zvyšující se hodnoty pH a rostoucí produktivity jezera (Kopáček et al. 2015).

Do poslední kategorie, extrémně acidosenzitivních jezer ( $\text{pH} < 5$ ,  $\text{KNK} < 0 \mu\text{eq l}^{-1}$ ), spadá Starolesnianské pleso. Hodnoty pH zde byly nižší než například u Vyšného Wahlenberova plesa již před acidifikací (okolo 6,2) a to z důvodu vysoké koncentrace rozpuštěného organického uhlíku (DOC), což je důsledek rozdílného půdního pokryvu (Kopáček et al. 2015). Průběh acidifikace zde byl odlišný od Vyšného Wahlenberova plesa. Koncentrace TP, TON, DOC a chlorofylu-*a* nejprve klesaly, což vedlo k oligotrofizaci jezera, poté ovšem došlo k jejich prudkému nárůstu zároveň s rostoucími hodnotami pH a v 80. letech došlo až k eutrofizaci. Tento odlišný průběh acidifikace souvisí s mechanismem vyluhování fosforu z půd vlivem nízkých hodnot pH (3-3,5) (Kopáček et al. 2015). Do období acidifikace byl dominantním druhem acidosenzitivní *Tanytarsus lugens*. První změna v abundanci druhů pakomárů nastala kolem roku 1920 (Stuchlík et al. 2002). Toto období souvisí s poklesem pH na hodnotu zhruba 5,6, což je kritická hodnota, při které mnoho acidosenzitivních druhů začíná reagovat. Druhé

období velkých změn začíná zhruba od roku 1960, kdy došlo k prudkému růstu koncentrace  $Al^{n+}$  (Stuchlík et al. 2002). Relativní početnost původních dominantních druhů klesala se současným poklesem pH, zatímco abundance acidotolerantních druhů rostla. Počet druhů pakomárů se však nesnížil do roku 1975 (Stuchlík et al. 2002). Poté však již několik druhů mizí (*Tanytarsus lugens*, *Micropseptr* sp., *Procladius* sp.) a je nahrazeno acidotolerantnějšími druhy, především druhem *Tanytarsus gregarius* (Stuchlík et al. 2002, Kubovčík a Bitušík 2006). Tento druh mohl profitovat z větší dostupnosti potravy díky eutrofizaci a zároveň ze snížené kompetice o potravu, způsobené kyselými podmínkami (Kopáček et al. 2015). Během acidifikace se zde zvýšilo i procento zastoupení *H. marcidus*, který však během zotavování z acidifikace také mizí (Kubovčík a Bitušík 2006).



**Graf 1:** Relativní abundance druhů bentických pakomárů podle analýzy hlavových kapsulí uložených v sedimentech Starolesnianského plesa (Stuchlík et al. 2002)

Vyšné Wahlenbergovo pleso, které se stalo vlivem acidifikace oligotrofním a zároveň kde hodnota pH neklesla pod 5, je ukázkou toho, že pakomáři acidifikovaných jezer (pH 5-6) jsou limitováni potravní nabídkou. Naopak ve Starolesnianském plese, kde došlo k poklesu pH pod 5 a k následné eutrofizaci lze předpokládat, že na pakomáry měl vliv i (nebo možná především) chemismus vody (extrémně nízké pH, vysoké koncentrace Al). Při této hodnotě pH zaznamenali



změny druhového složení ve skotském jezeře Round Loch i Brodin a Gransbeg (1993). To by mohlo podpořit myšlenku, že v jezerech s pH vody nad 5 jsou pakomáři ovlivňováni především potravní nabídkou, dochází ke snižování jejich početnosti, ale ne ke změnám druhového složení. Zatímco pod hodnotou pH 5 hraje roli spíše nízké pH a vysoké koncentrace Al a dochází ke změnám druhového složení.

Vliv pH bude také různý pro litorální a bentické druhy. V bahně na dně jezer jsou hodnoty pH vyšší díky činnosti bakterií; druhy žijící v litorálu a na kamenitém dně jsou však vystaveny stejnému pH a koncentraci Al jako je v celém vodním sloupci (Stuchlík, ústní sdělení).

### 3.5. ŠUMAVSKÁ JEZERA

Na území Šumavy se nachází celkem 8 ledovcových jezer, přičemž 5 z nich leží na české straně, v nadmořské výšce okolo 1000 m n.m. Horninové podloží tvoří slídy, rula a žula; půdními typy jsou podzoly a kambizoly. Povodí pokrývají z většiny monokultury smrku (Kopáček et al. 2002, Fott et al. 1994). Acidifikace zde začala v 70.letech 20.století a vrcholila v 80.letech až první polovině 90.let 20.století (Vrba et al. 2000).

Historická data o složení fauny pakomárů ze Šumavy před acidifikací nejsou dostačující pro jejich použití jako referenčních dat. Tyto informace jsou tedy dostupné pouze z jezerních sedimentů. Například ze sedimentů Černého a Prášilského jezera je zřejmý velký pokles abundance pakomárů a vymizení některých acidosenzitivních druhů (*Coryoneura*, *Pagastiella orophyllave*) ve vrstvách odpovídajících období acidifikace, ve kterých zároveň ubývají rozsivky a perloočky (Bitušík a Kubovčík 2000).

Jezera Šumavy vykazují v poslední době náznaky chemického zotavování z acidifikace, tj. rostoucí pH vody a snižující se koncentraci Al (Ungermanová et al. 2014). Právě prudký pokles koncentrace Al v šumavských jezerech se zdá být slibným krokem k jejich biologickému zotavování. Nicméně reakce jednotlivých jezer na snížené množství okyselujících emisí se různí. Je to dáno rozdíly v povodí a charakteristikami jednotlivých jezer (Kopáček et al. 2002). Nejčastěji identifikované druhy v současné době jsou *Procladius choreus*, *Corynoneura scutellata*, *Heterotrissocladius grimshawi*, *Heterotrissocladius marcidus*, *Psectrocladius bisetus*, *Chironomus* spp., *Phaenopsectra flavipes* a *Tanytarsus buchonius* (Soldán et al. 2012).

### 3.6. ZMĚNY FAUNY PAKOMÁŘŮ V JEZERECH VE SVĚTĚ

Změna pakomáří fauny v důsledku acidifikace byla zaznamenána také na ruském poloostrově Kola. Acidifikace zde byla způsobena kyselými srážkami a těžkými kovy, které se dostávaly ve zvýšené míře do ovzduší od 40. let. 20. století. Změny v jezeře Chuna proběhly podle reakcí pakomáří ve třech obdobích (Ilyashuk a Ilyashuk 2001). Do roku 1945 probíhalo „přirozené ontogenetické stadium“, kdy antropogenní vlivy pakomáří neovlivňovaly. Období 1945-1982 bylo „počátečním stadiem antropogenní acidifikace“, kdy docházelo k prvním změnám abundance dominantních druhů. Nastalo snižování početnosti acidosenzitivních druhů, např. *Micropectra insignilobus*, a došlo k nárůstu *Paratanytarsus penicillatus*. Období po roce 1982 pak autoři nazvali jako „stadium antropogenní ontogeneze“, kdy už jsou ustanovena nová společenstva a kde dominuje několik acidotolerantních druhů (převážně *P. penicillatus*) (Ilyashuk a Ilyashuk 2001).

Někteří autoři nicméně nesouhlasí se souvislostí mezi pakomáří a pH. Ve studii Halvorsena et al. (2001) byli studováni pakomáří ve 22 jezerech v Ontariu, mezi nimiž byla jak jezera přirozeně acidifikovaná, tak jezera acidifikovaná atmosferickou depozicí ve fázi zotavování a též jezera neacidifikovaná. Nebyla objevena žádná souvislost mezi počtem druhů pakomáří a pH, ani mezi celkovou početností pakomáří a pH. Nejvýznamnějším proměnným faktorem při popisu sublitorálních společenstev pakomáří se ukázala být kyselinová neutralizační kapacita (KNK). Na základě hodnoty KNK, která může být modelována různými emisními scénáři, by mohly být podle autora vyvinuty modely zotavování jezer, které by předpovídaly druhové složení fauny pakomáří, relativní abundance jednotlivých druhů a které by zjistily změny v chlorofylu-*a* či jiných potravních zdrojích (Halvorsen et al. 2001).

Další průzkum jezerních sedimentů zaměřený na pakomáří proběhl v jižním Norsku (Schnell a Willassen 1996). Původní myšlenka, že pakomáří odpovídají na změny pH způsobené acidifikací, byla zpochybněna poté, co většina druhů, které nebyly objeveny v sedimentech, a byly tedy považovány za acidosenzitivní, se v současné době objevuje běžně v acidifikovaných jezerech. Mezi tyto nejběžnější skandinávské druhy, patří například *Microtendipes cf. pedellus* a *Microtendipes brevitarsis*. Hlavní závislost změn pakomáří fauny tedy podle Schnell a Willassena (1996) spočívá spíše na jiných faktorech než pH, jako toxický efekt hliníku ve vodním sloupci, produktivita jezera nebo množství živin.

## 4. HORSKÉ TOKY

Malé horské toky, které jsou nejběžnějším typem acidifikovaných ekosystémů, byly objektem spíše hydrochemických výzkumů. Kyselá atmosférická depozice způsobila snížení druhové diverzity acidifikovaných toků. Vodní organismy jsou ovlivněny jednak toxicitou  $H^+$  iontů a dále ionty toxických kovů (obzvláště Al). Při studiu nejvíce acidifikovaných toků České republiky (Horecký et al. 2006) byl prokázán zřejmý vztah mezi počtem taxonů a pH vody; společenstva mohou být ovlivněna i relativně malou změnou pH.

### 4.1. ZMĚNA CHEMISMU A TROFICKÉHO STAVU HORSKÝCH TOKŮ

Chemismus silně acidifikovaných toků souvisí s vyluhováváním síranů akumulovaných v půdě během období silné kyselé depozice, dále s vlivem acidosenzitivního podloží a monokulturami jehličnatých lesů, které vedou k dalšímu navýšení suché depozice síry (Horecký et al. 2013). Roli hrají i specifické vlastnosti povodí, jako geologický charakter podloží, charakter proudění a substrátu, vzdálenost od pramene a zalesnění povodí (Horecký 2003). Například u Lysiny (silně acidifikovaný tok nacházející s v CHKO Slavkovský les) se hodnoty pH před obdobím industrializace pohybovaly kolem 5,5, zatímco v 80. letech kleslo pH až na 3,87. Zotavování z acidifikace probíhá velmi pomalu; v roce 2030 je předpokládaná hodnota pH pro Lysinu pouze 4,25 (Hruška et al. 2002). Acidifikace zapříčinila podobně jako u horských jezer uvolňování Al a těžkých kovů.

Počet druhů a složení jednotlivých funkčních skupin makrozoobentosu horských toků je zřejmě ovlivněn acidifikací, zatímco jejich početnost a relativní zastoupení ukazuje závislost spíše na potravní nabídce (Horecký 2003). Se změnou pH se mění také strava pakomárů. Významným zdrojem potravy pakomárů je perifyton. Pomocí izotopů  $^{13}C$  a  $^{15}N$  bylo zjištěno, že pakomáři se v reakci na snížení pH mohou ve stravování přesouvat od perifytону více k allochtonním zdrojům potravy (Traister et al. 2013). To je výsledek naznačující buď změny stravovacích návyků, nebo nahrazení druhů živících se perifytonem (specialisty) těmi druhy, které se přednostně živí detritem (oportunisti). Tyto druhy pak mohou být při zotavování toků konkurencí pro druhy původní. Potravní řetězce acidifikovaných toků jsou založeny především na detritu (Ledger a Holdrew 2005). Ovšem toky obklopené monokulturami jehličnanů neposkytují během acidifikace velké množství detritu v porovnání s listnatými lesy. Herbivoři (kam většinou patří i pakomáři) jsou hlavními primárními konzumenty v tocích s  $pH > 5,4$ , ale jejich počet je značně

zmenšený a mohou až vymizet při nízkých hodnotách pH. Naproti tomu drtiči převládají na místech s nízkými hodnotami pH (Ledger a Hildrew 2005). Početnost herbivorů a drtičů se však nemění pouze se změnou pH, ale především s množstvím bentického organického materiálu, neboť poskytuje příhodnější životní podmínky než povrchová vrstva substrátu (Horecký 2003 podle Krno et al. 1998). Je pravděpodobné, že potravní oportunisti mají výhodu v acidifikovaných neproduktivních tocích, protože mohou měnit potravu podle potřeby, příkladem nevyhraněné podčeledi pakomárů jsou Orthocladiinae, kteří se mohou živit jednak jako seškrabávači, tak také jako sběrači (Horecký 2003).

## 4.2. PAKOMÁŘI HORSKÝCH TOKŮ

Pakomáři acidifikovaných toků jsou prostudováni mnohem méně, než je tomu u jezer. Je však známo, že složení jejich fauny se značně zjednoduší na několik rezistentních druhů schopných zvládnout kyselé podmínky. Existují názory, že zastoupení různých taxonů odráží spíše velikost toku, roční období nebo zdroje potravy než přímo efekt nízkého pH (Horecký et al. 2013, Lenat 1983).

Pakomáři jsou závislí především na gradientu teploty, dále na gradientu rychlosti pohybu vody, odlišující stojaté a tekoucí vody a také na typu substrátu (Rossaro 1991b). Někdy se však pakomáři chovají velmi oportunisticky a jejich přítomnost či nepřítomnost nemůže být jasně přisuzována nějakému environmentálnímu faktoru (Rossaro et al. 2006). Čeleď Chironomidae je natolik rozsáhlá, že je potřeba pro posuzování vlivů nebo při monitoringu rozlišovat od sebe alespoň jednotlivé rody (Waite et al. 2004), lépe však i jednotlivé druhy (Rossaro et al. 2006). Různé druhy stejného rodu mohou mít totiž různou odpověď jak na různé ekologické faktory, tak na acidifikační stres (Horecký et al. 2013). Například larvy *Heterotanytarsus* sp. se ve studii Orendta (1999) zdají být relativně senzitivní vůči snižování pH, zatímco druh *Heterotanytarsus apicalis*, determinovaný z kukelních svleček, je velmi tolerantní.

Podle Orendta (1999) mohou být pakomáři používáni jako indikátoři acidifikace tekoucích vod. Pakomáry rozděluje do čtyř tříd podle jejich citlivosti vůči pH. Většina druhů se ukázala být tolerantní vůči kyselosti. Pouze 2 druhy z 25 se ukázaly být extrémně senzitivní (tj. vyskytující se pouze ve vodách s pH vyšším než 6), a to *Apsectrotanytus trifascipennis* a *Rheocricotopus fuscipes*. Mezi senzitivní druhy (vyskytující se nad pH 5,5) byly zařazeny *Prodiamesa olivacea*, *Eukiefferiella brevicar*, *Polypedilum pullum* nebo *Pseudorthocladus virgatus*. Většinu druhů označil Orendt (1999) jako tolerantní a extrémně tolerantní (vyskytující se i pod pH 4) například

*Heterotanytarsus apicalis*, *Heterotrissocladius marcidus*, *Macropelopia notata*, *Corynoneura fittkai* aj. (Tab. 1). V extrémně acidifikovaných tocích byly nalezeny *Limnophyes minimus*, *Limnophyes* sp., *Corynoneura fittkai*. V reálných podmínkách ovšem nelze rozlišit samotný vliv pH od vlivů souvisejících s acidifikací. Ačkoli je počet druhů v acidifikovaných tocích primárně určován hodnotami pH a koncentrací těžkých kovů (Horecký 2003, Horecký et al. 2006), mezi výskytem druhů pakomárů a hodnotami pH nebo vodivostí pak často nejsou nalezeny žádné významné souvislosti (Orendt 1999, Adriaenssens et al. 2004).

**Tabulka 2: Klasifikace pakomárů podle jejich citlivost ke kyselosti podle Orendta (1999)**

taxon	klasifikace citlivosti	
<i>Apsectrotanytus trifascipennis</i> (ZETT.)	1	extrémně senzitivní ke
<i>Rheocricotopus (R.) fuscipes</i> K.	1	kyselosti
<i>Eukiefferiella brevicealcar</i> (K.)	2	středně senzitivní nebo
<i>Micropsectra lindebergi/insignilobus</i>	2	tolerantní ke kyselosti
<i>Polypedilum pullum</i> (ZETT.)	2	
<i>Prodiamesa olivacea</i> (MG.)	2	
<i>Trissopelopia longimana</i> (STAEG.)	2	
<i>Polypedilum albicorne</i> (MG.)	3	tolerantní ke kyselosti
<i>Pseudorthocladius virgatus</i> group	3	
<i>Tanytarsus</i> Pe15 (LANGTON 1991)	3	
<i>Brillia modesta</i> (MG.)	4	extrémně tolerantní ke
<i>Chaetocladius perennis</i> (MG.)	4	kyselosti
<i>Chaetocladius piger</i> (G.)	4	
<i>Chironomus</i> cf. <i>luridus</i> STR.	4	
<i>Corynoneura</i> cf. <i>lobata</i> EDW.	4	
<i>Corynoneura fittkai</i> SCHLEE	4	
<i>Heterotanytarsus apicalis</i> (K.)	4	
<i>Heterotrissocladius marcidus</i> (WALK.)	4	
<i>Limnophyes minimus</i> (MG.)	4	
<i>Macropelopia adaucta</i> K.	4	
<i>Macropelopia notata</i> (MG.)	4	
<i>Micropsectra atrofasciata</i> (K.)	4	
<i>Micropsectra bidentata</i> G.	4	
<i>Micropsectra fusca</i> (MG.)	4	
<i>Tanytarsus buchoni</i> REISS & FITT.	4	

Také Lencioni et al. (2012) považují pakomáry dobré bioindikátory chemismu horských pramenných toků, a to díky tomu, že jsou dominantními druhy fauny pramenů, co do celkové početnosti i počtu druhů. Jejich distribuci v pramenných tocích determinuje komplex abiotických faktorů (především teplota a vodivost). Užitečnost pakomárů jako indikátorů kvality vody je také v tom, že některé druhy jsou spojené s vysokou mírou disturbance (*Polypedium nubeculosum*) a jiné s nedotčenými podmínkami (*Diamesa* spp., *Stilocladius montanus*) (Lencioni et al. 2012).

Zástupci pakomárů v acidifikovaných horských tocích ČR jsou vcelku málo prozkoumanou skupinou. Charakteristické podčeledi acidifikovaných horských potoků v ČR jsou Orthoclaadiinae a Corynoneurinae, velmi časté jsou také podčeledi Tanytopodinae a Chironominae (téměř výhradně tribu Tanytarsini) (Horecký 2003). Tento autor dále upozorňuje na korelaci některých skupin pakomárů a koncentraci kovů. Například zástupci čeledi Orthoclaadiinae se podle jeho analýz nevyskytovaly na lokalitách s vysokou koncentrací reaktivního hliníku ve vodě. Naopak larvy podčeledí Chironominae a Corynoneurinae byly nalezeny ve vyšší početnosti právě při vysokých koncentracích mědi a reaktivního hliníku. Podčeledi Chironominae, Corynoneurinae, Orthoclaadiinae a Tanytopodinae tvořili hlavní složku makrozoobentou acidifikovaných toků také podle studie Ruckiho (2007). Autor ve své práci porovnával toky silně ovlivněné acidifikací s referenčními toky (méně ovlivněnými) v Brdech, Slavkovském lese a v Jizerských horách. Autor z výsledků vyvozuje, že pakomáři mohou být vhodnými indikátory pro posuzování stavu acidifikace v tocích, jelikož mezi zkoumanými acidifikovanými toky a referenčními lokalitami nebyly objeveny žádné společné druhy.

### 4.3. LITAVKA – PŘÍPADOVÁ STUDIE

Jedním z našich silně acidifikovaných toků je Litavka, a to především rameno zásobované dešťovou vodou, zdroj druhého ramene je malý pramen (Hardekopf et al. 2008). Je velký rozdíl mezi druhovou tolerancí na dočasné (epizodické) a dlouhodobé změny pH. Rameno Litavky zásobované dešťovou vodou je současně silně permanentně acidifikované a pufrace probíhá prostřednictvím iontů Al, nedochází zde tedy k velkým výkyvům pH. Hodnoty pH v roce 2000 se pohybovaly mezi 3,98 - 4,36 (Horecký 2003). Nejvíce bentických druhů vyskytujících se v tomto dlouhodobě acidifikovaném rameni představují larvy pošvatek, chrostíků, dvoukřídlých a brouků, odolné acidifikaci. Mezi nejčastěji vyskytující se druhy pakomárů silně acidifikované větve Litavky patří *Micropsectra* spp., *Tanytarsus* spp. (Chironominae) a *Heterotrissocladius marcidus* a *Corynoneura* cf. *lobata* (Orthoclaadiinae), která je charakteristickým druhem acidifikovaných horských toků (Horecký et al. 2006). Běžným druhem je potom *Macropelopia* sp. (Tanytopodinae) a *Pseudorthoclaadius* sp. (Orthoclaadiinae) (Hardekopf et al. 2008, Horecký 2003). Levostranná větev napájená vodou z pramene může sloužit pro přiblížení referenčních podmínek pro pravostrannou acidifikovanou větev. Acidoresistantní druhy žijící ve větvi napájené z pramene a okolních toků mohou být považovány za potenciální zdroj organismů během zotavování z acidifikace vedlejšího toku napájeného srážkovou vodou.

## 5. ZOTAVOVÁNÍ Z ACIDIFIKACE

Pro tatranská a šumavská jezera bylo vrcholným obdobím acidifikace v 80. letech až první polovině 90. let 20. století. Za maximum acidifikace v Tatrách je považován rok 1984 (Kopáček et al. 2006), od druhé poloviny 90. let pak přicházejí první náznaky chemického zotavování (Kopáček et al. 1998, Vrba et al. 2000). Díky poklesu depozice  $\text{SO}_4^{2-}$ ,  $\text{NO}_3^-$  a  $\text{NH}_4^+$  došlo od roku 1984 k poklesu koncentrace  $\text{SO}_4^{2-}$  a  $\text{NO}_3^-$  v povrchových vodách zhruba o 50% (Kopáček et al. 2006). Pokles koncentrace těchto okyselujících aniontů závisí na typu vegetačního pokryvu povodí. K nejrapidnějšímu snížení koncentrace  $\text{SO}_4^{2-}$  v Tatrách dochází u lesních jezer, kdežto koncentrace  $\text{NO}_3^-$  nejvýrazněji klesaly u skalnatých jezer nad hranicí lesa (Kopáček et al. 2006). Vlivem redukce okyselujících složek došlo ke snížení vyluhování Ca, Mg a Al z povodí, a naopak k růstu pH a alkality jezerní vody. Chemické zotavování vodních ekosystémů z acidifikace je zpomalováno (hystereze) i přes to, že došlo k výrazné redukci emisí a následně i depozice síry (Kopáček et al. 2001, 2002). Půda je totiž saturována sírou a dusíkem, které jsou postupem času vyplavovány ve formě síranů a dusičnanů. V některých oblastech (Brdy, Jizerské a Krušné hory) byl odtok síranů z povodí vyšší než jeho depozice (Horecký 2003). To naznačuje vymývání síranů z půd. Také saturace dusíkem je zřejmě vratná, i když je tento proces složitější (Kopáček et al. 2002). Biologické zotavování je po chemickém opožděno, na Šumavě přibližně o 20 let (Nedbalová et al. 2006), ve Skandinávii o 10 let (Hynynen a Meriläinen 2005).

Proces zotavování se u jezer liší podle různého zastoupení živin (Vrba et al. 2000). Na Šumavě již byl proces zotavování z acidifikace zaznamenán u některých jezer (Prášílské jezero, Laka, Kleiner Arbersee, Grosser Arbersee), u kterých došlo k obnově pufrčního uhlíčanového systému. Zatímco ostatní zůstávají nadále chronicky acidifikovaná (Černé jezero, Čertovo jezero, Rachelsee) (Nedbalová et al. 2006, Vrba et al. 2000). V současné době se pH šumavských jezer pohybuje mezi 4,6 – 5,7 (Ungermannová et al. 2014).

Pakomáři rekolonizují území v průběhu zotavování z acidifikace s velmi krátkým časovým zpožděním (Halvorsen et al. 2001). Je to dáno krátkou generační dobou jejich cyklu a schopností okřídlených dospělých jedinců rozšiřovat se do okolí. Zotavování z acidifikace může být indikováno znovuobjevením druhů, které během fáze acidifikace vymizely. Studie z Ontária prokázala, že během zotavování z acidifikace docházelo v jezerech ke snižování procentuálního zastoupení pakomárů a naopak k nárůstu zastoupení jepic (Ephemeroptera), což značí návrat acidosenzitivních taxonů (Lento et al. 2011).

Tatranská jezera jsou jedním z nejrychleji se zotavujících ekosystémů na světě díky výjimečně výraznému poklesu kyselých emisí v centrální Evropě od 80. let. Od 90. let dochází např. u silně acidifikovaného Starolesnianského plesa k chemickému zotavování (Kopáček et al. 2015). Také u Vyšného Wahlenbergova plesa začíná zotavování během 90. let, kdy se začalo zvyšovat pH zpátky k hodnotě 6 a zároveň docházelo k nárůstu TP a koncentrace chlorofylu-*a* (Kopáček et al. 2015).

Dostupnost potravy a interakce mezi druhy může mít vážné následky v podobě přetrvávání acidotolerantní fauny v zotavujících se habitatech (Bradley a Ormerod 2002). Niky dříve uvolněné acidosenzitivními byly rychle zaplněny druhy acidotolerantnějšími, jež jsou za normálních podmínek vůči potravním specialistům méně konkurence schopní. Tyto druhy však přesto dokáží překvapivě účinně bránit reinvazi původních druhů (Ledger a Hildrew 2000).



## 6. ZÁVĚR

1. Acidifikace vedla ke změnám chemismu a trofie horských jezer a toků, na které pakomáři reagovali. Období acidifikace vyústilo v pokles početnosti pakomárů. Druhové složení tatranských horských jezer se buď nezměnilo (Kubovčík a Bitušík 2006) nebo k němu došlo až u pH nižšího než 5 (Brodin a Gransberg 1993). Diverzita pakomárů v tatranských jezerech ovlivněných acidifikací neodráží pouze hodnoty pH (*Zalutschia tatica*), ale také trofii jezera (*Tanytarsus gregarius*, *Chironomus* sp., aj.) (Bitušík et al. 2006). Právě úživnost jezer a dostupnost potravy je zřejmě rozhodujícím faktorem pro pakomáry spíše než samotná hodnota pH (Brodin 1990). To platí především pro jezera, kde pH nekleslo pod hodnotu 5 (např. Vyšné Wahlenbergovo jezero). U jezer, ve kterých pH kleslo pod tuto hodnotu (např. Starolesnianské pleso) se vliv nízkého pH a vysoké koncentrace Al již projevil výrazněji. Se zvýšením produktivity jezera, tedy s nárůstem koncentrace chlorofylu-*a* během fáze acidifikace (Fott et al. 1994), jsou spojeny změny v abundanci dominantních druhů. Například druhy *Heterotrissocladius marcidus* a *Tanytarsus gregarius* mohly profitovat díky zvýšenému množství potravy, způsobenému dočasnou vysokou produktivitou jezera a zároveň nižší kompeticí o potravní zdroje.
2. V acidifikovaných tocích začaly pro pakomáry převažovat allochtonní zdroje potravy před perifytonem. To dává výhodu oportunistům před specializovanými herbivory. Ani v horských tocích se neprokázala výrazná souvislost mezi hodnotami pH a změnou fauny pakomárů. Většina druhů byla shledána jako tolerantní vůči acidifikaci (Orendt 1999).
3. Nelze obecně určit, který vliv acidifikace je rozhodující pro biodiverzitu pakomárů, jelikož faktory působí na různých místech s odlišnou intenzitou a interakcemi. Při extrémně silných hodnotách některého faktoru se ten pak stává limitujícím, např. extrémně nízké hodnoty pH, extrémně vysoké hodnoty koncentrace Al, nízká dostupnost potravy aj.
4. Aby mohli pakomáři sloužit pro monitoring, je třeba je rozlišovat podle druhů, jelikož v rámci rodu se mohou vyskytovat druhy například s odlišnou tolerancí vůči pH. To je však většinou neproveditelné, a proto pakomáři nejsou používáni ve velké míře pro posuzování vlivu acidifikace na vodní ekosystémy.

## SEZNAM POUŽITÉ LITERATURY

ADRIAENSSENS, V., F. SIMONS, L. NGUYEN, B. GODDEERIS, P. GOETHALS a N. DE PAUW. Potential of bio-indication of chironomid communities for assessment of running water quality in Flanders (Belgium). *Belgian Journal of Zoology*. 2004, vol. 134, issue 1, s. 31-40.

AL-SHAMI, S. A., C. RAWI, A. HASSANAHMAD a S. NOR. Distribution of Chironomidae (Insecta: Diptera) in polluted rivers of the Juru River Basin, Penang, Malaysia. *Journal of Environmental Sciences*. 2010, vol. 22, issue 11, s. 1718-1727. DOI: 10.1016/s1001-0742(09)60311-9.

BITUŠÍK, P. a V. KUBOVČÍK. Sub-fossil chironomid assemblages (Diptera: Chironomidae) from Černé lake and Prášilské lake (Bohemian Forest, Czech Republic). *Silva Gabreta*. 2000, vol. 4, s. 253-258.

BITUŠÍK, P. a M. SVITOK. Structure of chironomid assemblages along environmental and geographical gradients in the Bohemian Forest lakes (Central Europe): An exploratory analysis. *Biologia*. 2006, vol. 61, issue 20, s. 467-476. DOI: 10.2478/s11756-007-0063-y.

BITUŠÍK, P., M. SVITOK, P. KOLOŠTA a M. HUBKOVÁ. Classification of the Tatra Mountain lakes (Slovakia) using chironomids (Diptera, Chironomidae). *Biologia*. 2006, vol. 61, issue 18, s. 191-201. DOI: 10.2478/s11756-006-0131-8.

BITUŠÍK, P., F. ŠPORKA a I. KRNO. Benthic macroinvertebrate fauna of two alpine lakes over the last century: The value of historical data for interpreting environmental changes. *Biologia*. 2010, vol. 65, issue 5, s. 884-891. DOI: 10.2478/s11756-010-0102-y.

BOGGERO, A., L. FÜREDER, V. LENCIONI, T. SIMCIC, B. THALER, U. FERRARESE, A. F. LOTTER a R. ETTINGER. Littoral Chironomid Communities of Alpine Lakes in Relation to Environmental Factors. *Hydrobiologia*. 2006, vol. 562, issue 1, s. 145-165. DOI: 10.1007/s10750-005-1809-6.

BRADLEY, D. C. a S. J. ORMEROD. Long-term effects of catchment liming on invertebrates in upland streams. *Freshwater Biology*. 2002, vol. 47, s. 161-171. DOI: 10.1046/j.1365-2427.2002.00770.x.

BRANIŠ, M., I. HŮNOVÁ a kol. 2009. Atmosféra a klima: aktuální otázky ochrany ovzduší. Vyd. 1. V Praze: Karolinum, 351 s. ISBN 978-80-246-1598-1.

BRODERSEN, K. P. a N. J. ANDERSON. Distribution of chironomids (Diptera) in low arctic West Greenland lakes: trophic conditions, temperature and environmental reconstruction. *Freshwater Biology*. 2002, vol. 47, issue 6, s. 1137-1157. DOI: 10.1046/j.1365-2427.2002.00831.x.

BRODIN, Y.W. Midge Fauna Development in Acidified Lakes in Northern Europe. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*. 1990, vol. 327: 295-298. DOI: 10.1098/rstb.1990.0065.

BRODIN, Y.W. a M. GRANSBERG. Responses of insects, especially Chironomidae (Diptera), and mites to 130 years of acidification in a Scottish lake. *Hydrobiologia*. 1993, vol. 250, s. 201-212.

BROOKS, S.J., P.G. LANGDON, O. HEIRI. The identification and use of Palaearctic Chironomidae larvae in palaeoecology. Quaternary Research Association, 2007, 120 s.

CORTELEZZI, A., A.C. PAGGI, M. RODRÍGUEZ a A. R. CAPÍTULO. Taxonomic and nontaxonomic responses to ecological changes in an urban lowland stream through the use of Chironomidae (Diptera) larvae. *Science of The Total Environment*. 2011, vol. 409, issue 7, s. 1344-1350. DOI: 10.1016/j.scitotenv.2011.01.002.

FOTT, J., M. PRAŽÁKOVÁ, E. STUHLÍK a Z. STUHLÍKOVÁ. Acidification of lakes in Šumava (Bohemia) and in High Tatra Mountains (Slovakia). *Hydrobiologia*. 1994, vol. 274, s. 37-47.

GROENENDIJK, D., S.M.G. LÜCKER, M. PLANS, M.H.S KRAAK a W. ADMIRAAL. Dynamics of metal adaptation in riverine chironomids. *Environmental Pollution*. 2002, vol. 117, s. 101-109. DOI: 10.1016/S0269-7491(01)00154-3.

HALVORSEN, G.A., J.H. HENEBERRY a E. SNUCINS. Sublittoral chironomids as indicators of acidity (Diptera:Chironomidae). *Water, Air, and Soil Pollution*. 2001, vol. 130, s. 1385–1390.

HAMERLÍK, L. a P. BITUŠÍK. The distribution of littoral chironomids along an altitudinal gradient in High Tatra Mountain lakes: Could they be used as indicators of climate change?. *Annales de Limnologie - International Journal of Limnology*. 2009, vol. 45, issue 3, s. 145-156. DOI: 10.1051/limn/2009021.

HARDEKOPF, D., J. HORECKÝ, J. KOPÁČEK a E. STUHLÍK. Predicting long-term recovery of a strongly acidified stream using MAGIC and climate models (Litavka, Czech Republic). *Hydrology and Earth System Sciences Discussions*. 2008, vol. 12, s. 479–490.

HORECKÝ, J. *Zhodnocení vlivu kyselé atmosférické depozice na chemismus a oživení horských potoků v ČR*. Praha, 2003. Doktorandská dizertační práce. Katedra parazitologie a hydrobiologie, Přírodovědecká fakulta, Univerzita Karlova v Praze. Vedoucí práce RNDr. Evžen Stuchlík, CSc.

HORECKÝ, J., J. RUCKI, P. KRÁM, J. KŘEČEK, P. BITUŠÍK, J. ŠPAČEK a E. STUHLÍK. Differences in benthic macroinvertebrate structure of headwater streams with extreme hydrochemistry. *Biologia*. 2013, vol. 68, issue 2, s. 303-313. DOI: 10.2478/s11756-013-0156-8.

HORECKÝ, J., E. STUHLÍK, P. CHVOJKA, D. HARDEKOPF, M. MIHALJEVIČ a J. ŠPAČEK. Macroinvertebrate Community and Chemistry of the Most Atmospherically Acidified Streams in the Czech Republic. *Water, Air, and Soil Pollution*. 2006, vol. 173, s. 261-272. DOI: 10.1007/s11270-005-9071-0.

HOŘICKÁ, Z., E. STUHLÍK, I. HUDEC, M. ČERNÝ a J. FOTT. Acidification and the structure of crustacean zooplankton in mountain lakes: The Tatra Mountains (Slovakia, Poland). *Biologia*. 2006, vol. 61, issue 18, s. 121-134. DOI: 10.2478/s11756-006-0125-6.

HRABĚ, S. O bentické zvířené ve Vysokých Tatrách. *Bohemica*. 1942, vol. 25, s. 123–177.

HRUŠKA, J., F. MOLDAN a P. KRÁM. Recovery from acidification in central Europe—observed and predicted changes of soil and streamwater chemistry in the Lysina catchment, Czech Republic. *Environmental Pollution*. 2002, vol. 120, s. 261-274. DOI: 10.1016/S0269-7491(02)00149-5. ISSN 02697491.

HYNYNEN, J. a J. J. MERILÄINEN. Recovery from acidification in boreal lakes inferred from macroinvertebrates and subfossil chironomids. *Hydrobiologia*. 2005, vol. 541, s. 155-173. DOI: 10.1007/s10750-004-5290-4.

ILYASHUK, B. a E. ILYASHUK. Response of alpine chironomid communities (Lake Chuna, Kola Peninsula, northwestern Russia) to atmospheric contamination. *Journal of Paleolimnology*. 2001, vol. 25, s. 467-475. DOI: 10.1023/A:1011187520169

KOPÁČEK, J., D. HARDEKOPF, V. MAJER, P. PŠENÁKOVÁ, E. STUHLÍK a J. VESELÝ. Response of alpine lakes and soils to changes in acid deposition: the MAGIC model applied to the Tatra Mountain region, Slovakia-Poland. *Journal of Limnology*. 2004, vol. 63, issue 1, s. 143-156. DOI: 10.4081/jlimnol.2004.143.

KOPÁČEK, J., J. HEJZLAR, J. KAŇA, S.A. NORTON a E. STUHLÍK. Effects of Acidic Deposition on in-Lake Phosphorus Availability: A Lesson from Lakes Recovering from Acidification. *Environmental Science*. 2015, vol. 49, issue 5, s. 2895-2903. DOI: 10.1021/es5058743.

KOPÁČEK, J., J. HEJZLAR, E. STUHLÍK, J. FOTT a J. VESELÝ. Reversibility of acidification of mountain lakes after reduction in nitrogen and sulphur emissions in Central Europe. *Limnology and Oceanography*. 1998, vol. 43, issue 2, s. 357-361. DOI: 10.4319/lo.1998.43.2.0357.

KOPÁČEK, J., E. STUHLÍK a D. HARDEKOPF. Chemical composition of the Tatra Mountain lakes: Recovery from acidification. *Biologia*. 2006, vol. 61, issue 18, s. 21-33. DOI: 10.2478/s11756-006-0117-6

KOPÁČEK, J., E. STUHLÍK, V. STRAŠKRÁBOVÁ a P. PŠENÁKOVÁ. Factors governing nutrient status of mountain lakes in the Tatra Mountains. *Freshwater Biology*. 2000, vol. 43, s. 369-383. DOI: 10.1046/j.1365-2427.2000.00569.x.

KOPÁČEK, J., E. STUHLÍK, J. VESELÝ, J. SCHAUMBURG, I.C. ANDERSON, J. FOTT, J. HEJZLAR a J. VRBA. Hysteresis in reversal of central European mountain lakes from atmospheric acidification. *Water, Air, and Soil Pollution*. 2002, vol. 2, s. 91-114.

KOPÁČEK, J., K. ULRICH, J. HEJZLAR, J. BOROVEC a E. STUHLÍK. Natural inactivation of phosphorus by aluminum in atmospherically acidified water bodies. *Water Research*. 2001, vol. 35, issue 16, s. 3783-3790. DOI: 10.1016/S0043-1354(01)00112-9. ISSN 00431354.

KRNO I., ŠPORKA F., BULÁNKOVÁ E., TIRIAKOVÁ I., ILLYOVÁ M., ŠTEFKOVÁ E., TOMAJKA J., HALGOŠ J., BITUŠÍK P., ILLEŠOVÁ D. a LUKÁŠ J. The influence of organic inputs, acidification and fluctuating discharge on a spring ecosystem. *Advances in River Bottom Ecology*. 1998, s.:99-106.

KUBOVČÍK, V. a P. BITUŠÍK. Subfossil chironomids (Diptera, Chironomidae) in three Tatra Mountain lakes (Slovakia) on an acidification gradient. *Biologia*. 2006, vol. 61, issue 18, s. 213-220. DOI: 10.2478/s11756-006-0133-6.

LEDGER, M.E. a A.G. HILDREW. Herbivory in an acid stream. *Freshwater Biology*. 2000, vol. 43, s. 545-556. DOI: 10.1046/j.1365-2427.2000.00534.x.

LELLÁK, J. a F. KUBÍČEK. 1992. Hydrobiologie. 1. vyd. Praha: Univerzita Karlova, 257 s. ISBN 80-706-6530-0.

LENAT, D.R. Chironomid Taxa Richness: Natural Variation and Use in Pollution Assessment. *Freshwater Invertebrate Biology*. 1983, vol. 2, issue 4, s. 192-198.

LENCIONI, V., L. MARZIALI a B. ROSSARO. Chironomids as bioindicators of environmental quality in mountain springs. *Freshwater Science*. 2012, vol. 31, issue 2, s. 525-541. DOI: 10.1899/11-038.1.

LENTO, J., P.J. DILLON a K.M. SOMERS. Evaluating long-term trends in littoral benthic macroinvertebrate communities of lakes recovering from acid deposition. *Environmental Monitoring and Assessment*. 2012, vol. 184, issue 12, s. 7175-7187. DOI: 10.1007/s10661-011-2489-5.

ORENDT, C. Chironomids as Bioindicators in Acidified Streams: a Contribution to the Acidity Tolerance of Chironomid Species with a Classification in Sensitivity Classes. *International Review of Hydrobiology*. 1999, vol. 84, issue 5, s. 439-449.

ROSSARO, B a. Chironomids and water temperature. *Aquatic Insects*. 1991, vol. 13, issue 2, s. 87-98. DOI: 10.1080/01650429109361428.

ROSSARO, B b. Factors that determine chironomidae species distribution in fresh waters. *Bolletino di zoologia*. 1991, vol. 58, s. 281-286. DOI: 10.1080/11250009109355766.

ROSSARO, B., V. LENCIONI, A. BOGGERO a L. MARZIALI. Chironomids from Southern Alpine Running Waters: Ecology, Biogeography. *Hydrobiologia*. 2006, vol. 562, issue 1, s. 231-246. DOI: 10.1007/s10750-005-1813-x.

RUCKI, J. *Makrozoobentos dlouhodobě sledovaných toků s různým stupněm ovlivnění atmosférickou acidifikací*. České Budějovice, 2007. Diplomová práce. Přírodovědecká fakulta, Ústav pro životní prostředí, Universita Karlova v Praze.

SCHNELL, Ø. A. a E. WILLASSEN. The chironomid (Diptera) communities in two sediment cores from Store Hovvatn, S. Norway, an acidified lake. *Annales de Limnologie - International Journal of Limnology*. 1996, vol. 32, issue 1, s. 45-61. DOI: 10.1051/limn/1996005.

SOLDÁN, T., J. BOJKOVÁ, J. VRBA, P. BITUŠÍK, P. CHVOJKA, M. PAPÁČEK, J. PELTANOVÁ, J. SYCHRA a J. TÁTOSOVÁ. Aquatic insects of the Bohemian Forest glacial lakes: Diversity, long-term changes, and influence of acidification. *Silva Gabreta*. 2012, vol. 18, issue 3, s. 123-283.

STUHLÍK, E., P. APPLEBY, P. BITUŠÍK, C. CURTIS, J. FOTT, J. KOPÁČEK, M. PRAŽÁKOVÁ, N. ROSE, O. STRUNECKÝ a R.F. WRIGHT. Reconstruction of Long-Term Changes in Lakewater Chemistry, Zooplankton and Benthos of a Small, Acidified High-Mountain Lake: Magic modelling and Palaeolimnological analysis. *Water, Air, & Soil Pollution: Focus*. 2002, vol. 2, s. 127–138.

STUHLÍK, E., Z. STUHLÍKOVÁ, J. FOTT, L. RŮŽIČKA a J. VRBA. Effect of Acid Precipitation on Waters of the TANAP Territory. *Treatises Concerning the Tatra National Park*. 1985, vol. 26, s. 173–211.

TÁTOSOVÁ, J. a E. STUHLÍK. Seasonal dynamics of chironomids in the profundal zone of a mountain lake (L'adové pleso, the Tatra Mountains, Slovakia). *Biologia*. 2006, vol. 61, issue 18, s. 203-212. DOI: 10.2478/s11756-006-0132-7.

THIENEMANN, A. Biologische Seetypen und die Gründung einer hydrobiologischen Anstalt am Bodensee. 1921.

TRAISTER, E.M., W.H. MCDOWELL, P. KRÁM, D. FOTTOVÁ a K. KOLAŘÍKOVÁ. Persistent effects of acidification on stream ecosystem structure and function. *Freshwater Science*. 2013, vol. 32, issue 2, s. 586-596. DOI: 10.1899/12-130.1.

UNGERMANOVÁ, L., K. KOLAŘÍKOVÁ, E. STUHLÍK, T. SENOO, J. HORECKÝ, J. KOPÁČEK, P. CHVOJKA, J. TÁTOSOVÁ, P. BITUŠÍK a A. FJELLHEIM. Littoral macroinvertebrates of acidified lakes in the Bohemian Forest. *Biologia*. 2014, vol. 69, issue 9, s. 1190-1201. DOI: 10.2478/s11756-014-0420-6.

VALLERO, D.A. Effects on the Atmosphere, Soil, and Water Bodies. *Fundamentals of Air Pollution*. 2007, s. 423-441. DOI: 10.1016/B978-012373615-4/50015-7.

VRBA, J., J. KOPÁČEK a J. FOTT. Long-term limnological research of the Bohemian Forest lakes and their recent status. *Silva Gabreta*. 2000, vol. 4, s. 7-28.



VRBA, J., J. KOPÁČEK, J. FOTT, L. KOHOUT, L. NEDBALOVÁ, M. PRAŽÁKOVÁ, T. SOLDÁN aj. SCHAUMBURG. Long-term studies (1871-2000) on acidification and recovery of lakes in the Bohemian Forest (central Europe). *Science of the Total Environment*. 2003, vol. 310, s. 73-85. DOI: 10.1016/S0048-9697(02)00624-1.

WAITE, I.R., A.T. HERLIHY, D.P. LARSEN, N.S. URQUHART a D.J. KLEMM. The effects of macroinvertebrate taxonomic resolution in large landscape bioassessments: an example from the Mid-Atlantic Highlands, U.S.A. *Freshwater Biology*. 2004, vol. 49, s. 474-489. DOI: 10.1111/j.1365-2427.2004.01197.x.