

Univerzita Karlova v Praze
Přírodovědecká fakulta

Studijní program: Biologie

Studijní obor: Ekologie



Bc. Jakub Zelený

Sukcese fytoplanktonu experimentálních tůní
Phytoplankton succession in experimental ponds

Diplomová práce

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

Praha, 2013

Prohlášení:

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

V Praze, 15.08.2013

Jakub Zelený

Poděkování:

Na tomto místě bych rád srdečně poděkoval své školitelce dr. Lindě Nedbalové, za její trpělivost a ochotu při vedení této práce a rady, které mi poskytovala v průběhu studia.

Mé díky patří i mým příbuzným, přátelům a zejména mým rodičům za podporu a možnost plně se věnovat studiu.

Abstrakt

Nově vytvořené habitaty představují pro výzkum sukcese a souvisejících procesů nezastupitelný výzkumný objekt. Relativní izolace a možnost sledovat dynamiku společenstev od prvotní kolonizace umožňuje provést experimenty opakovaně za kontrolovaných podmínek. Krátká generační doba planktonních organismů z nich činí vhodné modelové organismy pro výzkum sukcese a souvisejících jevů, jako jsou vliv podmínek prostředí či efekt zakladatele.

Předmětem této práce je studium sukcese fytoplanktonu v 20 experimentálních tůních, které byly po dobu šesti let (2007–2012) sledovány z hlediska struktury fytoplanktonu a parametrů prostředí. Tůně se nacházejí v údolní rozedlině řeky Liběchovky na území CHKO Kokořínsko. Předmětná lokalita je mezinárodně chráněna jako součást Ramsarské úmluvy za účelem uchovat habitaty pro tažné ptáky a obojživelníky.

Pro vysvětlení variability druhového složení a proměny fyzikálně-chemických parametrů tůní byly využity jednorozměrné i mnohorozměrné statistické metody (PCA, DCA, CCA). Sledování ukazatelů diversity metaspolečenstev (α, β, γ) ukázaly pokles α diverzity a zároveň růst β diverzity, způsobené výraznou diferenciací společenstev v letech 2011–2012. γ diverzita dosáhla maxima uprostřed sledovaného období (2009). Od roku 2010 se v tůních rozšířil emerzní okřehek (rod *Lemna*) a který souvisle pokrýval až 90 % hladiny.

V průběhu sledovaného období došlo k významnému posunu druhového složení: kokální zelené řasy (typicky rody *Monoraphidium*, *Scenedesmus*, *Dictyosphaerium*) a krásnoočka (rody *Euglena*, *Trachelomonas*, *Lepocinclis*) byly nahrazeny bičíkovci, zastoupenými především rody *Chlamydomonas*, *Cryptomonas*, *Gymnodinium* a chrysomonádami. Pomocí rozkladu variance jsme testovali vliv fyzikálně-chemických podmínek prostředí, perloočky *Daphnia curvirostris*, času a sezóny na druhové složení; tyto faktory vysvětlily celkem 10,7 % variability. Vliv filtrace *Daphnia curvirostris* nebyl významný, vysoká hustota perlooček však měla signifikantní negativní vliv na druhovou bohatost fytoplanktonu.

Domníváme se, že druhová proměna fytoplanktonu souvisí s přechodem stabilních stavů tůní vlivem rozvoje emerzních makrofyt (rod *Lemna*). To způsobilo změnu v světelných podmínkách tůní, což mohlo podpořit posun druhového složení ve prospěch fakultativně mixotrofních bičíkovců.

Abstract

Newly created habitats present a unique model environment for the study of succession and related processes. Their relative isolation and the possibility to observe community assembly dynamics from the very beginning makes these experiments repeatable under controlled conditions. Planktic organisms with short generation cycles represent useful model organisms for the research of succession and related features like the influence of environmental variables or priority effect.

The thesis aims at describing the succession of phytoplankton in a set of 20 experimental ponds, where phytoplankton structure and environmental parameters have been observed for six years (2007–2012). The ponds are located in Liběchovka River-bed, which is a part of Kokořínsko Protected Landscape Area. The target locality is protected by the Ramsar agreement as a habitat for pulling birds and amphibians.

We used classical and multidimensional statistical methods (PCA, DCA, CCA) to analyse the variability in species composition and shifts in environmental variables. Metacomunity structure indices (α, β, γ) showed a decrease of α diversity accompanied by an increase in β diversity over the study period, which have been caused by a marked differentiation of communities in 2011–2012. γ diversity peaked in the middle of the study period (2009). Since 2010 persistent emergent macrophytes (*Lemna* sp.) have covered up to 90 % of most of the ponds surface.

There was a marked shift in phytoplankton species composition during the study period: green coccal algae (typically genera *Monoraphidium*, *Scenedesmus*, *Dictyosphaerium*) and euglenophytes (genera *Euglena*, *Trachelomonas*, *Lepocinclis*) were replaced by flagellated species communities, consisting of the genera *Chlamydomonas*, *Cryptomonas*, *Trachelomonas*, *Gymnodinium* and chrysophytes. We used variance partitioning to explain the influence of physico-chemical conditions, *Daphnia curvirostris*, time and season on phytoplankton species composition; these factors explained in total 10,7 % of the variability. The presence of *Daphnia curvirostris* was proved to have a minor importance, however, its high densities were negatively correlated with phytoplankton species richness.

We assume that the shift in phytoplankton species composition is in concordance with a shift between two stable states typical for shallow lakes because of intense emergent

macrophyte growth of *Lemna sp.* The plant changed the light environment in the ponds, creating a habitat favourable for flagellated mixotrophs.

Smluvní strany

*Uznávajíce Vzájemnou závislost mezi člověkem
a jeho prostředím;*

*berouce v úvahu základní ekologické funkce mok-
řadů jako regulátorů vodních režimů a jako biotopů
podporujících charakteristickou flóru a faunu, zejména
pak vodní ptactvo;*

*jsouce přesvědčeny, že mokřady vytvářejí zdroje
velké hospodářské, kulturní, vědecké a rekreační hod-
noty, jejichž ztráta by byla nenahraditelná;*

*přejíce si zastavit pokračující zasahování do mok-
řadů a zabránit jejich ztrátě dnes i v budoucnosti;
uznávajíce, že vodní ptactvo může při svých tazích
překračovat hranice, a proto by mělo být považováno
za mezinárodní zdroj;*

*jsouce přesvědčeny, že ochrana mokřadů a jejich
flóry a fauny může být zajištěna spojením prozíravé
státní politiky s koordinovaným mezinárodním postupem;*

dohodly se na následujícím:

(Výňatek z Ramsarské úmluvy ČSFR, 1990)

Obsah

1. Úvod	10
1.1. Výzkumný kontext práce	10
1.2. Výzkumné otázky	11
2. Literární přehled	12
2.1. Důležitost mokřadních ekosystémů	12
2.2. Pojem sukcese	13
2.3. Plankton experimentálních tůní jako výzkumný model sukcese	14
2.4. Sezónní a meziroční proměna druhů, model PEG.....	15
2.5. Životní strategie	19
2.6. Disturbance a opětovná kolonizace – prostor pro svébytná společenstva	20
3. Materiál a metody	26
3.1. Výzkumná lokalita	26
3.2. Odběr vzorků	28
3.3. Determinace taxonomického složení fytoplanktonu a relativní abundance druhů.....	29
3.4. Přítomnost filtrátora <i>Daphnia curvirostris</i>	30
3.4. Zpracování dat	31
4. Výsledky.....	34
4.1. Parametry prostředí	34
4.1.1. Parametry prostředí v mnohorozměrném prostoru	34

4.2. Taxonomické složení fytoplanktonu	40
4.3. Druhová bohatost a struktura metaspolečenstev.	43
4.4. Taxonomická proměna fytoplanktonu tůní a trendy s využitím mnohorozměrných metod	50
4.5. Prostorová vzdálenost.....	60
4.6. Druhová konzervativnost jednotlivých tůní.....	62
5. Diskuse	63
5.1. Parametry prostředí	63
5.2. Struktura metaspolečenstev kokořínských tůní.....	69
5.3. Vliv filtrátora <i>Daphnia curvirostris</i>	71
6. Závěr.....	73
7. Literární zdroje.....	75
8. Appendix.....	84

1. ÚVOD

1.1.Širší kontext práce

Výzkumný projekt, jehož součástí je i tato diplomová práce, vznikl v roce 2007 v rámci širšího programu EU BIOPOOL (Konektivita, disperze a efekt priority jako determinanty biodiverzity a fungování ekosystému na modelu společenstev malých vod), který probíhal v období 2006–2008. Tento projekt byl primárně zaměřen na výzkum biodiverzity dočasných vod a faktorů, které ji ovlivňují. Obdobný výzkum probíhal na několika dalších pracovištích v Evropě (Belgie, Holandsko, Španělsko, Německo a Maďarsko) a cílem bylo získat srovnatelná pro geograficky odlišné lokality. Jeho součástí byl i projekt zaměřený na výzkum nově vytvořených tůní, jehož cílem bylo studium disperze a migrace druhů z okolí v kontrastu s lokálními determinanty a nastaveními biotopů a studium vlivu těchto procesů na druhové složení. Dále vliv historických faktorů jako je efekt zakladatele (priority), konektivita a vliv regionální druhové banky, vektory šíření (vodní ptactvo) a kvantifikace efektu vnitro- a mezidruhové diverzity a odolnosti proti disturbanci nepůvodním druhem (<http://bio.kuleuven.be/de/dea/biopool/index.html>).

Fytoplankton představuje díky krátké generační době skvělý model pro testování hypotéz, týkajících se disperze, kolonizace, predace a sukcese. Malá vodní tělesa jsou svým relativně izolovaným charakterem přirovnatelná k ostrovům v moři. Předmětem této práce je výzkum sukcese fytoplanktonu v 20 uměle vytvořených experimentálních tůních, které byly sledovány a vzorkovány mezi lety 2007 a 2013. Závěry práce staví na předešlém výzkumu fytoplanktonu v období 2007 a 2008 (Hrušková 2010) a přímo využívá část zdrojových dat k analýze.

1.2. Výzkumné otázky

Za účelem hlubšího porozumění sukcesi fytoplanktonu experimentálních tůní stanovuji tyto výzkumné otázky:

- Změnily se tůně od napuštění z hlediska druhového a fyzikálně chemického?*
- Jaké taxony dominovaly po napuštění, a jaké po šesti letech trvání experimentu?*
- Ovlivňuje druhové složení a diverzitu sinic a řas přítomnost perlooček? Jak?*
- Jak se změnila struktura metaspolečenstev, α , β γ diverzita?*

Zodpovězení navržených otázek nevede přímo k přínosům výše zmíněné teorii, ale poslouží jako půda pro úsudky vedené tímto směrem. Někdy je pro účely ujasnění výzkumného záměru vhodné formulovat i nulové hypotézy výzkumných tezí:

- Tůně se nezměnily v žádném signifikantním směru, jejich variabilita druhová i fyzikálně-chemická je dána náhodou*
- Na počátku i na konci dominovaly stejné druhy, případně lze jen říci, že vzorec dominance druhů byl plně podřízen náhodě*
- Perloočky nemají vliv na společenstva fytoplanktonu, ani na parametry tůní*
- Struktura metaspolečenstev se měnila zcela náhodně, bez patrného trendu*

2. LITERÁRNÍ PŘEHLED

2.1. Důležitost mokřadních ekosystémů

Role mokřadů v krajině nebyla v historii vždy plně docenována. Globální úbytek diverzity je způsobován zejména změnou v užívání krajiny a fragmentací habitatů (MA 2005, De Groot 2010). Dle konference Hodnocení k miléniu (MA, Millenium Assesment), která vznikla na popud 7. generálního tajemníka OSN Kofi Anana v roce 2001 a která skončila v roce 2005, jsou právě mokřadní systémy nejvíce zasažené úbytkem diverzity. K ochraně těchto biotopů se zatím zavázalo 162 zemí přijetím Ramsarské úmluvy (poprvé přijata v r. 1971 v Ramsaru v Iránu), majícím za úkol poskytovat habitaty tažným vodním ptákům. Signatářská země se zaváže k vybrání alespoň jedné lokality, která bude zařazena na seznam a mezinárodně chráněna. Jsou kladena přísná kritéria na zdraví mokřadu a jejich význam pro širší biodiverzitu (Ramsar.org, Ramsarská úmluva ČSFR 1990).

Mokřady jsou v současnosti stále více chápány jako pozitivní součást člověkem dominovaných krajin. Jejich hodnocení z hlediska přínosu lidem se souhrnně označuje služby ekosystému („ecosystem services“) (MA 2005). Hodnocení, tedy exaktní vyjádření hodnoty mokřadů, se věnuje řada publikací a výsledkem je jednoznačné uznání nezastupitelné funkce mokřadů v krajině jak pro fungování přirozených procesů a přežívání diverzifikované fauny a flóry, tak hodnoty ať už estetické („well-being“), finanční (např. růst ceny pozemků v okolí mokřadu), bezpečnostní (likvidace škůdců, povodňové nárazníky), produkční (stavební materiál, zdroj potravy) a regulační (retence živin a vody, čištění vody, ukládání C), kterou mají tyto biotopy pro člověka (MA 2005).

Společenská osvěta je v současnosti jediným řešením kritického stavu životního prostředí. Řada prací vyzývá k zahájení rozhovoru mezi přírodovědci a sociology, ekonomy, zejména pak investory a politickými zastupiteli (Andreasen et al. 2001, Reza & Abdullah 2011). Hodnocení stavu životního prostředí představuje způsob zapojení laické veřejnosti do procesu péče o své bezprostřední okolí. Klasifikace „nedotčených“ biotopů v krajině může poskytnout rozhodovacím činitelům žebříček priorit v politice ochrany ŽP (Costanza et al. 1997, Kandziora et al. 2013). Předmětem hodnocení je především zdraví, tedy míra antropogenního vlivu na biotop vyjádřená

odolností („resistence“), tedy mírou, kolik zatížení snese, a pružností („resilience“) určující schopnost návratu do původního stavu po disturbanci (Loreau 2001). Teorie zní, že starší a komplexnější přírodní celky jsou více odolné a poskytují více úrovní regulace vlastní i okolní biodiverzity (Andreasen 2001, Reza & Abdullah 2011). Ekosystémy nejsou statické a hodnocení okamžitého stavu nedává odpovědi na události minulé, ani budoucí. Historický aspekt, jmenovitě jejich evoluční (genetická) a sukcesní trajektorie, je nezbytnou součástí hodnocení ekosystémů jako dynamických procesů (Andreasen 2001, Reza & Abdullah 2011).

2.2. Pojem sukcese

Sukcese, tedy v doslovném překladu následnost, je označení pro kontinuální proces osídlování biotopu, jeho přeměny a druhové proměny v čase. Počátky výzkumu sukcese se datují na konec 19. (Cowles 1899, podle Conell 1977), a na počátek 20. století (Cooper 1913, Clemens 1916 podle Conell 1977) a zprvu se zabývaly druhovou proměnou a sousledností. Další rozměry jako začlenění hlediska biomasy, produktivity, diverzity a šíře nik zavedl Howard T. Odum (Odum 1969). Práce týkající se sukcese byly provedeny zejména na cévnatých rostlinách a přisedlých mořských organismech, vytvářejících struktury schopné udržet následné biologické složky skrze poskytování úkrytu, potravy, mikroklimatu apod.

Důležitý pojem při rozlišování dynamických procesů při utváření společenstva je rozlišení „autogenní“ sukcese (Tansley 1935) od jiných, zejména abiotických vlivů (allogenní). Autogenní sukcese je tedy čistě produktem interakce přítomných organismů, které lze rozlišit na tři typy:

Facilitace – doslova zprostředkování; určitý druh způsobí, že habitat se stane obyvatelným pro další druhy. Zejména v případě biotop typu „ostrov“, jako padlý kmen stromu, výkal býložravce nebo mrtvý organismus; je potřeba změna prostředí, než bude schopno hostit další druhy.

Inhibice – v podstatě odpovídá efektu zakladatele, viz níže.

Kompetice – v populaci pionýrských kolonizátorů s krátkou životností a mnoha potomky (r-stratégové) postupně převládají dlouhověké druhy (K-stratégové) s několika málo potomky. Zatímco pionýrské druhy vyžadují pro úspěšnou kolonizaci prostředí bez konkurenta, hodně živin a světla atp., pozdně sukcesní druhy jsou charakteristické tolerancí (ke stínu, k nedostatku živin, k

soustavné predaci, tzv. toleranční model). Sukcese probíhá do té doby, kdy je společenstvo saturováno z hlediska využívání zdrojů (nik) a aktuální čerpání zdrojů neumožňuje existenci dalších jedinců, včetně potomků již přítomných organismů. Takový stav se označuje termínem klimax (Conell 1977); jedná se o teoretický konstrukt, mající v praxi jen omezenou působnost.

Disturbované a nově vzniklé biotopy představují velmi populární modely pro studium sukcese. Problémem bývá zejména časová náročnost výzkumu a dlouhověkost organismů, zejména těch sukcesně pozdních, a nesnadnost odlišit autogenní složku od proměny fyzikálně-chemických parametrů prostředí. Studium sukcese fytoplanktonu v systému experimentálních mesokosmů (tůní) na hranici izolovanosti a konektivity představuje jedinečný výzkumný model. Výsledky zákonitostí druhové proměny v tomto typu habitatu mohou významně přispět k prohloubení znalostí o sukcesi obecně, zejména pak k procesům týkajícím se autogenní sukcese fytoplanktonu mělkých vodních těles z hlediska skladby a podobnosti společenstev (Conell 1977).

Tedy jaká je trajektorie druhové proměny v čase a kam směřuje, jestli vůbec?:

„Kdyby v rámci jedné lokality vedly všechny sukcese k podobné druhové skladbě ve stavu ekvilibria, jak postuluje Clemens (1916), jednalo by se o globální stabilitu. Kdyby bylo dosaženo množství zcela odlišných společenstev, systém by měl několik stabilních stavů. Jedině pozorováním procesu uspořádávání po narušení můžeme o tom vznést soud“ (Conell 1977).

Pojem sukcese je součástí holistického konceptu hodnocení stavu či zdraví ekosystémů, známého jako ekologická integrita (poprvé definoval J. Karr r. 1981).

2.3. Plankton experimentálních tůní jako výzkumný model sukcese

Komplexní ekosystémové vazby nelze dosti dobře studovat v přirozených prostředích, jelikož zákonitosti, mající stěžejní vliv, leží na pozadí interakce mnoha dalších veličin a náhody. Pro účely výzkumu fungování systému je nutné nejprve navrhnout zjednodušený model s co nejmenším počtem úrovní fungování a vstupů, ideálně uzavřený celek. Na druhou stranu je nutné studovat přirozené systémy a ne laboratorní, protože je vhodné užívat takové modelové ekosystémy, které svou strukturou a mechanismy alespoň simulují skutečný stav. Experimentální vodní „mesokosmy“ představují takový model, který do značné míry splňuje nárok na uzavřenost a

jednoduchost díky krátkým potravním sítím a omezenými disperzními drahami, přitom jejich výpovědní hodnota co do srovnatelnosti s přírodními systémy dosahuje i 100 % (Rozenzweig & Buikema 1993, Wilbur 1997).

Studium kolonizace a sukcese planktonních společenstev v experimentálních mesokosmech jako modelech se ve vědecké literatuře těší značné popularitě (Wilbur 1997, Roos et al. 2005, Escaravage & Prins 2002). Obzvláště fytoplankton je pro svou krátkou generační dobu a zřetelnou odpověď na manipulaci vděčným modelovým společenstvem (Sommer 1988, Rozenzweig & Buikema 1993, Klug & Fisher 2000, Sommer & Lengfellner 2008). Experimenty se zakládáním nových vodních habitatů a sledováním sukcesních řad vedly vědce k závěru, že predikce ohledně opakovatelných scénářů druhové skladby však nejsou dosud možné, a že je třeba vynaložit další úsilí při sledování sukcese i jednoduchých společenstev jako je fytoplankton tůní. Manipulované polopřirozené systémy by měly problém variability napříč experimentálními mesokosmy zmírnit, např. díky stejnému zdroji vody a inokulu a homogenizaci vody mezi tůněmi. Problémem je zejména nedostatečná délka trvání experimentu, jelikož abychom mohli získat kvalitní informace o sukcesi, je vhodné sledovat dostatečně dlouhou dobu a pokrýt tak kolonizační fázi i fázi pozdně sukcesní (Rozenzweig & Buikema 1993).

2.4. Sezónní a meziroční proměna druhů, model PEG

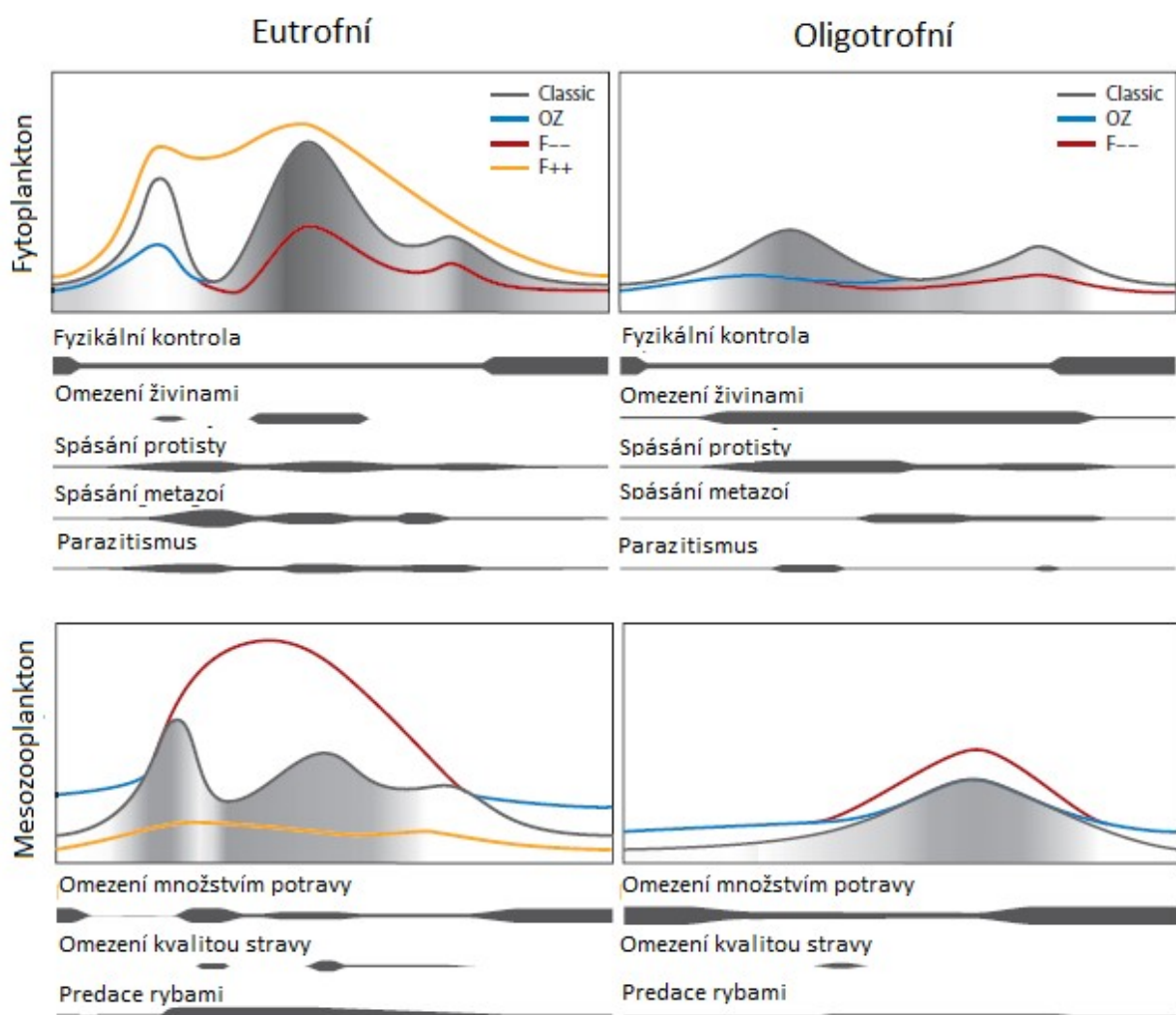
Dynamiku kolísání populací fytoplanktonu reprezentuje již od roku 1986 model PEG (Plankton ecology group, Sommer et al. 2012). Tento model porovnává populační křivky producentů, herbivorů a predátorů a popisuje jejich interakce jako cykly, které jsou řízeny teplotou a mírou intenzity sluneční záře během roku. Průběh tohoto cyklu je následující: z jara je voda bohatá živinami a s růstem intenzity slunečního záření dochází k rozvoji fytoplanktonu, zejména rychle rostoucích druhů. Odpověď herbivorů následuje s mírným zpožděním a kopíruje křivku populace fytoplanktonu. Počty zooplanktonu se navýší a predáční tlak vůči producentům způsobí jejich kolaps a dočasné vymizení autotrofní složky z vodního sloupce („clear water“). Dojde k částečné regeneraci rozpuštěných živin, vyčerpaných jarní populační explozí. Následuje druhé, letní maximum fytoplanktonu, které je tvořeno druhy nebo morfotypy odolnými vůči spásání. Po

vyčerpání živin je produkce vodního tělesa dále závislá na míchání, a jedině tehdy dochází ještě k třetímu, podzimnímu vrcholu biomasy sinic a řas (Sommer et al. 2012).

V případě oligotrofních podmínek se model liší v přítomnosti jednoho až dvou maxim fytoplanktonu, z nichž první nastává na jaře po přimíchání živin ze dna. Typická severská oligotrofní jezera zažívají tento vrchol v létě, kvůli pozdnímu nástupu vegetační sezóny.

Model PEG chápe dynamiku autotrofní složky nádrže v těsné souvislosti se spásáním, a s predací na herbivorech. Pokud jsou přítomné malé planktivorní ryby, decimují populace mesozooplanktonu do té míry, že v populaci fytoplanktonu nedochází ke stadiu čiré vody („clear water“) a tedy ani kontrole druhové skladby predacním tlakem filtrátora. Opačná situace tedy platí v tělesech, které jsou izolovány od kolonizace rybami (např. horská jezera), nebo jsou příliš malá (experimentální tůň). Bez žíru ryb mohou herbivoři intenzivně spásat fytoplankton, i když predátory perlooček mohou být i zástupci bezobratlých, jmenovitě koretra *Chaoborus*, klešťanky (Corixidae), znakoplavky (Notonectidae), klanonožci (Copepoda) a listonozi (Notostraca) (Lampert & Sommer 1997).

Dle upraveného modelu PEG (Obr. 1) jsou vodní tělesa bez ryb spásána v celém rozsahu vegetační sezóny. V tůňích je dostatek živin zajištěn promícháváním až na dno, jelikož mělká vodní tělesa nepodléhají stratifikaci. Svůj podíl má i absence makrofyt u nově vytvořených tůňích, kdy jsou jedinými významnými autotrofy sinice a řasy (Lampert & Sommer 1997).



Obr. 1: Upravený model PEG (adaptováno ze Sommer et al. 2012) pro oligotrofní a eutrofní vody, popisující sezónní dynamiku biomasy fytoplanktonu (horní) a mesozooplanktonu (spodní). Classic (tmavá linie) značí křivku původního modelu PEG z r. 1986 (průměrná rybí osádka, přezimování zanedbatelné), OZ (modrá) přezimující zooplankton důležitý, F-- (červená) absenci ryb a F++ (žlutá) intenzivní predaci ryb na zooplanktonu. Zranitelnost fytoplanktonu vůči žíru mesozooplanktonem a mesozooplanktonu vůči žíru ryb značena odstínem sloupce (světlý vysoká, tmavý nízká).

Model PEG prodělal od roku 1986 některé úpravy a vylepšení, jako základní popis dynamiky populací ve sladkovodních tělesech však přečkal a stále popisuje hlavní události (Sommer et al. 2012). Existuje však několik důležitých poznatků o vývoji populací planktonu, které původní model PEG opomíjí nebo nedoceňuje:

Přezimování:

Cyklické pojetí vzestupu a pádu populací planktonu vodních těles budí dojem, že celý proces začíná vždy *de novo*, jako nepopsaný list. Množství dormantních propagulí, cyst a vajíček, které po sobě organismy na konci vegetační sezóny zanechávají, představuje rozhodující činitel pro nástup jarních společenstev. Tento disperzní náskok se nutně projeví v druhové skladbě následných generací a jako takový určuje dlouhodobou, meziroční druhovou změnu, tedy sukcesi. Studie prokázaly, že přezimující zooplankton ovlivňuje fenologii a druhovou skladbu zooplanktonu v jezerech i v mořských systémech (Adrian et al. 1995 podle Sommer et al. 2012, Adrian et al. 2006, Sommer & Lewandowska 2011).

Mikrozooplankton:

Ačkoliv tvoří zástupci nejmenší heterotrofní planktonu složky jen malou biomasu, jejich příspěvek k celkovému žíru mikroskopických sinic a řas nemusí být zanedbatelný. Jejich potravou mohou být významní zástupci nanoplanktonu tam, kde větší mesozooplankton nefiltruje a tudíž nereguluje nejmenší velikostní frakci organismů. Jsou také významnými bakterioivory a jsou schopni pozměnit morfologii kořisti a transfer živin z nejnižších úrovní potravních řetězců (Azam et al. 1983). Mikrozooplankton představuje na rozdíl od fytoplanktonu zdroj živin (N,P) s nízkým podílem uhlíku. Může představovat kvalitní doplněk stravy mesozooplanktonu v době, kdy je obvyklá potrava chudá např. vlivem vyčerpání živin za současného intenzivního slunečního záření (Breteler et al. 1999, Gaedke et al. 2002).

Parazitismus:

Součástí každodenní reality planktonních organismů jsou parazité v podobě patogenů nebo vnějších příživníků. Když prosperují hostitelé, prosperují i parazité. Jejich charakteristikou je úzká specializace na hostitele a frekvenčně závislá potravní strategie („kill the winner“, Thingstad & Lignell 1997). Je tlumena případná kompetiční dominance několika nebo jednoho druhu a posilována heterogenita jak taxonomická, tak genetická. Například parazité ze skupiny chytridiomycet jsou významní škůdci fytoplanktonu a mohou výrazně oddálit nebo snížit intenzitu vodního květu (Van Donk & Ringelberg 1983).

Kvalita potravy:

Výživnost fytoplanktonu závisí zejména na obsahu minerálních živin a dalších látek jako jsou steroly a PUFA (polynenasycené mastné kyseliny). Při vysokých intenzitách slunečního záření

za podmínek vyčerpání živin dochází k chudnutí těl producentů (vyšší podíl uhlíku v poměru k ostatním komponentům potravy), a navzdory vysoké biomase neudrží populaci herbivorů životaschopnou. Řasy navíc reagují na spásání tvorbou obranných struktur, čímž opět znehodnocují svou výživnost nadbytkem uhlíku. Některé druhy jsou přirozeně nekvalitní potravou, zejména pak sinice, jelikož ve svých tělech neakumulují výživné látky jako PUFA, ucpávají filtrační zařízení perlooček a jsou toxické (Rohrlack et al. 1999). Brzký nástup sinic dokáže i v eutrofní/hypertrofní nádrži zabránit vzniku stadia čiré vody (Deneke & Nixdorf 1999).

2.5. Životní strategie

Dle dnes již klasické terminologie ostrovní kolonizace a sukcese, zavedené MacArthurem a Wilsonem (MacArthur & Wilson 1967 podle Juračka 2007), lze druhy přicházející na lokalitu rozdělit na r- a K- strategie. Vznikne-li nový habitat, vznikne tak zároveň příležitost neomezeně čerpat zdroje jako prostor, světlo, živiny bez interference kompetitorů. Reynolds tyto kategorie pro fytoplankton upravil a zavedl skupiny (C - R - S), odpovídající rozdělení dle morfologických (poměr povrchu k objemu buňky) a fyziologických znaků (růstová rychlost, asimilace světelné energie) (Reynolds 1984). Skupiny sdružují druhy dle morfologických znaků, odpovídajících životní strategii, odolnosti vůči stresu jako např. spásání, nedostatek světla, živin a časté disturbance.

C-stratégové („competitors“) jsou typičtí obyvatelé nově vzniklých habitatů. Nesnášejí kompetici a disturbance, disponují však značnou disperzní a kolonizační kapacitou a růstovou rychlostí.

R-stratégové („ruderals“) mají největší výhodu v prostředích, která podléhají častým disturbancem, např. periodické tůně nebo prudce míchané epilimnium.

S-stratégové („stress tolerant“) se specializují na různé typy dlouhodobě působících stresových faktorů, na které jsou adekvátně adaptováni za cenu nízké reprodukční rychlosti a kolonizační kapacity.

Klasifikace druhů do skupin dává vodítko k pochopení a predikci možných společenstev sinic a řas, i příčin jejich vzniku a zániku. Alternativou k sdružování druhů do skupin dle životní strategie je koncept funkčních skupin. Jedná se o pojetí inspirované fytoecologickými aplikacemi,

kteřé zavedl v 80. letech 20. století Reynolds (1980) a kteřé sdružuje druhy sinic a řas dle jejich předpokládané adaptovanosti k určitým typům stresu. Skupiny jsou navrženy pro popis sezónní variability fytoplanktonu a v současnosti se jich rozlišuje 31 dle ročního období a úživnosti prostředí (Reynolds 2002).

2.6. Disturbance a opětovná kolonizace – prostor pro svébytná společenstva

Periodické či náhodné disturbance se dělí na přirozené, které jsou součástí přírodních krajnotvorných procesů, a člověkem způsobené. Existují specializované skupiny organismů (r-stratégové), přežívající a prosperující v neustále se proměňujícím prostředí nově vzniklých ostrovů v krajině, která je již „obsazena.“ Prostředí vzniklé disturbancí je zajímavé z hlediska obecných ekologických procesů, jelikož může posloužit jako model výzkumu prvotních fází biotické sukcese a determinantů vzniku konkrétních společenstev (Louette & de Mesteeř 2004, Vondřák 2010). Studie těchto fenoménů potvrzují značný vliv raných fází při utvářeni společenstva, neboli „kdo dřív přijde, ten dřív mele“ (Morin 1984, Wilbur 1997, Louette et al. 2008, Jenkins & Buikema 1998). Být první v nově vzniklém habitatu může druhu zajistit neomezený přístup ke zdrojům a kompetiční výhodu vůči opozdilcům. Problémy nastanou, když se do hry vloží predátoři, když se systém může stát značně komplikovanějším (Gremberghe et al. 2009., Gerla et al. 2009).

2.6.1. Disperze a kolonizace

Výzkumu zákonitostí šířeni a osídlování habitatů mikroorganismy se v minulosti věnovalo a stále věnuje značné úsilí a nezbyvá než shrnout, že jejich výsledkem je více otázek než odpovědí (přehled prací viz Hejduková 2013). Významný mezník znamenala formulace tzv. ubikvitní teorie (Finlay 2002), která říká, že mikroskopické organismy jsou díky své velikosti a početnosti všudypřítomné, tedy pro ně prakticky neexistují disperzní bariéry. I když bychom dle této teorie očekávali „všechno všude“, v společenstvech sinic a řas existuje značný podíl endemismu a heterogenity i mezi prostorově přilehlými habitaty (viz. např. studie arktických sinic v Namsaraev et al. 2010 a rozsivek Antarktidy v Kopalová 2012).

V závodě o obsazování nově vzniklých ploch závisí v první řadě na disperzní schopnosti organismu, jeho hojnosti v okolním druhovém rezervoáru a adaptivní zdatnosti vzhledem k ostatním tvorům a charakteru habitatu (Louette et al. 2008).

Aby mohl organismus osídlit nový prostor, musí být vybaven patřičným mechanismem, jehož efektivita se stává instrumentem zápasu o úspěšnou kolonizaci. Organismy využívají při svém cestování „vektory“, síly schopné transportu jedinců, propagulí apod. Vektorem může být vítr a déšť (anemochorie), proud vody (hydrochorie) nebo živé organismy (zoochorie) včetně člověka (antropochorie). Schopnost organismu využít tyto síly je adaptivní a charakteristická zejména pro tzv. „pionýrské druhy“, jejich strategie spočívá nejčastěji v produkci velkého množství propagulí a maximalizaci šance na nalezení a ovládnutí nového habitatu. Schopnost disperze tedy představuje jednu z hlavních vlastností, určujících vznik a skladbu společenstev (Louette & de Mesteeer 2005). Disperzní kapacita však nestačí k úspěšné kolonizaci; kromě požadavku hojnosti v regionálním druhovém rezervoáru se organismy potýkají s nepříznivým vlivem abiotických a biotických podmínek cílového habitatu (Jenkins & Buikema 1998, Louette et al. 2008).

Úspěšnost při obsazování nově dosažené lokality závisí mimo jiné na schopnosti organismu čelit dalším příchozím, kteří by si nárokovali dostupné zdroje. Neméně důležitá je i schopnost přežít a množit se navzdory faktu, že dosažené místo již hostí jiné, konkurenční druhy. Tyto charakteristiky společně s abiotickými vlastnostmi habitatu představují deterministické vlivy s ohledem na proces vzniku společenstva („species sorting“), zatímco všudypřítomná náhoda stochastické. Máme-li tedy několik paralelních experimentálních habitatů s identickými výchozími podmínkami, s největší pravděpodobností nezískáme replikovatelnou trajektorii biotického osídlení. Platí, že s rostoucí komplexitou systému (např. potravní sítě) roste i míra nepředvídatelnosti a množství kombinací výsledného společenstva (Louette et al. 2008, Vanormelingen et al. 2008, Jenkins & Buikema 1997, Wilbur 1997).

Neomezenost v šíření je pochopitelná zejména u prokaryotických sinic, které jsou přirozeně odolné vůči UV, vysychání, vysokým teplotám, trávicím enzymům i dlouhodobé depozici v sedimentu (Hejduková 2013). Akinety sinic a analogické struktury jako např. cysty eukaryotních řas dosahují ohromujících výsledků při disperzi z prostorového i časového hlediska. Produkce slizových obalů chrání buňky a dokonce funguje jako lepidlo, umožňující šířit se prostřednictvím živočichů jako jsou zejména ptáci (Rozsypal 2003, Figuerola & Green 2003) a vodní hmyz (Revill

et al. 1967). Specifické „pionýrské“ zelené řasy žijí v útrobach vodního brouka *Tropisternis lateralis*, který je specialista na nově vzniklé habitaty (Millinger & Schlicht 1968). S tématem souvisí i palčivý problém biologických invazí. Velké problémy činí např. rozsivka *Didymosphenia geminata*, produkující značnou biomasu v tekoucích vodách Nového Zélandu, Argentiny a USA. Množí se výstražná upozornění, nabádající cestovatele a turisty (vědce nevyjímaje) aby očišťovali rybářské potřeby, boty a plavidla před vstupem do cizích vod ve snaze předejít zhoubným a ekonomicky nákladným invazím (Kilroy & Unwin 2011).

2.6.2. Efekt zakladatele

Četné studie prováděné na zjednodušených mikro- a meso-kosmech ukazují silný vliv pořadí příchozích kolonistů na konečnou skladbu společenstva. (Jenkins & Buikema 1997, Louette et al. 2008, Gerla et al. 2009, Gremberghe et al. 2009). Pozitivní vliv na příchod druhů má facilitace, jev známý např. ze společenstva útesů, kdy šance druhu kolonizovat danou lokalitu je podmíněna předešlou kolonizací facilitačním druhem jako je např. korál. Jiným příkladem jsou rostliny zadržující v krajině vodu. Efekt zakladatele (v užším vymezení, jinak facilitaci lze také označit za efekt zakladatele) je jevem spíše opačným v tom, že zde předešlý druh brání v kolonizaci pozdějším příchozím. Laboratorní pokusy prováděné v malých umělých nádržích odhalily vůdčí roli efektu zakladatele na druhovou skladbu společenstva (Gremberghe et al. 2009). Za absence predátorů získává při postupné introdukci druhů využívajících stejnou potravní niku převahu živočich, který kolonizuje biotop dříve než ostatní. Ten má pak dostatek času a zdrojů, aby navýšil své počty do té míry, kdy už novým kolonizátorům nezbude prostor k expanzi a buďto vymizí, nebo se spokojí s minoritní rolí v budoucí skladbě společenstva (Morin 1984, Drake 1991, Louette et al. 2008, Fukami & Nakajima 2011).

Efekt zakladatele představuje signifikantní řídicí trend v systémech s absencí kontroly predátorem. Zde může daleko častěji připadat v úvahu facilitační (např. ochranná) funkce zakladatele, který umožňuje přežití následných druhů i za přítomnosti predátora (Gremberge et al. 2009). Celkově lze říci, že přítomnost predátora vlivy efektu zakladatele značně modifikuje, jelikož dochází ke snižování biomasy kořisti a tím i uvolňování zdrojů. Adaptace mířené na unikání predátorům získávají vrch nad schopností rychlé reprodukce (Louette et al. 2008) apod. Výsledkem

je odlišná kompozice společenstva, založená na alternativních efektech zakladatele a vlivech, které by bez predátora zůstaly zasuté (Morin 1984, Gerla et al. 2009).

Potravní sítě experimentálních tůní jsou tvořeny v důsledku absence ryb zpravidla výhradně fytoplanktonem a herbivory. Je prokázáno, že přítomnost predátora značně ovlivňuje druhovou skladbu a efekty zakladatele (Sommer 1988, Vanormelingen et al. 2008, Gerla et al. 2009). Selektce „nejedlých“ druhů představuje přechod systému k jinému efektu zakladatele, odkrytému predací na neadaptovaných druzích. Bez predátora obvykle zvítězí druh, který v habitatu první zabere zdroje; vyhrává tedy rychlost množení a žraní. Predace naopak zvýhodňuje druhy adaptované, i když ne až tak zdatné z hlediska rychlosti reprodukce (Gremberghe et al. 2009). Kompetiční pokusy s časově odstupňovanou introdukcí druhů zooplanktonu ukázaly efekt zakladatele ze strany korýše *Daphnia magna*, který kompetičně vyloučil ostatní druhy, zatímco v přítomnosti koretry *Chaoborus* zvítězil přisedlý *Simocephalus vetulus* (Louette et al. 2008).

3.6.3. Efekt hmoty

Regionální hojnost druhu přispívá k disperzní kapacitě prostým faktem počtů propagulí, které je početná okolní populace schopná kontinuálně produkovat a transportovat do cílového habitatu: např. proud vody zásobující nádrž nepřetržitým kvantem buněk řas z výše položených nádrží. Jedná se o efekt hmoty („mass effect“) a představuje silný vliv v rámci regionálního disperzního vzorce, souvisejícího s prostorovou konfigurací jednotlivých habitatů. Bylo prokázáno, že daleko větší vliv než geografická vzdálenost má na společenstva ekologická vzdálenost, tedy habitaty s podobnými ekologickými vlastnostmi budou hostit podobná společenstva. I když je pravděpodobné, že prostorově blízké biotopy budou hostit stejné druhy vlivem efektu hmoty, důležité jsou podmínky přežití a s nimi i typ habitatu (Vanormelingen et al. 2008). Studie tří jezer v Japonsku naopak ukázala, že kontinuální příliv propagulí z vlévající se řeky Wani je schopen přebít místně-specifické podmínky prostředí a zcela ovládnout druhovou skladbu (Islam et al. 2012).

2.6.4. Alternativní stabilní stavy (Ass)

Dynamika procesu vzniku společenstev představuje další zásadní otázku; velmi často se hovoří o sekvenci stabilních stavů, ve kterých komunita setrvává v relativní neměnnosti co do skladby druhů (např. ekologické gildy). Systém se také může nacházet v labilním stavu mezi dvěma stabilními hladinami, zpravidla po změně ekologických podmínek vlivem disturbance (De Roos et al. 2005, Fonseca & Bicudo 2010, Sommer et al. 2012, Scheffer et al. 1993).

Některé práce spekulují o teoretickém významu stabilních stavů v přírodních disturbovaných systémech: Pro současnou druhovou kompozici je zásadní její historie, jelikož počáteční fáze kolonizace a interakce představuje jeden z určujících směrů, kterým se komunita vydá. Výzkum prvotních stádií vzniku společenstva prokázal převahu labilních procesů, kdy se habitat nachází na trajektorii neustálé proměny. Porozumět tranzitním stavům není možné z pozice klasických Ass, je nutné do úvahy zahrnout efekt zakladatele, neustále opakované kolonizace a malé disturbance (Fukami & Nakajima 2011).

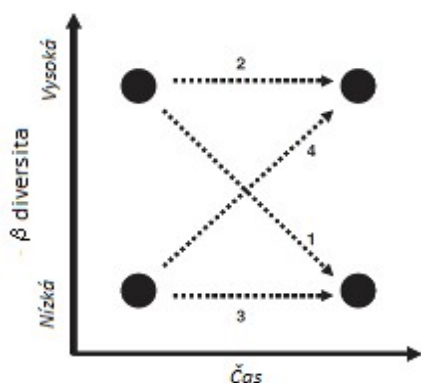
2.6.5. Struktura metaspolečenstev a hypotetické scénáře

Nově vytvořené experimentální tůně svým založením simulují stav, typický pro stanoviště vzniklá po disturbanci různého stupně. Habitaty mohou vznikat *de novo*, kdy následuje kolonizace a sukcese prvního řádu, nebo může dojít k silnému narušení již existujícího habitatu a organismy znovu narostou z v půdě či jinak uchovaných trvalých stádií („egg bank,, - Louette & de Mesteeer 2005, Vandekerkhove et al. 2005). Experimentální tůně představují sukcesí prvního řádu, jelikož se jedná o nově vzniklé habitaty bez původního inokula (nutno znát historii lokality). Díky tomu mohou sloužit za modelové případy sukcese po disturbanci obecně, studiu zákonitostí a fenoménů, které jsou předmětem ekologie (Wilbur 1997, Louette & de Mesteeer 2005).

Model metaspolečenstev je pro analýzu sukcese stěžejním teoretickým rámcem, který umožňuje identifikovat výše citované fenomény, ke kterým se dále budu odkazovat již jen jako k „efektu zakladatele“ a homogenizaci. Diverzitu metaspolečenstev můžeme studovat na třech úrovních. Jen stručně: α diverzita charakterizuje počet druhů v konkrétním habitatu, γ představuje sumu všech druhů nalezených napříč systémem. β diverzita pak vyjadřuje míru odlišnosti v druhovém zastoupení a její hodnotu představuje rozdíl α a γ diverzity. Právě pojem β diverzity umožňuje identifikovat možnou existenci efektu zakladatele nebo naopak převahu působení

abiotických podmínek. Dle níže uvedeného jednoduchého schématu lze hodnotit průběh experimentu, jeho výchozí a arbitrárně i konečný stav (Obr. 2, Louette et al. 2008).

Náš hypotetický systém se může chovat čtyřmi různými způsoby neboli scénáři: Počáteční β diverzita je buďto nízká nebo vysoká a konečná analogicky. β diverzita se může v čase zvýšit, snížit nebo zůstat stejná. Snižování β diverzity poukazuje na homogenizaci a převahu faktorů prostředí, stagnující β diverzita pak na efekt zakladatele. Zvyšující se trend nemusí mít žádné jasné vysvětlení, jelikož ve hře zůstávají další faktory jako postupná diferenciací tůní, jednorázové příhody, náhoda či síly, které nejsme schopni měřit ani predikovat (Louette et al. 2008).



Obr. 2: Schéma vývoje β diversity v čase (adaptováno z Louette et al. 2008).

Dle teorie jsou habitaty vystavené prudké disturbanci ze začátku druhově velmi chudé, jejich diverzita však prudce roste vlivem náhody mnoha různých kolonizací (α diverzita roste). Roste také β diverzita, jelikož stochastické procesy umožní existenci různorodých společenstev napříč zkoumanými habitaty. S postupným zaplňováním nik a růstem biomasy obyvatel dochází k zastavení nových kolonistů a následné selekci na základě tolerance k abiotickým či biotickým podmínkám. Společenstva pak procházejí stejným sítím, což může vést k homogenizaci napříč celým výzkumným souborem (Louette et al. 2008).

„S přibývajícím časem se rozdíly v struktuře komunit mohou zmenšovat a společenstva mohou konvergovat, jelikož jejich kompozice je tvořena převažujícími podmínkami prostředí (deterministické třídění druhů); (Hodkinson, Coulson & Webb, 2004; Kneitel & Chase, 2004).“
(Louette et al. 2008)

Existuje však i opačný směr, kdy se systém uzavře z důvodů biotických:

„Na druhou stranu pokud prvotní kolonizátoři ovlivňují šanci na usídlení následných druhů, efekty zakladatele zpravidla zakonzervují počáteční druhové rozrůznění (Mouquet et al., 2003; Price & Morin, 2004; Fukami et al., 2005). Očekávaná β diverzita je pak buďto konstantní nebo jen pozvolna klesající.“ (Louette et al. 2008)

Jiný pohled na dynamiku metaspolečenstev akcentuje roli regionálního druhového fondu jako homogenizační síly, pracující proti efektu zakladatele a zakonzervování habitatu lokálními procesy. Z tohoto hlediska podléhá habitat bez přílivu kolonistů přísnému kompetičnímu zápasu, jehož vítězem může být jen jeden nebo několik navzájem slučitelných druhů, v závislosti na dostupných nikách. Silný vliv náhody způsobí, že to bude v každém habitatu jiný druh, který přežije, čímž dojde k nárůstu β diverzity na úkor α diverzity. Naopak kontinuální introdukce nových propagulí pomáhá nahradit vyloučené druhy a zabraňuje tak monopolizaci zdrojů, tedy dojde k poklesu β a růstu α diverzity (Loreau 2000).

Zmíněná tematika se dotýká problému tzv. saturace společenstva, tedy druhovém ustálení a maximalizace využívání nik (konstatní α div.), a otázky, je-li tento stav v praxi možný. Autoři tvrdí, že lokální diverzita představuje závislou proměnou a regionální druhový fond nezávislou, tudíž umenšují podíl lokálních procesů na úkor širších regionálních, nebo alespoň ukazují, že lokální procesy nelze zkoumat odděleně od regionálních (platí i naopak: lokální procesy nám mohou říci kus pravdy o regionálních). Výsledky studií například prokázaly pozitivní lineární vztah mezi regionálním druhovým fondem a α diverzitou (Caswell & Cohen 1993, Morton & Law 1997). Jedná se však především o věc měřítka, tedy rozhoduje velikost habitatu, vzdálenost a charakter regionu, který bereme v úvahu (Loreau 2000).

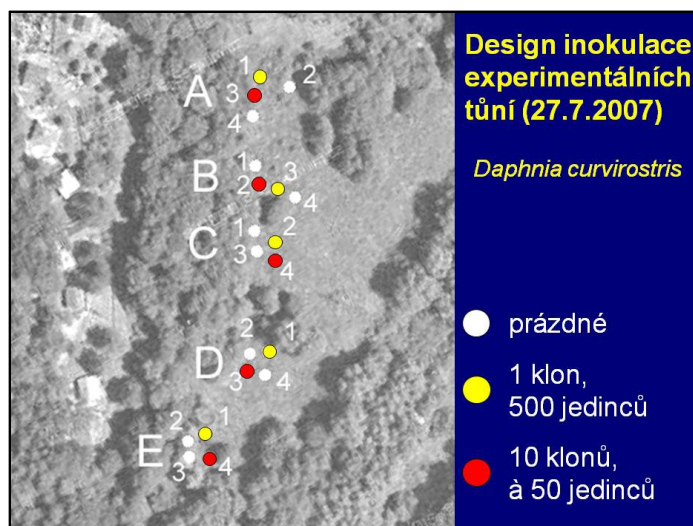
3. MATERIÁL A METODY

3.1. Výzkumná lokalita

Předmětná lokalita se nachází v CHKO Kokořínsko v údolní rozsedlině povodí řeky Liběchovky (plocha 124 km², délka 25,1 km). Jedná se o písčivcovou oblast s častým výskytem skalních měst, plošin a hlubokých několikapatrových údolí, na jejichž dně se nacházejí vlhké louky, mokřady a tůňe. V povodí Liběchovky je jen málo větších vodních ploch: v CHKO se nachází jen Rozprechtický rybník a rybník v Boží vodě nepřesahující svou plochou 2 ha. Tůňe v CHKO byly roku 1997 zařazeny do území chráněných v rámci Ramsarské úmluvy a hostí množství rostlin a živočichů zapsaných do Červeného seznamu ohrožených druhů. Vysoká míra zalesnění původními druhy (72 %) a relativně malé osídlení činí z oblasti jednu z nejméně antropogenně pozměněných míst naší republiky (zdroj: kokorinsko.ochranaprirody.cz).

Experimentální tůňe byly dokončeny 21. srpna roku 2006 ve spolupráci s CHKO Kokořínsko, měly současně sloužit jako nový habitat pro obojživelníky. S pomocí těžké techniky bylo na levém břehu řeky Liběchovky mezi obcemi Želízy a Tupadly (50° 26' 16" N, 14° 28' 18" E; 193 m n. m.) vyhloubeno dvacet kruhových jam s horním obvodem 5 m, obvodem dna 2 m a hloubce 1,5 m. Tůňe měly nejprve periodický charakter a zdrojem vody zde byly výhradně srážky. V červenci roku 2007 byly přeměněny na trvalé pomocí instalace hydroizolační fólie (Hobyfol) a napuštěny vodou z Liběchovky, filtrovanou přes síto s průměrem ok 40 μm. Odběry vzorků

planktonu byly prováděny s třítydenním odstupem do roku 2009, a od té doby jednou za čtvrt roku (Vondrák 2010). Součástí projektu byl i experiment zaměřený na kolonizaci na vnitrodruhové úrovni, která spočívala v introdukci 500 kusů dospělých samic druhu *Daphnia curvirostris* pocházejících z kokořínského druhového reservoáru do poloviny tůní v poměru klonů dle Obr. 3.



Obr. 3: Schéma inokulace tůní druhem *Daphnia curvirostris* (Autor Jiří Hotový, zdroj Hrušková 2010)

3.2. Odběr vzorků

Vzorky fytoplanktonu jsme odebírali do PET lahví o objemu 0,25 l cca 5 cm pod hladinou a dle přístupnosti tůně dále od břehu. K fixaci vzorku došlo těsně po odebrání pomocí Lugolova roztoku; standardně se fixuje do dosažení barvy „silného čaje“. Fixovaný vzorek je možné uchovávat i několik let v závislosti na množství barvitelné organické hmoty.

Současně jsme stanovili hodnoty fyzikálně-chemických parametrů jednotlivých tůní s rozlišením na hladinu a dno nádrže. Základní parametry, teplota (°C), konduktivita s korekcí na 25 C° ($\mu\text{S}\cdot\text{cm}^{-1}$), koncentrace rozpuštěného kyslíku a pH, byly měřeny pomocí kombinované sondy (YSI 556MPS, YSI Inc.) Koncentrace chlorofylu-*a* ($\mu\text{g}\cdot\text{l}^{-1}$) jako parametr vypovídající o biomase fytoplanktonu byla měřena fluorimetricky (Aquafluor™, Turner Designs) a průhlednost tůně pomocí Snellerovy trubice. Dále byly zaznamenány údaje týkající se zastínění hladiny a míry pokrytí plovoucími makrofyty; v praxi okřehkem (*Lemna* sp.).



Obr. 4: Experimentální tůň „A2“

3.3. Determinace taxonomického složení fytoplanktonu a relativní abundance druhů

Promíchaný vzorek jsem centrifugoval v kyvetách o objemu 50 ml po dobu 10 min při rychlosti otáčení 1800 rpm. Obsah kyvety jsem nejprve odlil a následně ještě jednou centrifugoval zbylý objem na dně. Výsledný centrifugát jsem odebral mikropipetou a mikroskopoval s použitím přístrojů Nikon Eclipse a Carl Zeiss Jena.

Metodika práce byla v souladu s manuálem pro hodnocení stavu fytoplanktonu, vydaném MŽP (Komárková 2006). Pro účely efektivnější determinace byly vzorky fotograficky dokumentovány prostřednictvím programu Lucia Net. V případě nutnosti určit nejmenší sinice a řasy byl použit imerzní olej a 1000x zvětšení. Pro záznam přítomných taxonů sloužil protokol analogický manuálu MŽP, který byl pak převeden do tabulkového editoru MS Excel, aby bylo možné data statisticky zpracovat. Součástí protokolu byly informace o celkové povaze vzorku (jako např. množství nerozpuštěných organických látek, charakter a barva, zřejmá přítomnost početných populací vláknitých řasy či obrněnek), taxonech pozorovaného zooplanktonu a tři kategorie vyjadřující abundanci daného druhu autotrofní složky. V rámci analýzy vzorků pomocí světelného

mikroskopu jsem podrobil vzorky kvalitativní a semi-kvantitativní analýze taxonomické skladby druhů fytoplanktonu za období 2009 až 2012 (Tab. 1).

Tab. 1: Odběry použité v této práci. Žlutě data převzatá od Lenky Hruškové (2010)

	2007	2008	2009	2010	2011	2012
Jaro	X	14.3.	19.3.	2.3.	10.3.	14.3.
Léto	30.7. začátek	30.7.	4.6.	30.4.	9.5.	9.6.
Podzim	11.9.	6.10.	28.8.	20.10.	21.9.	24.9.
Zima	17.12.	10.12.	7.12.	5.	7.12.	28.12.

Abundance druhů jsem stanovil jako škálovaný podíl druhu na celkové početnosti autotrofů. Společenstvo se obvykle skládalo z jednoho dominantního druhu, několika hojných, leč nikoliv převládajících, a obdobného množství málo zastoupených druhů. Druhy jsem na základě tohoto schématu roztrídil do tří kategorií dle četnosti: 3 – dominantní druh; 2 – hojný; 1 – minoritní (Tab. 2). Determinace mikroskopických řas a sinic je, obzvláště v případě fixovaných vzorků, mnohdy možná jen do určité úrovně a v řadě případů neexistuje konsenzus ohledně názvosloví na úrovni druhů. Determinace byla provedena na základě internetových zdrojů (algaebase.org, sinicearasy.cz), obrazových atlasů (Hindák 2008, Ciuguela & Triemer 2010) a klíčů (Hindák 1978, Huber-Pestalozzi 1983, Komárek & Anagnostidis 1999, 2005). Použitá taxonomická nomenklatura je dle zdroje algaebase.org.

Tab. 2: Procentuální hranice semikvantitativních kategorií vyjadřujících relativní abundanci druhu ve vzorku

3 – dominantní	>66 %
2 – hojný	33–66 %

1 – minoritní	< 33 %
---------------	--------

V případech, kdy nebylo možné rozhodnout, který z přítomných druhů představuje relativní majoritu v abundanci, přiřadil jsem maximální známku dvěma druhům. Problematické byly vzorky s velkým množstvím pikoplanktonních partikulí, které nebylo možné rozeznat od amorfního bakterioplanktonu. Jejich význam v daném vzorku snad lze z části odvodit z hodnot naměřené koncentrace chlorofylu-*a*. Součástí pozorování byla i hrubá evidence skupin zooplanktonu, zpravidla nálevníků, vířníků a buchaneček. U větších organismů, jako jsou perloočky z rodu *Daphnia*, jsem jejich přítomnost registroval dle zbytků filtračního aparátu, karapaxu apod., jelikož se ne vždy pro svou velikost dostaly do vzorku celé. Zástupce zooplanktonu jsem evidoval čistě kvalitativně – druh je/není přítomen.

3.4. Přítomnost filtrátora *Daphnia curvirostris*

Součástí projektu byla i snaha postihnout diverzitu fytoplanktonu z hlediska přítomnosti perloočky *Daphnia curvirostris*. Hrubé údaje o abundanci byly získány cestou přímého vizuálního ohodnocení fixovaných vzorků zooplanktonu s použitím stereoskopického mikroskopu. Abundance perlooček byla stejně jako v případě fytoplanktonu kategorizována dle semikvantitativní škály (Tab. 3).

Tab. 3: Semikvantitativní hodnocení abundance perlooček *Daphnia curvirostris*

Počet jedinců (ind./l)	Hodnota škály
0	0
<100	1
>100	2

Vzorky zooplanktonu byly dostupné pouze pro období 2009–2012, údaje o zbývajících odběrech pocházejí z protokolu k experimentálním tůním, který dokumentuje celkové taxonomické složení zooplanktonu včetně odhadu početnosti perloočky *Daphnia curvirostris*.

3.5. Zpracování dat

Údaje o relativních abundancích konkrétních druhů byly převedeny do standardizované podoby v tabulkovém editoru MS Excel. Tato standardizace si mimo jiné kladla za cíl sjednotit a přizpůsobit taxonomické kategorie již existujícím datům, pocházejícím z předešlého výzkumu Lenky Hruškové (Hrušková 2010). Podoba výsledné tabulky musela být současně upravena tak, aby ji bylo možné analyzovat statistickými programy (CANOCO, PRISM). Příklad zdrojové tabulky je uveden v appendixu (Obr. I).

Výsledky determinace fytoplanktonu pro období 2009–2012 byly porovnány s taxonomickými kategoriemi navrženými Lenkou Hruškovou pro odběry 2007–2008. Dále se postupovalo metodou interpretace a implementace dat z podkladových materiálů (Excel), vypracovaných přímo autorkou. Kategorie z odběrů od roku 2009 přizpůsobeny tak, aby byla dosažena co nejvyšší míra překryvu dat. Nutno podotknout, že do hry také vstupuje chyba vzniklá rozdílem v subjektivním nazírání mikroskopické skutečnosti obou autorů.

3.5.1. Výpočty α, β, γ diverzity

Za účelem postižení vývoje tůní z hlediska struktury metaspolečenstev byly použity tři ukazatele, zastupující počet druhů v jednotlivých tůních, v systému (odběru) a míru odlišnosti tůní v rámci odběru. Parametr průměrná α diverzita je prostým průměrem počtu druhů na tůň v rámci jednoho odběru, γ diverzita je počet druhů v odběru. β diverzita byla vzhledem k povaze dat stanovena jako podíl α a γ diverzity, hodnota tohoto parametru se tedy pohybovala mezi 0 a 1 (Lande 1996). Zvolený parametr β diversity odpovídá konceptu, pro který se užívá značení druhové bohatství (species richness) a který zavedl R.H. Whittaker (Whittaker 1972, 1977).

Nepodobnost systému je možné vyjádřit také jako vzdálenost bodů na první ose, vynesných unimodální metodou DCA (Hill & Gauch, 1980). Tato metoda je díky programu CANOCO velmi snadno proveditelná a poskytuje výsledky, které ve srovnání s prostým podílem α a γ diverzity, lépe odpovídají konceptu β diverzity jako druhové odlišnosti habitatů.

Jelikož jsou výsledky získané prostým podílem mezi α a γ div. a vzdáleností měřenou metodou DCA vzájemně až na výjimku posledního odběru analogické, bude se dále označení β diverzita vzorku odvolávat k obecnému pojetí trendu definovaného oběma způsoby vyjádření. Při detailním hodnocení dynamiky β diverzity pak bude rozlišena $\beta_{\alpha/\gamma}$ diverzita prostá a β_{DCA} diverzita získaná cestou mnohorozměrné analýzy.

3.5.2. Statistické zpracování

Použité statistické metody jsou dvojího druhu: jednorozměrné s použitím programu GraphPad Prism 5 (ver. 5.03; GraphPad software, inc.), a mnohorozměrné, které jsou součástí programu Canoco 5 (ver. 5.01; ter Braak & Šmilauer 1998, ter Braak & Šmilauer 2002).

Základní jednorozměrné metody použité v presentované práci jsou následující:

- a) Testování normality dat měřených veličin, pomocí D'Agostino a Pearsonův omnibus test normality.
- b) Testování signifikance odlišnosti hodnot veličin v daném souboru, zejména odlišnost fyzikálně-chemických veličin pro jednotlivé tůně, byla testována jednocestnou analýzou variance (ANOVA) parametrickým nebo neparametrickým (Kruskal-Wallis) testem.
- c) Korelační koeficienty parametrické dle Pearsona (v případě normálního rozložení zkoumaných veličin) a neparametrické dle Spearmana.
- d) Lineární regrese v případě, kdy bylo známo, která z veličin je závislá a která nezávislá.

Mnohorozměrné metody sloužily zejména

a) k analýze podobnosti vzorků z hlediska druhového složení byla využita unimodální metoda DCA (Detrended canonical analysis), jelikož délka gradientu zdrojových dat dosahovala hodnoty 6,5.

b) lineární metoda PCA (Principal component analysis) byla využita k zobrazení podobnosti vzorků z hlediska parametrů prostředí (délka gradientu byla opět vysoká, ale data neměla kompoziční charakter, proto nebylo možné použít unimodální metodu).

c) pro analýzu vztahu druhového složení a abiotických i biotických parametrů prostředí byla použita unimodální metoda CCA (Canonical correspondence analysis) a lineární RDA (redundancy analysis), opět dle délky gradientu a povahy zdrojových dat. Variantou, která posloužila ke stanovení unikátního podílu jednotlivých proměnných na vysvětlené variabilitě (variance partitioning), byla metoda pCCA (partial CCA) (Bocard et al. 1992) Parametrické analýzy byly testovány pomocí permutací v transektech, určených kódem tůně. (např. A1, A2 atd.) (ter Braak & Šmilauer 1998, ter Braak & Šmilauer 2002).

Výhodou práce s programem Canoco 5 je jeho předběžné hodnocení vložených dat a navrhování vhodné metody. Je tak efektivně předcházeno možným chybám v použití mnohorozměrných metod.

4. VÝSLEDKY

4.1. Parametry prostředí

Tato část prezentuje výsledky analýzy fyzikálně-chemických parametrů a koncentrace chlorofylu-*a* tůní, jejich variabilitu v rámci odběru a proměnlivost v čase. Vztah parametrů prostředí k druhové skladbě fytoplanktonu je součástí kapitoly 4.4.

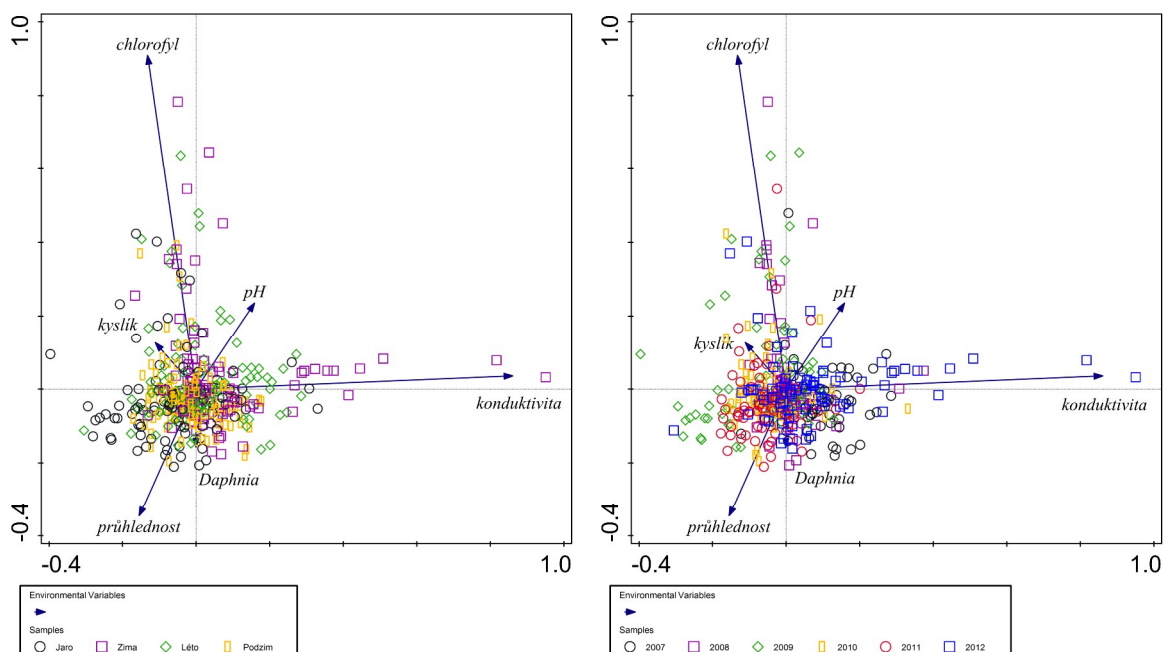
4.1.1. Parametry prostředí v mnohorozměrném prostoru

Jednotlivé vzorky se v systému po odfiltrování veličin čas, teplota a kód tůně koncentrují ve středu diagramu (PCA, Obr. 5), což značí relativní podobnost většiny tůní. Výrazné odchylky

vzorků od středu diagramu připadají na konduktivitu (korelovaná s první osou) a koncentraci chlorofylu-*a* (korelovaná s druhou osou). Korelační koeficienty parametrů prostředí jsou uvedeny v Tab. 4.

Tab. 4: Korelační koeficienty fyzikálně-chemických parametrů, koncentrace chlorofylu-*a*. Zeleně vyznačeny signifikantní vztahy (hranice P=0,05).

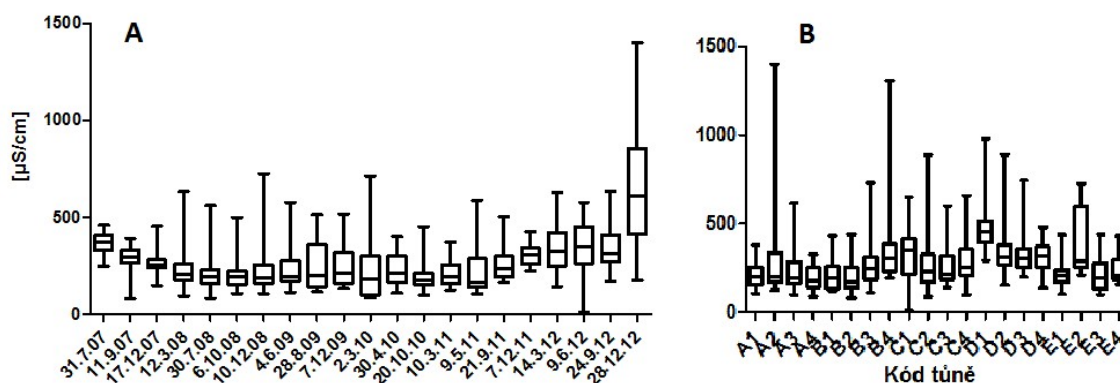
	pH	Kyslík	Konduktivita	Průhlednost	Chlorofyl- <i>a</i>
pH	–	0,499	0,073	0,090	0,142
Kyslík	0,499	–	-0,157	0,063	0,151
Konduktivita	0,073	-0,157	–	0,165	-0,314
Průhlednost	0,090	0,063	0,165	–	-0,614
Chlorofyl- <i>a</i>	0,142	0,151	-0,314	-0,614	–



Obr. 5: Grafické znázornění podobnosti tůní z hlediska parametrů prostředí (metoda PCA, kovariáty čas a teplota, A – tůně dle ročního období, B – tůně dle roku odběru) Zobrazeny všechny odběry, tzn. od 30.7.2007 do 28.12.2012. První dvě osy vysvětlují 99,6 % variability.

4.1.2. *Konduktivita*

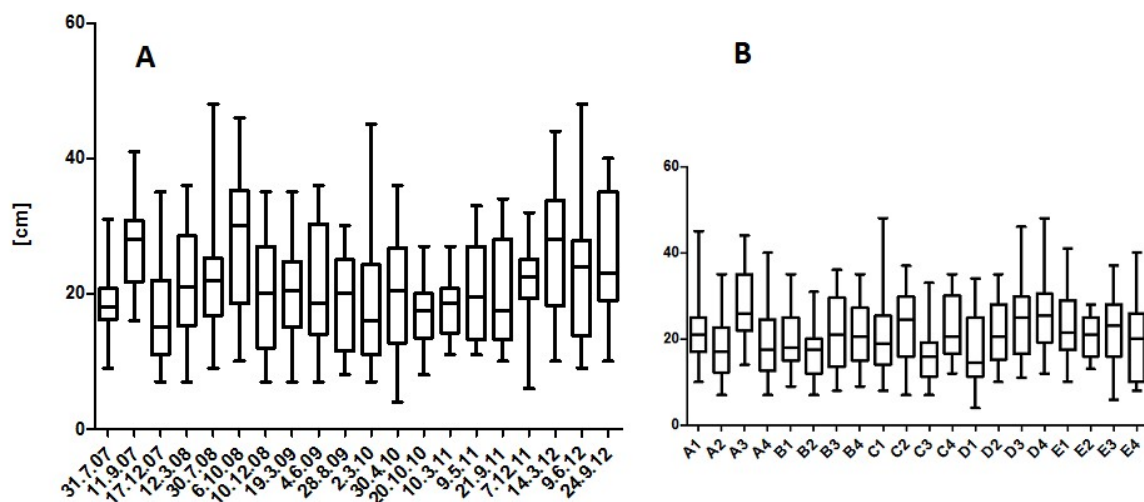
Konduktivita měla na počátku sledovaného období klesající tendenci, po ustálení však směrem k roku 2012 opět výrazně stoupala (Obr. 5; Obr. 6A). Data byla analyzována neparametrickým testem (ANOVA), který vyhodnotil mediány jednotlivých odběrů jako signifikantně odlišné ($P < 0,001$, Kruskal-Wallis). Z hlediska konduktivity se systém vyvíjel cyklicky, tzn. vysoká hodnota konduktivity na počátku odpovídá vysoké konduktivě na konci a proto jsou si odběry z 2007 a 2012 velmi blízké. Extrémně vysoké hodnoty této veličiny v roce 2012 připadají zejména na zimní odběry (Obr. 5A, 6A). Konduktivita korelovala s koncentrací kyslíku, chlorofylu-*a* a naměřenou průhledností (Tab. 4). Neparametrický test ANOVA (Kruskal-Wallis) prokázal signifikantní odlišnost konduktivity jednotlivých tůní (Obr. 6B).



Obr. 6: Konduktivita dle data odběru (A) a v jednotlivých tůních (B). Krabicové grafy zobrazují minimum, medián a maximum.

4.1.3. *Průhlednost*

Parametr průhlednost vypovídá o optických vlastnostech tůní, tedy abiotických faktorech způsobujících zakalení (např. po dešti) a biotických včetně charakteru a biomasy fytoplanktonu. Průhlednost korelovala s koncentrací chlorofylu-*a* a konduktivitou. Parametrická ANOVA (data měla normální rozložení) vyhodnotila tůně z hlediska průhlednosti jako signifikantně rozdílné

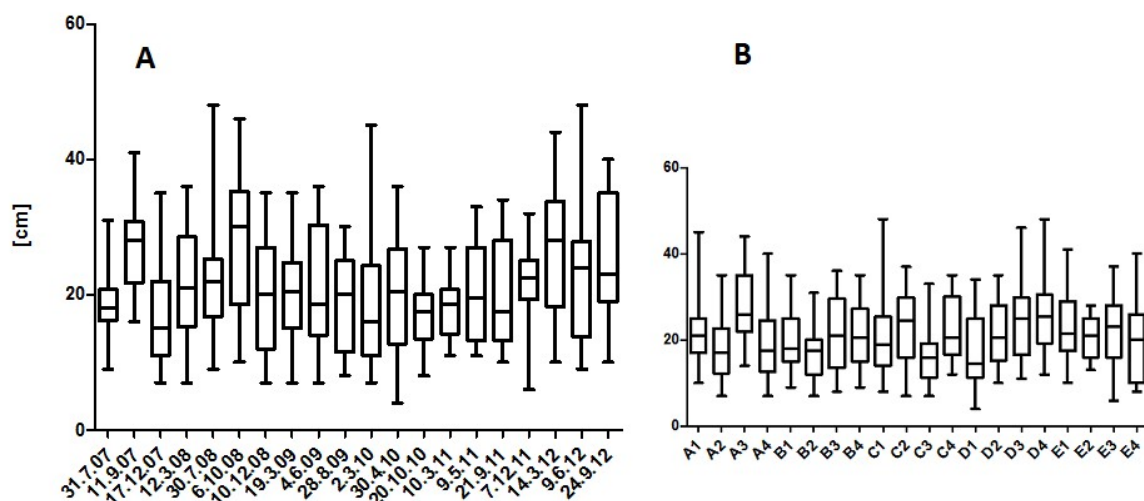


s $P < 0,001$ (Obr. 7B).

Obr. 7: Průhlednost dle data odběru (A) a v jednotlivých tůních (B). Krabicové grafy zobrazují minimum, medián a maximum.

4.1.4. Koncentrace kyslíku

Grafické znázornění koncentrace kyslíku jednorozměrnými i mnohorozměrnými metodami neukazuje konkrétní trend a to ani v případě jednotlivých ročních období. Tato veličina signifikantně koreluje s průhledností, koncentrací chlorofylu-*a* a konduktivitou (Obr. 5A, Tab. 4).

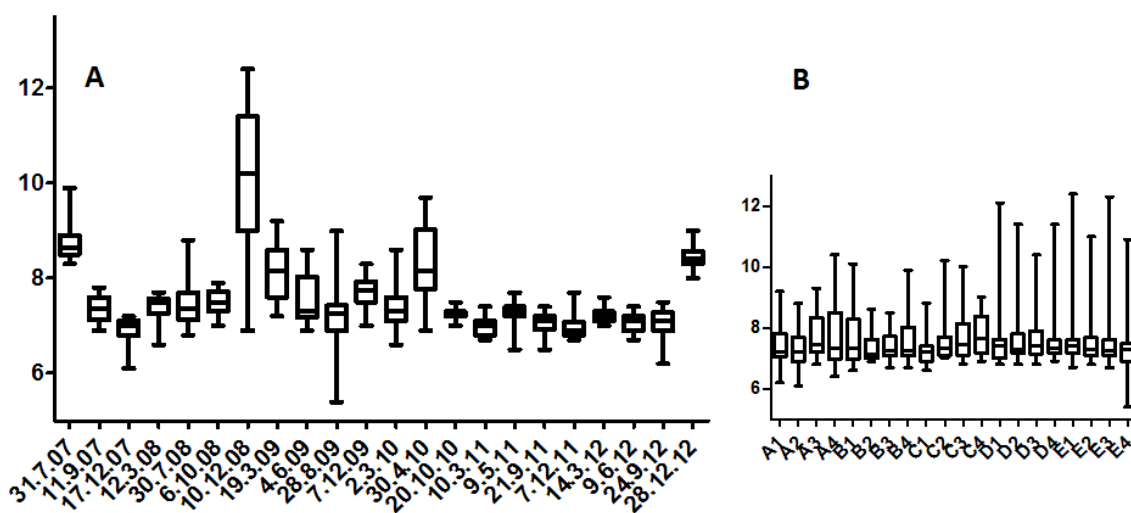


Neparametrická ANOVA prokázala signifikantní rozdíl mezi tůněmi bez a s perloočkou ($P=0,001$, Kruskal-Wallis), mezi vysokou a nízkou koncentrací perloočky nebyl rozdíl.

Obr. 8: Koncentrace kyslíku dle data odběru (A) a v jednotlivých tůních (B). Krabicové grafy zobrazují minimum, medián a maximum.; neparametrická ANOVA ukazuje signifikantní rozdíl mezi tůněmi ($P=0,0008$; Kruskal-Wallis).

4.1.5. pH

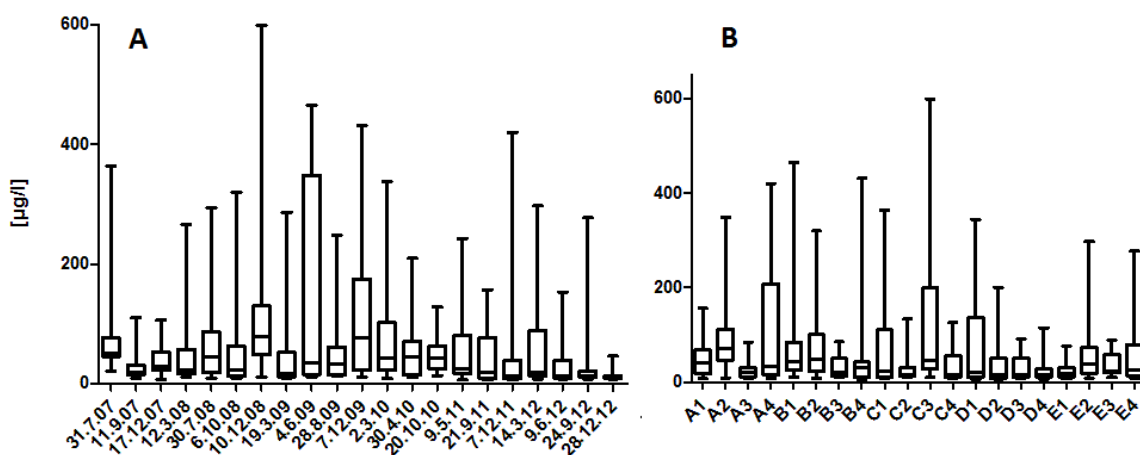
Vývoj pH v tůních lze zhruba rozdělit na dva typy dle rozsahu a absolutních hodnot: pro období 10.12.2008–30.4.2010 byla typická velká variabilita napříč tůněmi, v ostatních, odběrech se pH pohybovalo většinou mírně nad hodnotou 7. Výjimku představoval počátek a konec sledovaného období, kdy měly tůně relativně vysoké pH, v průměru mezi 8–9 (Obr. 9A). Pro jednotlivé tůně byla hodnota pH příležitostně vyšší pro skupiny D1–E4, celkově se však tůně nelišily, což potvrdila neparametrická ANOVA (Obr. 9B, $P=0,8684$, Kruskal-Wallis). Hodnota pH byla korelovaná s koncentrací kyslíku a chlorofylu-*a* (Tab. 4).



Obr. 9: pH dle data odběru (A) a v jednotlivých tůních (B). Krabicové grafy zobrazují minimum, medián a maximum.

4.1.6. Koncentrace chlorofylu-a

Koncentrace chlorofylu-a představuje skutečnou kvantitu fotosyntetizujících organismů tůní. Korelace s ostatními veličinami vyšly všechny signifikantně (Tab. 4). Pro období 2007–2012 vykazuje medián tohoto parametru srovnatelné hodnoty. Celkově však připadají mírně vyšší hodnoty zejména na zimu, zde nárůst biomasy fytoplanktonu předcházela vyšší teplota v konkrétním roce odběru. Povšiměme si nejvyšších hodnot chlorofylu-a ($> 400 \mu\text{g}\cdot\text{l}^{-1}$) v prosinci 2008 (také nejvyšší medián), 2009 a 2011, v těchto odběrech byly zaznamenány i početné populace filtrátora *Daphnia*. Jediné srovnatelně vysoké hodnoty chlorofylu-a pro letní odběry pocházejí z 4.6.2009 (Obr. 10).



Obr. 10: Koncentrace chlorofylu-a dle data odběru (A), v jednotlivých tůních (B)

4.2. Taxonomické složení fytoplanktonu

Tabulka nalezených taxonů slučuje druhy fytoplanktonu nalezené v rámci předešlé studie (Hrušková 2010) z let 2007–2008 a taxonů, které byly objeveny ve zbytku sledovaného období (2009–2012). Jedná se o 74 druhů, řazených do osmi skupin dle taxonomického zařazení, přičemž poslední skupina značená Ostatní sdružuje druhy, které nebylo možné určit žádné skupině. Položka „Penátní rozsivky“ slouží jako reprezentace heterogenního zastoupení bentických rozsivek, které se do vzorků pravděpodobně dostaly s mícháním vodního sloupce.

Tab. 5. Seznam nalezených taxonů a jejich zkratk

Tax. skupina	Druh	Autor/Autoři	Akronym
Cyanobacteria	<i>Anabaena</i> sp.	BORRY DE SAINT-VINCENT EX BORNET & FLAHAULT	Anabae
	<i>Aphanocapsa</i> sp.	NÄGELI	Aphcap
	<i>Aphanothece</i> sp.	NÄGELI	Aphanoth
	<i>Borzia</i> sp.	COHN EX GOMONT	Borzia
	<i>Cyanobium plancticum</i> /bakterioplankton	(G. DREWS, H.PRAUSER & D. UHLMANN) J. KOMÁREK J. KOPECKÝ & V. CEPÁK	Cyanpl
	<i>Gleocapsidopsis</i> sp.	GEITLER EX KOMÁREK	Glopsi
	<i>Gleotricha echinulata</i>	(SMITH) P. RICHTER	Gleoech
	<i>Komvophoron</i> sp.	ANAGNOSTIDIS & KOMÁREK	Komvo
	<i>Limnothrix</i> sp.	MEFFERT	Limnth
	<i>Microcystis</i> sp.	KÜTZING EX LEMMERMANN	Microcys
	cf. <i>Myxobaktron</i>	SCHMIDLE	Myxoba
	<i>Planctothrix</i> cf. <i>suspensa</i>	(PRINGSHEIM) ANAGNOSTIDIS & KOMÁREK	Planth
	<i>Synechococcus</i> sp. /bakterioplankton	NÄGELI	Synepl
<i>Woronichinia</i> sp.	ELENKIN	Woroni	
Dinophyta	<i>Gymnodinium</i> sp.	STEIN	Gymno
	<i>Peridinium</i> sp.	EHRENBERG	Peridi
Bacillariophyta	penátní rozsivky g.sp.*		Plaroz
	<i>Synedra ulna</i>	(NITZSCH) EHRENBERG	Synedul
Cryptophyta	<i>Cryptomonas marsonii</i>	SKUJA	Crypma
	<i>Cryptomonas</i> cf. <i>splendida</i>	EHRENBERG	Crypto
	<i>Cryptomonas</i> sp.	EHRENBERG	Crypsp
	<i>Plagioselmis</i> sp.	BUTSCHER EX G. NOVARINO, I.A.N LUCAS, & S.MORRALL	Plagio
Chrysophyta	<i>Dinobryon</i> sp.	EHRENBERG	Dinobr
	<i>Chromulina</i> sp.	L. CIENKOWSKI	Chromul
	<i>Chrysococcus</i> sp.	G.A.KLEBS	Chryso
	<i>Chrysophyceae</i> g.sp.	WYSOTSKI	Chrysof

	<i>/Ochromonas sp.</i>		
Chlorophyta	<i>Actinastrum sp.</i>	LAGERHEIM	Aktast
	<i>Ankistrodesmus bibraianus</i>	REINSCH (KORSHIKOV)	Ankbib
	<i>Closteriopsis sp.</i>	LEMMERMANN	Clopsi
	<i>Coelastrum microporum</i>	NÄGELI	Coelmi
	<i>Coelastrum reticulatum</i>	(P.A. DANGEARD) SENN	Coelre
	<i>Coelastrum sp.</i>	NÄGELI	Coelas
	<i>Crucigenia fenestrata</i>	(SCHMIDLE) SCHMIDLE	Crucfen
	<i>Didymocystis fina</i>	KOMÁREK	Didimo
	<i>Dictyosphaerium sp.</i>	NÄGELI	Dictyo
	<i>Chlamydomonas sp.</i>	EHRENGERG	Chlamy
	<i>Kirchneriella cf. irregularis</i>	(G. M. SMITH) KORSHIKOV	Kirchire
	<i>Koliella longiseta</i>	VISCHER (HINDÁK)	Koliel
	<i>Microspora sp.</i>	THURET	Microsp
	<i>Monoraphidium arcum</i>	(KORSHIKOV) HINDÁK	Monarc
	<i>Monoraphidium cf. braunii</i>	(NÄGELI) KOMÁRKOVÁ-LEGNEROVÁ	Monbra
	<i>Monoraphidium griffithi</i>	(BERKELEY) KOMÁRKOVÁ-LEGNEROVÁ	Mongrif
	<i>Monoraphidium irregularis</i>	G.M.SMITH (KORSHIKOV)	MonIre
	<i>Monoraphidium minutum</i>	(NÄGELI) KOMÁRKOVÁ-LEGNEROVÁ	Monmin
	<i>Oocystis sp.</i>	NÄGELI EX A. BRAUN	Oocyst
	<i>Pediastrum boryanum</i>	TURPIN (MENEHINI)	Pedbor
	<i>Pediastrum duplex</i>	MEYEN	Peddup
	<i>Pediastrum tetras</i>	EHRENBERG (RALPHS)	Pedtet
	<i>Planctonema sp.</i>	SCHMIDLE	Plancto
	<i>Scenedesmus abundans</i>	(O. KIRCHNER) CHODAT	Sceabu
	<i>Scenedesmus acutus</i>	MEYEN	Sceacut
	<i>Scenedesmus ecornis</i>	(EHRENBERG) CHODAT	Sceeco
	<i>Suxenella cf. mitrae</i>	(G. L. TIWARI & D. C. PANDEY) B. FOTT	SuxMit
<i>Tetraedron minimum</i>	(A.BRAUN) HANSGIRG	Tetrmin	
Charophyta	<i>Closterium cf. acerosum</i>	G.E. HUBER-PESTALOZZI	Clorov
	<i>Closterium sp.</i>	NITZSCH EX RALFS	Cloroh
	<i>Cosmarium botrydis</i>	MENEHINII EX RALFS	Cosbot
	<i>Cosmarium meneghinii</i>	BRÉBISsON EX RALFS	Cosmen
	<i>Mougeotia sp.</i>	DE BARY	Mouge
	<i>Spirogyra sp.</i>	LINK	Spirog
Euglenophyta	<i>Euglena gracilis</i>	KLEBS	Euggrac
	<i>Euglena limnophila</i>	LEMMERMANN	Euglim
	<i>Euglena sp.</i>	EHRENBERG	Euglsp
	<i>Euglena texta</i>	(DUJARDIN) HÜBNER	Eugtex
	<i>Lepocinclis acus</i>	(O.F. MULLER) MARI ET	Lepacus

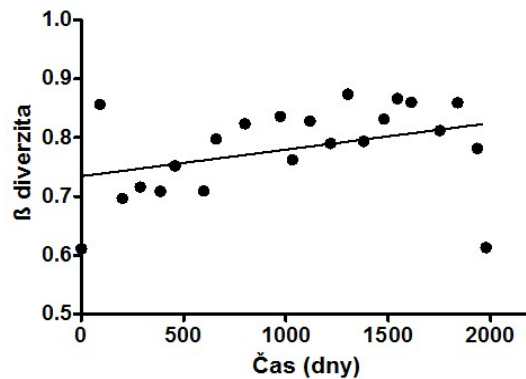
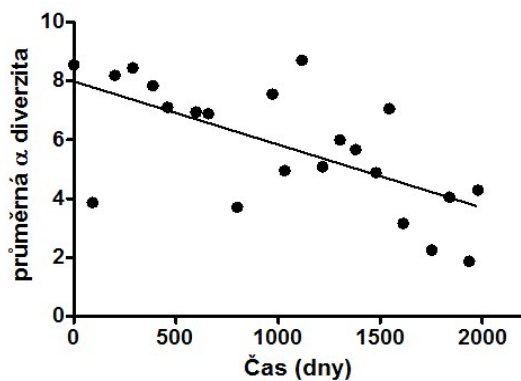
		MELKONIAN	
	<i>Lepocinclis</i> sp.	PERTY	Lepoci
	<i>Lepocinclis</i> sp.	PERTY	LepoSp
	<i>Phacus longicauda</i>	(EHRENBERG) DUJARDIN	Phalon
	<i>Phacus</i> sp.	DUJARDIN	Phacsp
	<i>Phacus torta</i>	LEMMERMANN (SKVORTZOV)	Phator
	<i>Trachelomonas abruckta</i>	SVIRENKO	Traabr
	<i>Trachelomonas hispida</i>	(PERTY) F. STEIN	Trachi
	<i>Trachelomonas</i> sp.	EHRENBERG	Trachsp
	<i>Trachelomonas volvocina</i>	EHRENBERG	Trachvo
Ostatní	<i>Hyalinní vláknitá řasa</i>		Chuchv
	<i>Pikoplankton - bičíkovci</i>		Pikofl

4.3. Druhová bohatost a struktura metaspolečenstev.

Tato část se věnuje grafickému znázornění jednotlivých úrovní diverzity fytoplanktonu tak, jak jsou definovány v oddílu metodika zpracování dat. Parametry diverzity jsou pak dále vztaženy k údajům o relativní abundanci filtrátora *Daphnia curvirostris*.

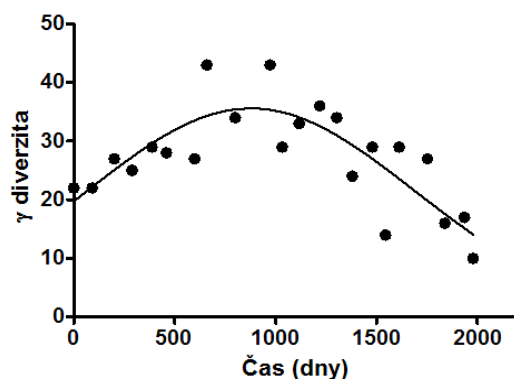
4.3.1. Vývoj základních ukazatelů diverzity

Hodnota průměrné α diverzity, tedy průměrného počtu druhů na tůň, během sledovaného období dosáhla minima 1,9 v zimě 2012 a maxima 8,7 na jaře 2010 (Obr. 11). Vnitřní heterogenita systému, β diverzita, byla minimální na počátku sledovaného období v létě 2007, maximální na podzim 2010 (Obr. 12). Veličina β_{DCA} diverzita byla na svém minimu bezprostředně po napuštění tůň v červenci 2007, její maximální hodnota připadá na červen 2012. Celkové druhové bohatství v odběru, hodnota γ diverzity, byla minimální v zimě 2012 s deseti druhy, nejvyšší na jaře a na podzim roku 2009 s 43 druhy (Obr. 13).



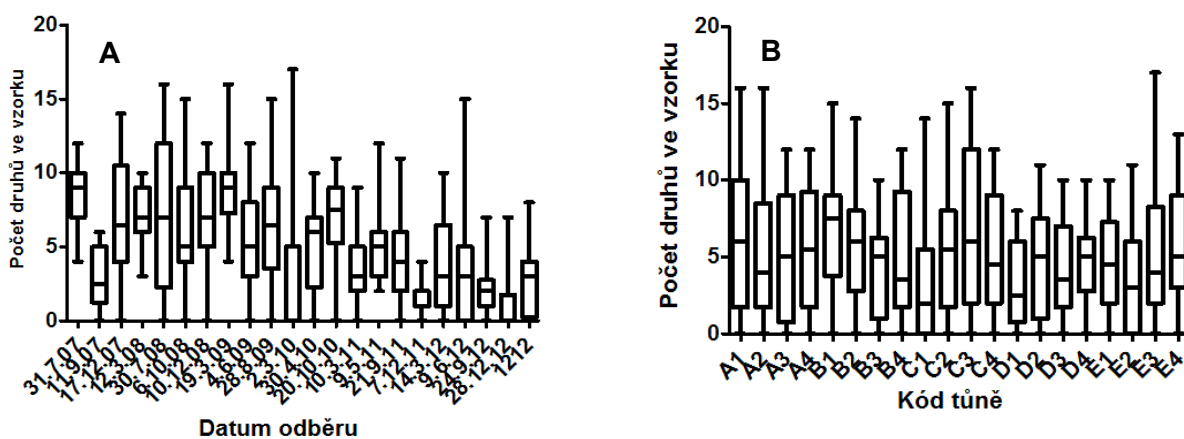
Obr. 11: Vývoj průměrné α diverzity (P=0,0931)

Obr. 12 Vývoj β diverzity (P=0.0013)



Obr. 13: Vývoj γ diverzity (nelineární amplituda 35,57, průměr 878, SD 808,6)

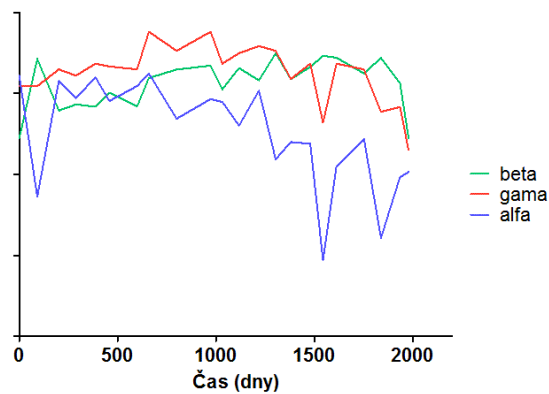
Při pohledu na jednotlivé tůně připadá nejvyšší poč a et druhů na tůň E3 s maximem nalezených druhů 17. Medián a průměr měla nejvyšší tůň B1 a C3 (7,5 a 7,0). Tůně se co do počtu druhů vzájemně signifikantně lišily (ANOVA, $P=0,0339$, parametrický test).



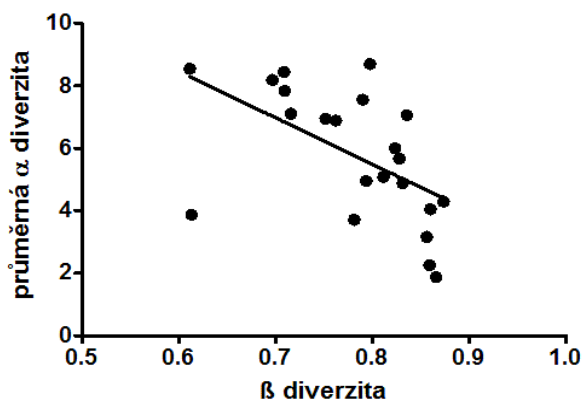
Obr. 14: A : Počet druhů dle data odběru a B (vpravo): celkový počet druhů dle tůně. Krabicové grafy zobrazují minimum, medián a maximum.

Grafické znázornění vývoje průměrné α diverzity v čase ukazuje zřetelný sestupný trend. Lineární regrese prokázala signifikantní sklon křivky ($P=0.0013$, Obr. 11). Pokles průměrného počtu druhů na tůň kontrastuje s nesignifikantním růstem β diverzity ($P=0.0931$, Obr. 12). Nutno podotknout, že vypustíme-li při analýze poslední odběr (druhově chudá zima 2012), prokáže se signifikantní růst β diverzity ($P=0,0016$). Ačkoliv tedy docházelo v rámci α diverzity k druhovému chudnutí společenstev, diverzita napříč tůňmi spíše rostla (Obr. 15). Hodnoty α a β diverzity vykazovaly signifikantní negativní korelaci ($P=0,002$; Obr. 16). Pokles druhů v jedné tůni byl tedy současně doprovázen rozrůzněním společenstev napříč tůňmi.

Oproti výše zmíněným parametrům vykazuje ukazatel γ diverzity zprvu nárůst a posléze opět pokles pod úroveň stavu na počátku pokusu (Obr. 13).



Obr. 15: Porovnání tvaru křivek vývoje diverzity metaspolečenstev (bez vztahu k jednotkám osy y, za účelem srovnání. Data nebyla standardizována).

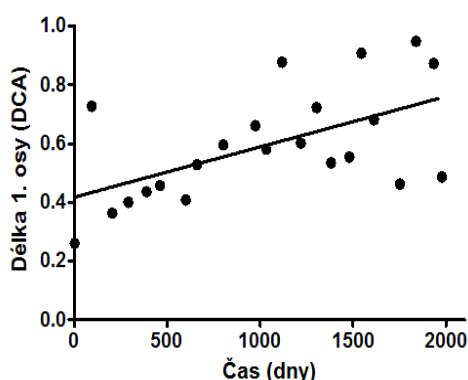


Obr. 16: Vztah hodnot α a β diverzity; veličiny korelovány ($P=0,002$, neparametrický test).

4.3.2. Vývoj β -diverzity stanovené pomocí metody DCA (β_{DCA})

Hodnocení míry odlišnosti tůní prostřednictvím mnohorozměrné analýzy DCA dává signifikantní výsledek v podobě lineárního růstu β_{DCA} diverzity v čase ($P=0,0265$; Obr. 17). I když byl na konci experimentu průměrný počet druhů na tůň i celkový počet druhů v systému nízký, vnitřní heterogenita mezi tůňemi se rovnala či převyšovala β_{DCA} diverzitu z prvních dvou let, které byly druhově relativně bohaté.

S výjimkou počátku a konce výzkumného období sleduje přímka β_{DCA} diverzity stabilní vzestupný sklon, poukazující na trend rostoucí diferenciacce tůní. K zřetelným poklesům β_{DCA} diverzity dochází pravidelně v zimě a obzvláště velké sezónní rozdíly připadají na β_{DCA} posledních dvou let (bohužel nejsou k dispozici údaje o zimě 2010). Z křivky β_{DCA} je dále patrné, že vývoj vnitřní odlišnosti společenstev prodělal dva vrcholy, i když k jistotě o takovém závěru by bylo třeba více odběrů. Nárůst hodnoty ukazatele β od jara 2009 s vrcholem na jaře 2010 je následován poklesem až k poměrně nízkým stavům v roce 2011, představujícím lokální minimum pro jarní a letní odběry.

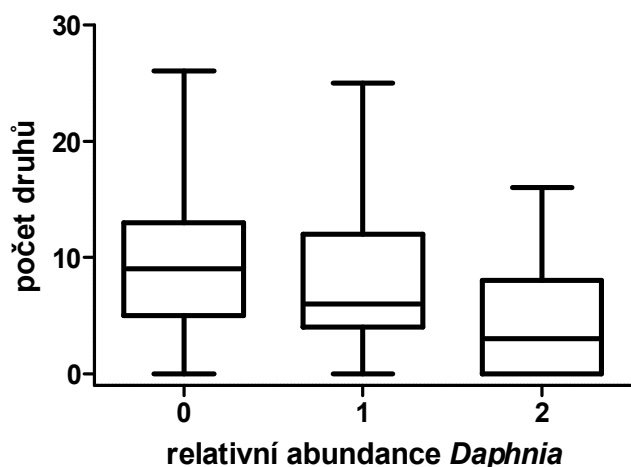


Obr. 17: Vývoj β diverzity vyjádřené délkou 1. osy (met. DCA)

4.3.3. *Daphnia* a druhová bohatost fytoplanktonu

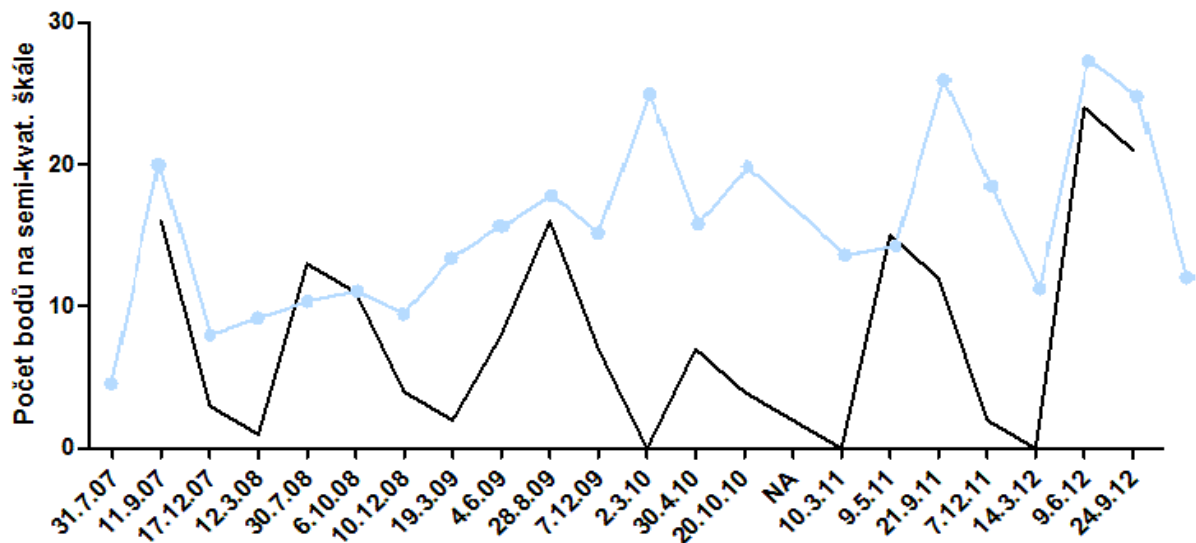
Jedna ze stanovených výzkumných otázek této práce se snaží postihnout vztah mezi druhovou diverzitou sinic a řas a spásáním perloočkou *Daphnia curvirostris*. Možností, jak vyjádřit tento vztah je přímo vynést údaje o relativních abundancích filtrátora proti jednotlivým ukazatelům diverzity (Obr. 20).

Ochuzování druhového bohatství fytoplanktonu v tůních lze sledovat porovnáním počtu druhů a intenzitou predace v jednotlivých vzorcích. Jelikož jsou data o relativní abundanci perlooček vyhodnocena semi-kvantitativně na třístupňové škále (viz kap. 3.5. Zpracování dat), lze testovat signifikanci rozdílu mezi jednotlivými kategoriemi a počty druhů fytoplanktonu. Analýza prokázala, že nízká míra predace (relativně ke zvolené škále) nemá na druhové bohatství prokazatelný vliv. Naopak vysoká míra predace signifikantně snižovala počet druhů fytoplanktonu (Obr. 18). Vliv filtrátora na koncentraci chlorofylu-*a* jako míry biomasy fytoplanktonu nebyl prokázán ($P=0,5969$).



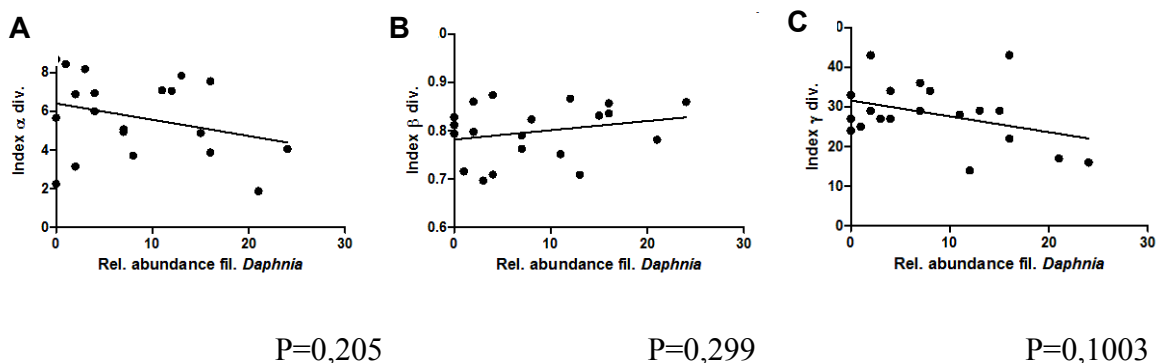
Obr. 18: Vztah relativní abundance perloočky *Daphnia curvirostris* a počtu druhů fytoplanktonu v jednotlivých tůních (grafy zobrazují minimum, medián a maximum). Neparametrická analýza variance (ANOVA $P<0,0001$, Kruskal-Wallis test) prokázala signifikantní rozdíly mezi kategoriemi 0 (absence perlooček) a 2 (>100 ind./l) a 1 (<100 ind./l) a 2. Mezi kategoriemi 0 a 1 rozdíl nebyl prokázán.

Ačkoliv byly populace perlooček v letních a podzimních odběrech stabilně početné v průběhu celého sledovaného období, nejvíce tůní s abundancemi >100 ind./l bylo zjištěno v roce 2012 (Obr. 19). Sklon přímky lineární regrese relativní početnosti spásáče a α, β, γ diverzity (Obr. 20) je značnou měrou ovlivňován právě tímto posledním rokem.

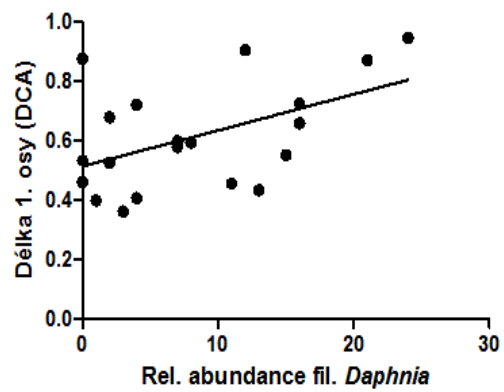


Obr. 19: Časový průběh kumulativní relativní abundance filtrátora *Daphnia curvirostris* (součet rel. abundancí pro jednotlivé odběry, černě) a β_{DCA} diverzity (modře, pro srovnání bez vztahu k jednotkám v grafu); stojí za povšimnutí podobnost tvaru křivek 11.9.2007 a v létě a na podzim 2011 a 2012.

Grafy na Obr. 20 znázorňují linearizaci vztahu hodnot relativní abundance perloočky a jednotlivých ukazatelů diverzity. Výsledky analýzy jsou nesignifikantní, nevýrazný trend přesto koresponduje s předchozí argumentem, že *Daphnia* ochuzuje druhovou skladbu (α) fytoplanktonu a naopak zvyšuje heterogenitu (β) systému. Signifikantní pozitivní závislost mezi β_{DCA} div. a spásáním pak demonstruje graf na Obr. 21.



Obr. 20: Lineární regrese kumulativní relativní abundance *Daphnia curvirostris* v jednotlivých odběrech a ukazatelů diverzity: α (A), β (B) a γ (C)



Obr. 21: Lineární regrese kumulativní relativní abundance perloočky *Daphnia curvirostris* v jednotlivých odběrech a β_{DCA} diverzity ($P=0,027$).

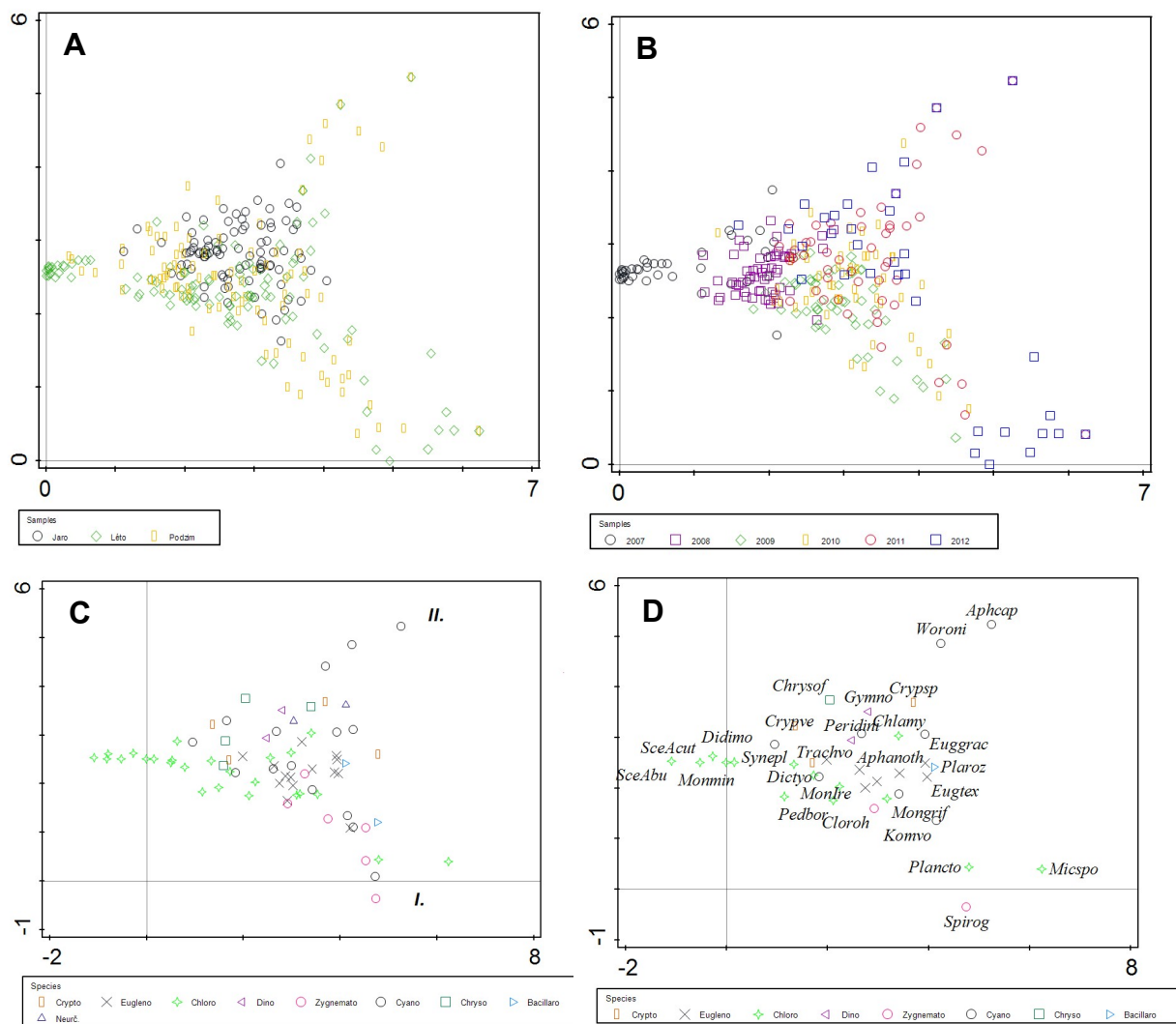
4.4. Taxonomická proměna fytoplanktonu tůní a trendy s využitím mnohorozměrných metod

4.4.1. Celkový přehled

Variabilita druhů v rozsahu celého sledovaného období vykazovala jednotný trend bez ohledu na roční období. Čitelnost grafu druhové variability však výrazně stoupla pokud nebyly zahrnuty zimní odběry, kdy se společenstva ubírala směrem zcela jiného selekčního tlaku, čímž docházelo k deagregaci dat v grafu. Jako přínosné se jeví analyzovat odběry od jara do podzimu, jelikož bylo možné sledovat kontinuity ve vývoji společenstev (Obr. 22).

Grafy na Obr. 22 ukazují zřetelný trend v 1/ časovém posunu druhového složení a 2/ dva konzistentní „proudy,“ na které se společenstvo v průběhu sledovaného období rozštěpilo. Z grafu znázorňujícího roční období odběru vzorků (Obr. 22A) je patrné, že se tyto směry týkají letního a podzimního rozvoje fytoplanktonu a že tudíž zodpovědné tlaky působí v těchto ročních obdobích.

Podíváme-li se na tůně dle roku odběru (Obr. 22B), je nápadné zprvu homogenní druhové složení (naplnění tůní, 30.7.2007), již na podzim však došlo k diverzifikaci tůní (odběr 11.9.2007, srovnej na Obr. 22A). V roce 2008 jsme zaznamenali posun v druhovém složení, ale β diverzita zůstávala poměrně nízká. Rok 2009 byl silně pod vlivem směru označeného na Obr. 22C „I.“, tedy trendu, který následovala část společenstev i v nadcházejících letech. Od roku 2010 se komunity sinic a řas podřizovaly již dvěma vektorům, a to sice původnímu a silnějšímu (více tůní) ve směru vpravo dolů (I.), a slabšího (méně tůní) vedoucího do pravého horního rohu (II.). Rok 2012 charakterizují dvě dobře oddělené skupiny společenstev (I. – vláknité zelené řasy a spájivky, II. – bičíkovci, Obr. 22C,D, viz níže).



Obr. 22: Vývoj společenstva sinic a řas v období od 11.9.2007 do 24.9.2012 bez zimních odběrů. Použitá metoda DCA, vynesené body představují vzorky (A,B), druhy (C,D) A – tůň dle ročního období, B – dle roku, C – všechny druhy rozčleněné dle hlavních taxonomických skupin, D – druhy s nejlepší vysvětlovací schopností („fitem“).

Obr. 22C,D je analogický grafům na Obr. 22A,B a zobrazuje štěpení komunit z hlediska druhů. Tyto grafy již nepřímo zobrazují i proměnu druhů v čase včetně obecného taxonomického zařazení do hlavních skupin fytoplanktonu. Pro výše diskutované štěpné směry společenstev jsou viditelné korespondující druhy: s ohledem na snahu o maximální porozumění byly navrženy dvě skupiny druhů, zastupující společenstva, která jsou zodpovědná za vysokou β diverzitu odběrů v letech 2011 a 2012.

Skupina I.: Směr charakteristický dominancí vláknitých zelených řas *Planctonema* sp. a *Microspora* sp., vláknitých spájivek *Spirogyra* sp. a *Mougeotia* sp. a vláknité sinice *Komvophoron* sp.

Skupina II.: Výrazně druhově chudší společenstva bičíkovců s koloniálními sinicemi *Woronichinia* sp. a *Aphanocapsa* sp., které příležitostně tvořily „monokultury“ odběrů v letech 2011 a 2012.

V obou případech se jedná o letní a podzimní vzorky (Obr. 22A).

4.4.2. Sukcese druhů v období 2007–2012

Celkově lze z druhového vývoje sledovat proměnu druhů od druhů typických pro začátek sledovaného období až k pokračující diverzifikaci (Obr. 22C,D). Po napuštění v tůních dominovaly výhradně zelené řasy jako např. *Scenedesmus* spp., *Didimocystis fina* a *Monoraphidium minutum*. „Tok“ druhů se dále rozšiřuje a již pomyslně rozdvouje: v roce 2008 a 2009 vzniká společenstvo krásnooček a zelených řas jako zejména *Monoraphidium irregularis*, *Pediastrum boryanum* a *Dictyosphaerium* sp., ústící v již zmiňované společenstva krásivek a vláknitých řas (roky 2010 až 2012). Druhy krásnooček, které jsou na grafu v těsné blízkosti, byly početné od roku 2009 do roku 2010. Konkrétně se jednalo o rody *Lepocinclis*, *Trachelomonas*, *Phacus* a řada druhů z rodu *Euglena*. Do roku 2011 se snížilo bohatství krásnooček na druhy *Trachelomonas volvocina*, *Euglena texta* a *Phacus* sp., směrem k roku 2012 tedy došlo k posunu ve smyslu vyloučení minoritních druhů.

Druhou skupinu tvoří bičíkaté formy fytoplanktonu, které se v odběrech objevily poprvé na podzim 2007. Tato společenstva byla během let 2008 a 2009 upozaděna zelenými řasami a krásnoočky, od roku 2010 však postupně opanovaly podstatnou část tůní. „Svrchní“ proud druhů je charakteristický absencí zelených řas (kromě rodu *Chlamydomonas*), krásivek a krásnooček. Jedná se zejména o monadoidní formy, zejména bičíkovce ze skupiny zlativek (*Chromulina*), obrněnek (*Peridinium*, *Gymnodinium*) a skrytěnek. Dále jsou pro tuto skupinu charakteristické koloniální sinice.

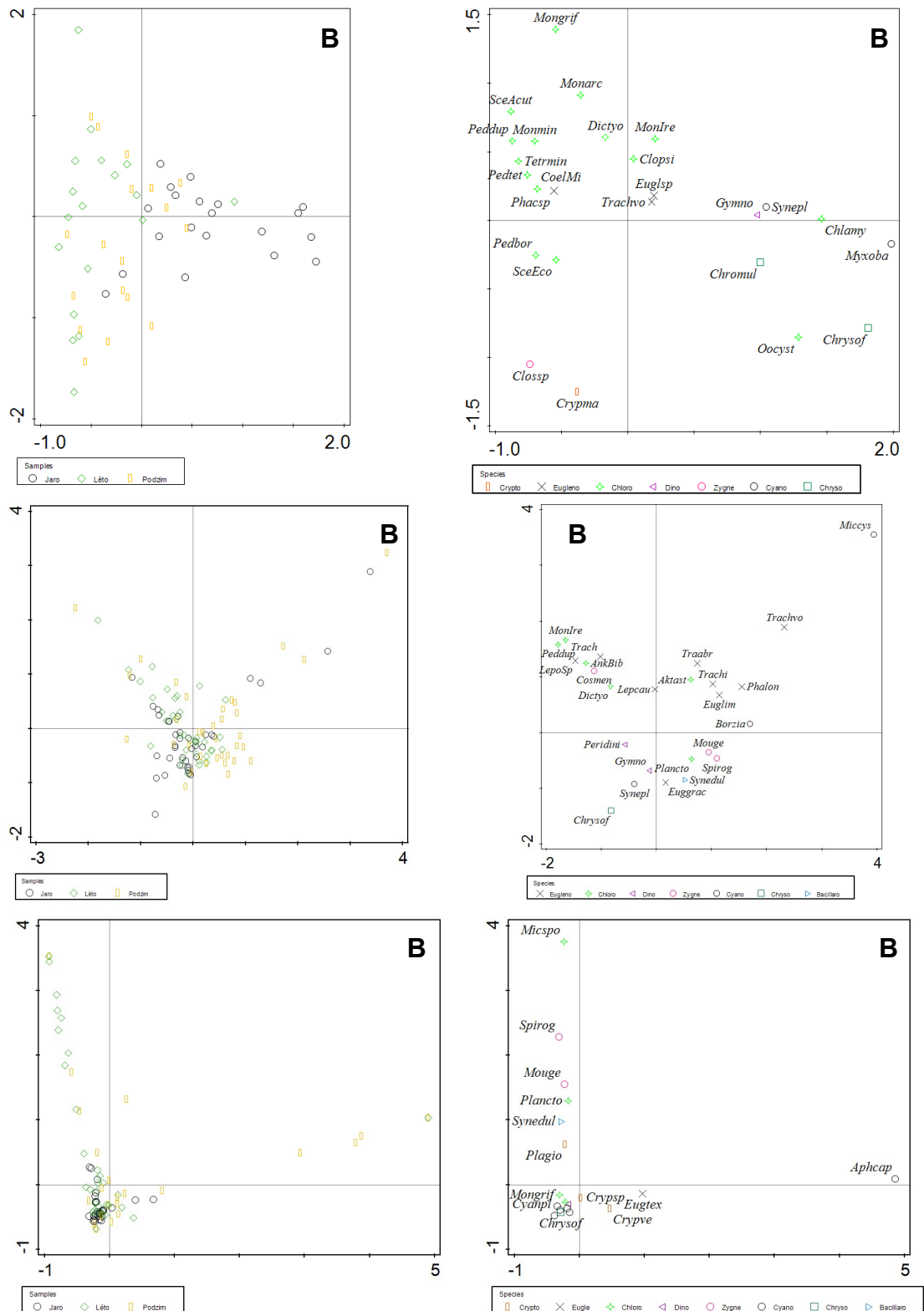
4.4.3. Sezonalita ve vývoji druhového složení

Třífázové zobrazení vývoje tůní z hlediska druhů a zejména vzorků odhaluje směry a trendy, kterými se společenstva vyvíjela. Ačkoliv byla v roce 2008 β div. velmi nízká, lze dobře odlišit jarní vzorky od zbylých (Obr. 23A,B). Druhově je jaro 2008 charakteristické přítomností bičíkovců ze skupiny zlativek jako jsou *Ochromonas* sp., *Chromulina* sp., obrněnek *Gymnodinium* sp. a zelených řas z rodu *Chlamydomonas*. Z nebičíkatých druhů je zde zastoupen sinicový plankton *Synechococcus* sp. a zelená řasa *Oocystis*. Letní a podzimní odběry nelze odlišit, existují zde však dvě skupiny společenstev: 1/ jednobuněčné zelené řasy, typicky z rodu *Monoraphidium* (nejlepší „fit“ má *M. arcuatum* a *M. griffiti*), *Pediastrum boryanum* a *Dictyosphaerium* sp., 2/ druhá skupina je tvořena dvěma druhy, a to sice spájkou *Closterium* sp. a skrytěnkou *Cryptomonas marsonii* (Obr. 23A,B).

V letech 2009–2010 (Obr. 23C,D) se již tůně diverzifikují dvěma až třemi směry. Podzimní a jarní tůně dominovala skupina krásnooček, jako např. *Trachelomonas volvocina* či rozměrný *Phacus longispina* a *Euglena limnophila* a koloniální sinice *Microcystis* sp. Důležité a četné bylo společenstvo zelených řas *Monoraphidium irregularis*, *Ankistrodesmus bibraianus*, *Dictyosphaerium* sp., *Pediastrum duplex*. a krásnooček *Lepocinclis* sp. a *Trachelomonas* sp. které bylo nejvíce zastoupeno v letních odběrech. Druhy flagelátů *Peridinium* sp., *Gymnodinium* sp. a *Chromulina* sp. tvoří společenstvo, charakterizující zejména některé jarní vzorky. Vlákňité řasy z řad spájků a zelených tvoří dle DCA analýzy další shluk a potenciální společenstvo, týkající se některých letních, ale nejvíce podzimních tůní. Z grafu je dále zřetelné, že letní a podzimní společenstva vznikala již na jaře, jelikož tyto

tůně měly složení relativně podobné včetně diferenciačních směrů. Populace perloočky byly v těchto letech (2009–2010) z jara nulové, CCA analýza pro veličinu *Daphnia* pro všechna roční období těchto dvou let vysvětlila nejméně variability (1,1%, $P=0,282$).

V letech 2011 a 2012 naproti tomu jaro představovalo homogenní jádro, od kterého lze ostatní období lehce oddělit. Početnost perloočky na jaře zde byla nulová. Trendy, odlišující tůně od „průměru,“ silně odlišují celkové rozložení systému do dvou úzce vymezených směrů. Na jedné straně jsou to vláknité spájivky *Spirogyra* sp. a *Mougeotia* sp., vláknité zelené řasy *Microspora* sp. a *Planctonema* sp. a kryptomonáda *Plagioselmis* sp., na druhé je dominantou koloniální sinice *Aphanocapsa* sp. Rozdělení skupin zhruba odpovídá ročním obdobím, tedy v létě společenstvo vláknitých řas a na podzim koloniální sinice.



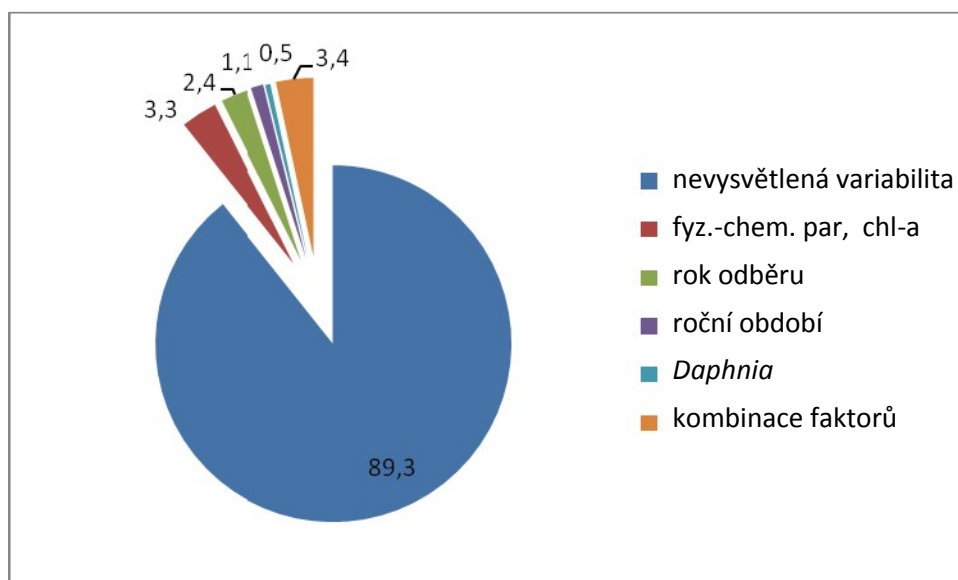
Obr. 23: Detailní průběh změn druhového složení tůň (CA): A,B – rok 2008 (data převzata z Hrušková 2010), C,D – 2009–2010, E,F – 2011–2012; bez zimních odběrů. Grafy A,C, E znázorňují sezónní vývoj tůň, grafy B, D, F znázorňují druhy, (A,B – procento vysvětlené var. 23,6 % pro první dvě osy, C,D – 11,8 %, E,F – 17,3 %).

4.4.4. Rozklad variance – vliv faktorů na druhovou skladbu

Tato část pojednává o vlivu čtyř sledovaných faktorů/skupin faktorů na druhové složení fytoplanktonu a hodnotí jejich vysvětlovací schopnost z hlediska metody pCCA. Tyto čtyři faktory jsou: fyzikálně-chemické parametry prostředí (teplota, konduktivita, pH, průhlednost – v grafech označeno Sneller, koncentrace kyslíku) a koncentrace chlorofylu-*a*, čas (rok odběru), roční období a relativní abundance *Daphnia curvirostris*. Jejich vysvětlovací schopnost je vyjádřena jako podíl z celkové variability na Obr. 24 a v Tab. 6.

Tab 6: Rozklad variance – podíly z celkové variability souboru vysvětlené unikátně pomocí čtyř faktorů a variabilita vysvětlená jejich kombinací

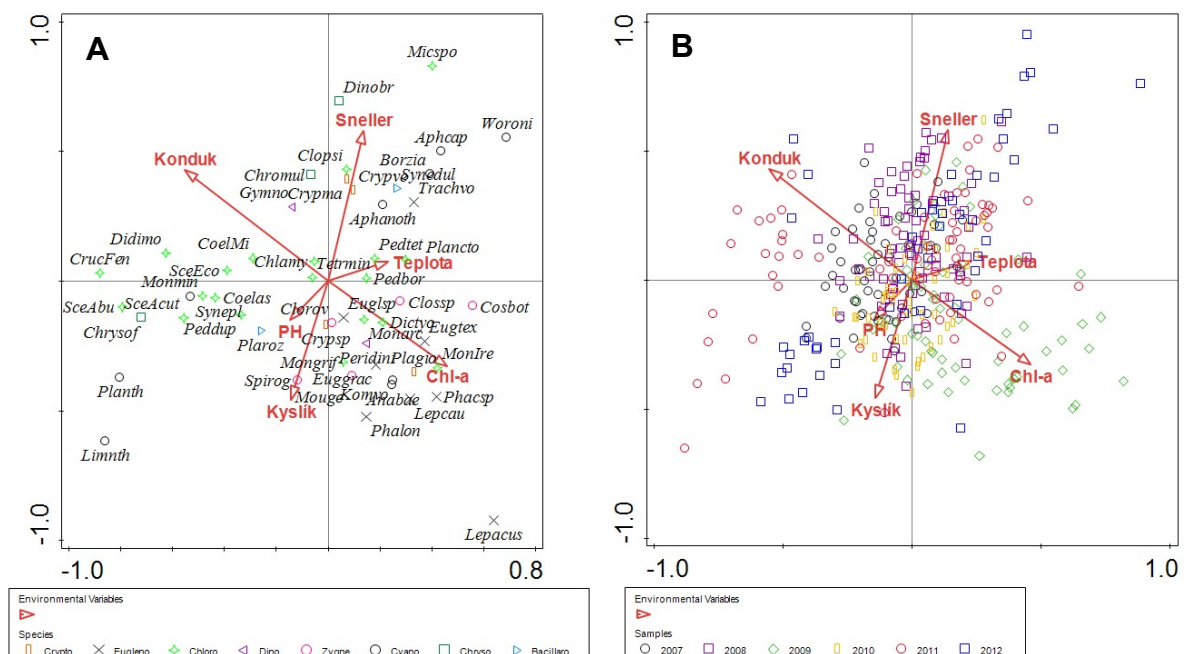
Celková variabilita (total inertia)	10,63
Vysvětlená variabilita všemi parametry	1,14
Fyzikálně-chemické parametry	0,35
Rok odběru	0,26
Roční období	0,12
Přítomnost perloočky <i>Daphnia</i>	0,05
Variance vysvětlená kombinací faktorů	0,36



Obr. 24: Koláčový graf procentuálního podílu variability vysvětlené čtyřmi faktory a jejich kombinací vůči celkové varianci souboru.

4.4.4.1. Fyzikálně-chemické parametry a koncentrace chlorofylu-a ve vztahu k druhové skladbě

Sledované parametry prostředí pro vysvětlení ročních období dělí tůň na čtyři směry, zhruba odpovídající jednotlivým segmentům diagramu CCA (Obr. 25, Tab. 7). Vzorky s velkou průhledností (zejm. podzim a léto) stojí v opozici k vysokému obsahu kyslíku a hladině pH (zejména letní vzorky r. 2009). Na tyto kolmý vektor konduktivity vysvětluje některé jarní a letní vzorky zejména roku 2012, s konduktivitou je negativně korelovaný vektor koncentrace chlorofylu-a, který směřuje k druhům, které tvořily největší biomasu (Obr. 25A, B).



Obr. 25: Parciální kanonická korespondenční analýza (pCCA), A – druhy a parametry prostředí, B – tůň dle roku odběru. Vysvětlující veličiny jsou fyzikálně-chemické parametry prostředí a koncentrace chlorofylu-a (první dvě osy vys. 2,3 % z celk. var., parametry standardizovány $\log(x+1)$). Z analýzy byly vyloučeny druhy, které získaly na semi-kvantitativní škále méně než 10 bodů.

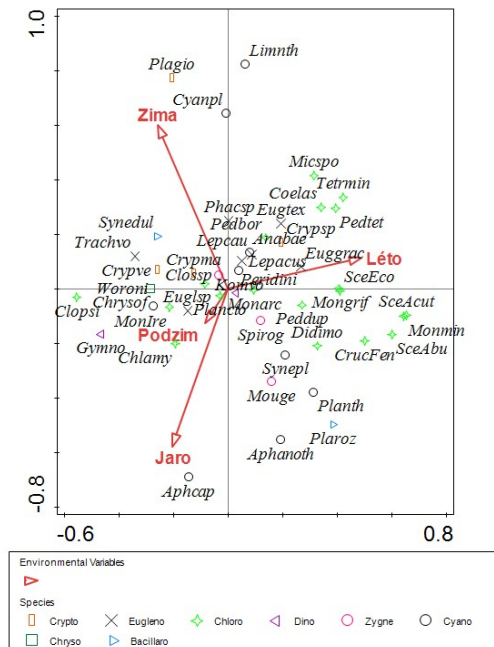
Na Obr. 25 je patrné zejména akumulace většího množství druhů ve směru parametru chlorofyl-*a*. Toto společenstvo bylo charakteristické pro rok 2009 a je tvořeno převážně krásnoočky, dvěma druhy zelených řas *Monoraphidium irregularis*, *Dictyosphaerium* sp., skrytěnkou *Plagioselmis* sp. a vláknitými sinicemi *Anabaena* sp. a *Komvophoron* sp. Velikost průhlednost (Sneller) koreluje s velkou částí bičíkatých forem fytoplanktonu ze skupin zlativek, obrněnek (*Gymnodinium* sp.), skrytěnek a krásnoočkem *Trachelomonas volvocina*. Zelené řasy v levé části grafu (přítomné v roce 2007) v analýze nelze asociovat s žádným parametrem prostředí.

Tab. 7: Výsledky analýzy pCCA, fyzikálně-chemické parametry a koncentrace chlorofylu-*a*

Parametr pros.	% vys. variability	Signifikance (P)	Bonferroniho kor.
Konduktivita	1,0 %	0,002	0,012
Průhlednost (Sneller)	0,8 %	0,002	0,012
Chlorofyl- <i>a</i>	0,8 %	0,002	0,012
Teplota	0,6 %	0,002	0,012
Kyslík	0,5 %	0,002	0,012
pH	0,3 %	0,544	1

4.4.4.2. Roční období a sezonalita společenstev

Sezónní diferenciacie tůní z hlediska druhové skladby fytoplanktonu je zobrazena na Obr. 26.



Obr. 26: Parciální kanonická korespondenční analýza (pCCA), vysvětlující veličiny jsou jednotlivá roční období (první dvě osy vys. 1,7 % z celk. var.). Analyzováno 47 nejpočetnějších druhů.

Dle výsledků signifikance má nejvyšší vysvětlovací kapacitu letní období, které koreluje s 1. osou a s výskytem zelených řas. Charakteristickými zástupci je rod *Scenedesmus*, *Monoraphidium*. Ostatní druhy lze obtížně zařadit, graf lze však zhruba chápat jako rozdělený na léto a ostatní, podobnější společenstva. Na pomezí jara a zimy leží skupina zahrnující podstatnou část bičíkovců z řad zlativek, obrněnek, skrytěnek, rod *Chlamydomonas* a *Trachelomonas volvocina*. Ostatní krásnoočka jsou spíše přítomna v létě. Povšimněme nízké korelace sinic s vektorem léto.

Tab. 8: Výsledky analýzy pCCA, parametry roční období

Roční období	% vys. variability	Signifikance (P)	Bonferroniho kor.
Jaro	0,6 %	0,004	0,016
Léto	0,8 %	0,002	0,012
Podzim	0,5 %	0,024	0,096

Zima	0,6 %	0,004	0,016
------	-------	-------	-------

4.4.4.3. Vliv filtrátora *Daphnia curvirostris*

Relativní abundance perloočky *Daphnia curvirostris* (bez 30.7.2007, kdy byla *Daphnia* teprve introdukována) signifikantně vysvětlila 0,5 % variability ($P=0,002$ po korekci, první dvě osy vys. 5,4 % celkové var). S perloočkou souhlasí výskyt některých důležitých skupin zejména krásivek jako *Closterium* sp. a spájivky *Spirogyra* sp. a *Mougeotia* sp., skrytěnky *Cryptomonas marsonii*, zelená vláknitá řasa *Planctonema* sp. a *Microspora* sp., rozměrné krásnoočko *Euglena limnophila* a *Pediastrum boryanum*. Celkově je však vysvětlená variabilita nízká, parciální variance byla zdaleka nejnižší ze všech faktorů (Tab. 6).

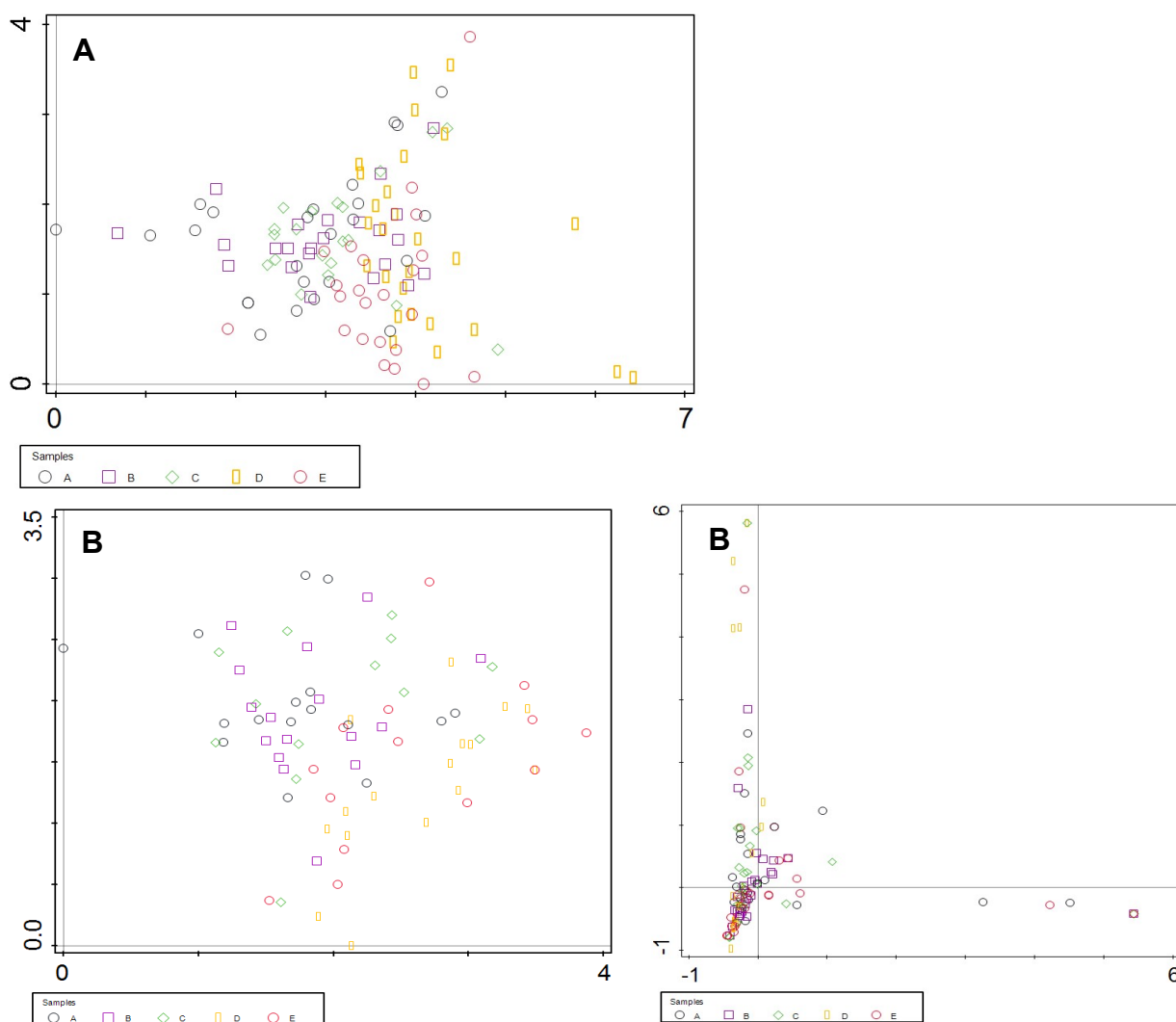
4.4.4.4. Vliv času na druhovou kompozici

Veličina čas, hodnotící změnu druhů dle roku odběru (vliv parametrů protředí statisticky odstraněn), představuje dle analýzy parciální variance druhý nejsilnější faktor (Tab. 6). Asociace druhů s parametrem rok odběru zřejmá z Obr. 22B.

4.5. Prostorová vzdálenost

Rozčlenění bodů v grafech na Obr. 27 do skupin, odpovídajícím prostorové konfiguraci tůní (tedy dle označení A,B,C,D,E) ukazuje nerovnoměrnou distribuci bodů, svědčících o jisté míře konzervativity v rámci těchto jednotek – lze podle nich přiřadit konkrétní druhové skupiny konkrétním čtveřicím. Důležité je, že reálně prostorově blízké tůně leží nedaleko i v mnohorozměrné analýze druhů metodou DCA. Tento jev není zdaleka absolutní, ale patrný je například z Obr. 28 B – celkově lze pozorovat gradient rozložení vzorků mezi tůněmi A až E.

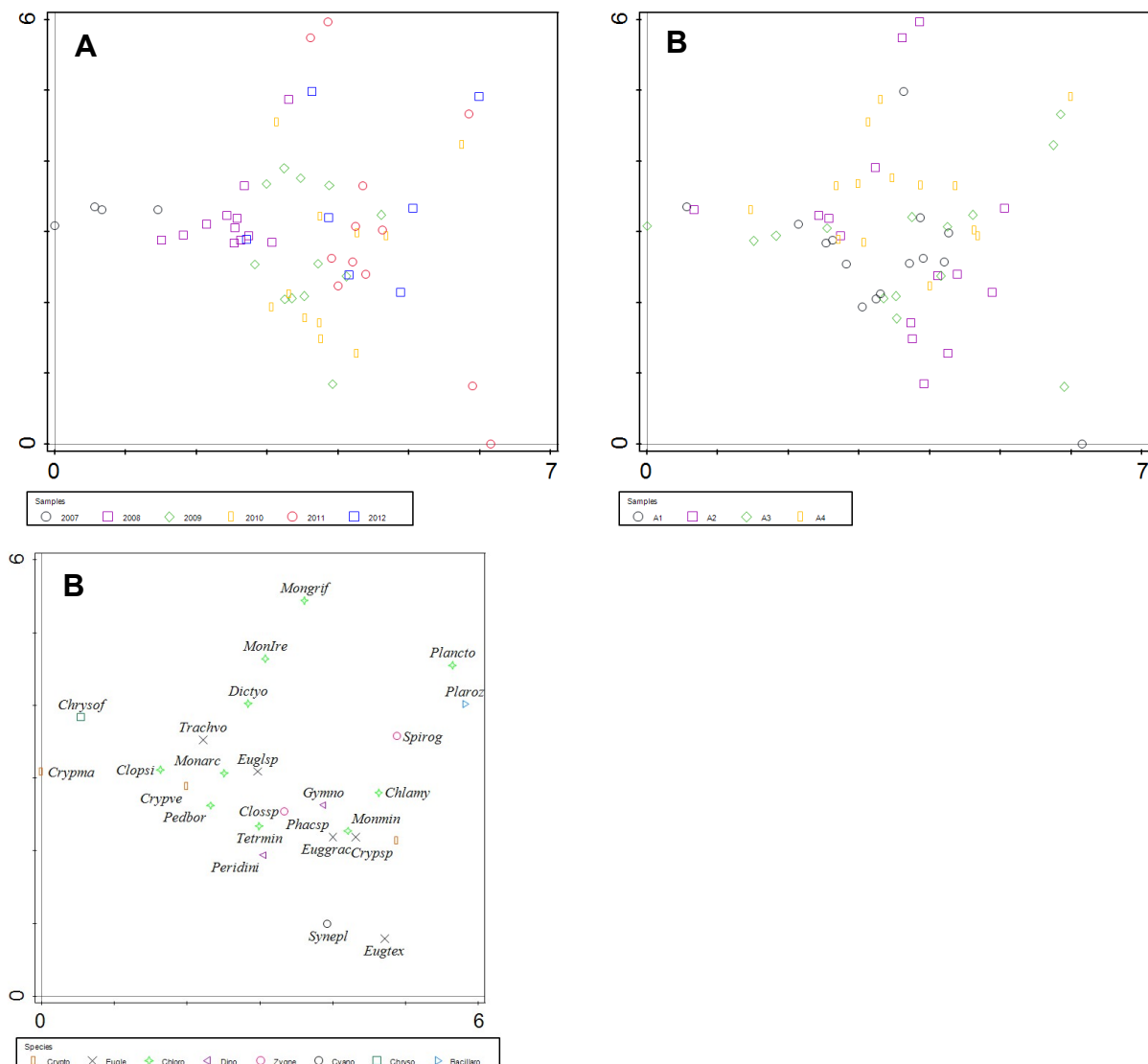
Tento jev ovšem neplatí pro odběry v letech 2011 a 2012. Zde byly vzorky zcela promíchané, prostorová konfigurace tůní nehrála roli (Obr. 27C).



Obr. 27: Zobrazení vzorků metodou DCA rozlišení podle kódu tůně. A – 2008, B – 2009–2010 a C – 2011–2012.

4.6. Druhová konzervativnost jednotlivých tůň

Zajímavý pohled na druhovou dynamiku poskytuje i detailní pohled na konkrétní tůň (Obr. 28). Z diagramu na Obr. 28B je patrná jistá blízkost bodů patřících jedné tůň, nicméně charakteristická společenstva, tvořící odlišitelné skupiny druhů, nekorespondují s žádnou konkrétní tůň. Specifické taxonomické kompozice připadají v každém roce na různé tůně. Lze tedy tvrdit, že zakonzervování druhové skladby v rámci habitatu nehrálo dlouhodobě roli, a že případná relativní blízkost bodů značí spíše efekt prostorové blízkosti habitatů.



Obr. 28: Detailní pohled na skupinu vzorků prostorově blízkých tůní s označením „A“. Metoda DCA, první dvě osy vys. 13,2 % variability. A – vzorky dle roku odběru, B – vzorky dle konkrétní tůně, C – druhy.

5. DISKUSE

Část věnovaná diskusi si klade za cíl přehledně shrnout průběh sukcese fytoplanktonu v sledovaných experimentálních tůních, a s pomocí teorie nabídnout nejpravděpodobnější hypotézy příčin druhové změny. V návaznosti na výzkumné otázky je diskuse nahlížena nejprve z hlediska fyzikálně-chemických parametrů tůní, v druhé části pak pojednává o proměně struktury metaspolečenstev, disperzi a efektu zakladatele. Poslední část pojednává vliv filtrace, zprostředkovaný perloočkou *Daphnia curvirostris*.

5.1. Parametry prostředí

5.1.1. Hypotéza dvou stabilních stavů

Sledované fyzikálně-chemické parametry tůní vypovídají mnohé o procesech, které nejsou přímo předmětem měření a ovlivňovat tak druhové složení fytoplanktonu. Existuje silný důvod předpokládat, že ačkoliv z hlediska hodnot fyzikálně-chemických veličin neprodělaly tůně v průběhu sledovaného období zásadnější změnu, došlo k výrazné změně jejich morfologie a charakteru distribuce zdrojů, doprovázené diferenciací jednotlivých tůní (Obr. 5B).

Výsledky rozkladu variance (pCCA) jednoznačně favorizují parametry prostředí jako nejsilnější vysvětlovací faktor variability druhů (Tab. 7). Predikční schopnosti všech proměnných byly srovnatelné, konduktivitu je v určitých situacích možné chápat jako zprostředkovanou míru koncentrace živin (Van der Gucht et al. 2005, Vanormelingen et al. 2008), totéž platí pro koncentraci chlorofylu-*a*. Konduktivita stoupá po přimíchání sedimentu do vodního sloupce, a v případě mělkých tůní, které nepodléhají stratifikaci, dochází

k míchání neustále. Malá mělká vodní tělesa mohou být velmi úživná, jelikož mají dostatečný přísun organického materiálu ze břehu (Smyly 1968).

Dle teorie alternativních stabilních stavů existují dva typy: nově vytvořená tůň, charakteristická nízkou průhledností a absencí makrofyt, a sukcesně starší, s čistou vodou, submerzní a emerzní vegetací (Schriver et al. 1995). Disturbance, která vytvoří nový habitat (v našem případě těžká technika), způsobí že se ve vodě může rozmnožit rychle rostoucí fytoplankton, který není zastíněn stromy a rostlinstvem. V pozdější fázi vývoje tůň mohou makrofyta efektivně snížit úživnost prostředí díky intenzivnímu příjmu živin (Scheffer 1998), včetně množství dopadajícího světla (Fonseca & Bicudo 2010). Jak tůň postupně zarůstá vegetací, mění se podmínky prostředí, což působí selekčním tlakem směrem k druhům fytoplanktonu adaptovaným na tento typ prostředí.

V podmínkách zvýšeného stresu prosperují specifické typy sinic a řas; existuje několik studií, které hodnotí vliv přítomnosti porostu makrofyty na fytoplankton (Sondegaard & Moss 1998, Bicudo et al. 2007, Vanormelingen et al. 2008, Fonseca & Bicudo 2009). Dle obecného přesvědčení mají submerzní rostliny vyšší vliv na trofii nádrže, důležitost emerzních rostlin byla také prokázána. Listová plocha, pokrývající hladinu dokáže efektivně snížit množství dopadajícího světla a vytvořit lokální prostředí typu „patch“ (Dieter 1990, Horppila & Nurminen 2005).

V průběhu šestileté existence kokořínských tůň došlo k postupnému zárůstu a zástínu jak rostlinami, které nejsou přímo vázány na vodu (B4 zastíněna vrbou, C1 olší). Docházelo k akumulaci organického materiálu rostlinného původu (listy) i živočišného (např. mrtvá srnka). Zejména se však rozšířila emerzní rostlina okřehek (*Lemna* sp.), která mnohdy zcela přerostla hladinu. Veličina pokryvnost okřehek nebyla součástí analýzy; z protokolu odběrů je zřejmé, že v průběhu vegetační sezóny byly tůně zpravidla z 80–90 % pokryty souvislou vrstvou okřehek. Poprvé se objevil v záznamu z odběru 28.8.2009, 30.4.2010 se již rozšířil v pěti tůních a na podzim 20.10.2010 byly okřehek plně všechny tůně s výjimkou jedné. To jistě významně přispělo k výše zmíněným změnám podmínek v tůních.

5.1.2. Vliv podmínek prostředí na taxonomické složení fytoplanktonu

Řada prací, pojednávající o společenstvech sinic a řas malých vodních těles, identifikovala gradient druhů mezi bičíkatými formami (typicky rod *Cryptomonas*) v čiré vodě a zelenými řasami spolu s krásnoočky v prostředí s nízkou průhledností (Schriver et al. 1995, Sondegaard & Moss 1998). Oligotrofní systémy jsou obecně charakteristické bičíkovci a μ -planktoními sinicemi či zelenými řasami, v eutrofních žijí převážně sinice a zástupci řádu Chlorococcales (Reynolds 1984). Bičíkaté řasy jsou často mixotrofní, což znamená, že dokáží prosperovat tam, kde obligátní autotrofové trpí v důsledku nedostatku živin či světla (Reynolds 1984, Fonseca & Bicudo 2010). Druhová skladba prokazatelně reaguje na množství dostupného světla větším zastoupením bičíkatých forem (O'Farrell et al. 2007).

Fonseca a Bicudo (2010) srovnávali v Brazílii fytoplankton dvou mělkých nádrží v podmínkách 1/ vysoké úživnosti za absence makrofyt a v 2/oligo/mesotrofních podmínkách s hojným porostem emerzního hyacintu. Zatímco turbidní úživná tůň hostila zejména koloniální sinice, v tůni s čirou vodou a rostlinami prosperovaly bičíkaté formy řas. Tyto druhy patřily do několika taxonomických skupin, jednalo se zejména o skrytěnky a obrněnky, dále zde byly přítomny druhy *Chlamydomonas* sp. a *Chrysochromulina* cf. *breviturríta*. Bičíkovci tvořili minimálně 60 % biomasy fytoplanktonu v průběhu celého roku. Pro tůň bez makrofyt byly typické koloniální sinice, které tvořily pravidelný vodní květ (Fonseca & Bicudo 2010).

Vanormelingen et al. (2008) studovali systém vysoce propojených tůní z hlediska vlivu konektivity na druhovou skladbu a bohatost fytoplanktonu. Navzdory kontinuálnímu přílivu propagulí z výše položených tůní nebyla určující prostorová konfigurace ani efekt hmoty. Zdaleka největší podíl variability vysvětlily parametry prostředí, rozdělující tůně s čistou vodou a typicky s rodem *Cryptomonas*, a zakalené s krásnoočky spolu s zelenými řasami. Zarostlé tůně nehostily speciální odlišné společenstvo, tyto druhy byly přítomné i v tůních bez makrofyt. Přítomnost emerzních rostlin prokazatelně snížila druhovou bohatost čistých tůní, byla prokázána závislost druhového bohatství na submerzních makrofytech, nezávislá na koncentraci živin (P) (Declerck et al. 2005, Vanormelingen et al. 2008).

Srovnatelné výsledky získali Kylbergerová et al. (2002). Jejich výzkum 28 nádrží (tůní a slepých ramen) záplavové zóny řeky Lužnice prokázal existenci specifického společenstva převážně bičíkovců (dle počtu druhů i biomasy), patřících mezi obrněnky, skrytěnky, zlativky a krásnoočka. Naopak zelené řasy a sinice zde byly zastoupeny jen okrajově. Autoři došli k závěru, že špatné světelné podmínky, způsobené nedostatečným mícháním (dáno morfologií

tůní - byly relativně hluboké a chráněné před větrem) a zástině vegetace, favorizují bičíkovce, jelikož ti jsou schopni optimalizovat svou polohu ve vodním sloupci a efektivněji fotosyntetizovat (Kylbergerová et al. 2002).

Existují dvě hypotézy vysvětlující přítomnost bičíkatých forem fytoplanktonu v souvislosti s rozvojem makrofyt:

- Bičíky umožňují lépe využít heterogenitu prostředí a čerpat z lokalizovaných zdrojů živin, zejména makrofyt (Sommer 1988, Sondegard & Moss 1998).

- Velká část bičíkovců jsou mixotrofové a přijímají rozpuštěný organický uhlík a fosfor uvolňovaný rostlinami. Navíc mohou konzumovat bakteriální buňky (Bird & Kalff 1987, Fonseca & Bicudo 2010).

Sinistro et al. (2006), zkoumali brazilskou mokřadní soustavu řeky Paraná, kterou popsali jako tzv. „mixotrofní jezerní systém“ s vysokou koncentrací DOC a P, kdy přítomnost plovoucí vegetace podmiňovala existenci společenstva bičíkatých mixotrofů na úkor obligátních autotrofů (Sinistro et al. 2006). Tito autoři potvrdili svou hypotézu, „...že pokles v intenzitě pronikajícího světla, způsobený plovoucími makrofyty, může zvýhodňovat přechod z obligátních autotrofních sinic a řas k mixotrofním druhům, protože tyto dokáží podpořit své nutriční nároky fagotrofií“ (Fonseca & Bicudo 2010).

Porovnáním výše zmíněných výsledků sledování taxonů dvou tropických mělkých jezer (Fonseca & Bicudo 2010) s druhovou variabilitou kokořínských experimentálních tůní (Obr. 22), bylo v několika případech dosaženo shody v 1/ existenci gradientu mezi bičíkatými formami z několika rodů a nebičíkatými, převážně zelenými a později vláknitými řasami, reprezentovaný osou kolmou na 1. osu (DCA), 2/ v některých rodech a druzích, obývajících tůně s čirou vodou a u nichž je předpokládána mixotrofie (Reynolds 1984). Kokořínské tůně byly zejména po roce 2010 bohatě osídleny společenstvy obrněnek (rody *Peridinium*, *Gymnodinium*), kryptomonád (např. *Cryptomonas marsonii*), zeleným bičíkovcem *Chlamydomonas* sp. a krásnoočkem *Trachelomonas volvocina*. Druhové složení zastíněných

tropických jezer bylo velmi podobné, rozdíly jsou většinou na úrovni druhů. Bičíkovci *Chromulina* sp., hojně zastoupení v kokořínských tůních, by mohli svou životní strategií odpovídat druhu *Chrysochromulina* cf. *breviturrita*, který tvořil důležitou část biomasy tamního fytoplanktonu (Fonseca & Bicudo 2010).

V jezerech bez makrofyt našli Fonseca & Bicudo (2010) diverzifikovanější společenstvo zelených řas (rody *Crucigenia*, *Monoraphidium*, *Scenedesmus*, *Ankistrodesmus*), krásnooček (rody *Trachelomonas*, *Euglena*) a sinic (rody *Microcystis*, *Aphanocapsa*, *Anabaena*), zejména druhy *Sphaerocavum brasiliense* a *Cylindrospermopsis raciborski*. Je pravda, že sinice byly zastupeny v části kokořínských tůň zejména po roce 2009, tedy v době, kdy již byly bohatě pokryty okřehkem, koloniální sinice (*Aphanocapsa* sp., *Woronichinia* sp.) přesto tvořily výlučná společenstva v několika tůních v letech 2011–2012. Výskyt ostatních taxonomických skupin je však v dobré shodě s experimentálními tůňmi v letech 2009–2010, zejména společenstvo tvořené krásnoočkou a kokálnými zelenými řasami.

5.1.3. Parametry prostředí v kontextu taxonomické proměny tůní

Druhovou proměnu fytoplanktonu kokořínských tůní lze v sledovaném období vysvětlit přirovnáním konečného stavu (přelom 2010/2011–2012) k čirým, mělkým tělesům a stavu dřívějšího (2007–2009/2010) bez okřehku k turbidním, fytoplanktonem dominovaným tělesům. Podporu tomuto závěru dávají výsledky pCCA (Obr. 25), které jednoznačně oddělují bičíkaté druhy od skupiny krásnooček a zelených řas. Tyto bičíkaté formy leží ve směru vektoru průhlednost (Sneller), zatímco zmíněné zelené řasy a krásnoočka vysvětluje růst produkce (chl-a), zejména pak jeho vrchol v létě roku 2009. Nutno podotknout, že krásnoočka tvoří po neparametrické analýze (DCA, Obr. 22) kompaktní skupinu, ležící na gradientu mezi zelenými řasami a heterogenními zástupci bičíkovců. Zde by vysvětlením pro přítomnost bičíkatých, potenciálně mixotrofních forem, mohl být zástin vyvolaný intenzivním růstem kokálních zelených řas. Hodnota průhlednosti v průběhu sledovaného období byla zhruba nejnižší v letech 2009 a 2010, zejména k roku 2012 pak výrazně stoupla (Obr. 7); o přesvědčivém trendu však nelze s jistotou soudit.

Signifikantní negativní korelace koncentrace chlorofylu-*a* a konduktivity (Tab. 5, Obr. 26) by mohla vypovídat o režimu čerpání živin z vodního sloupce. Na počátku a zejména na konci sledovaného období byla konduktivita vyšší, což může vypovídat o zvýšené koncentraci sedimentu ve vodě, nebo nižší míře čerpání autotrofním planktonem. Křivka změny hodnoty konduktivity má přibližně tvar „U“ (ANOVA jednotlivých odběrů byla signifikantní), tedy její dno leží přibližně uprostřed sledovaného období tam, kde dosahovala produkce a druhová bohatost fytoplanktonu maxima.

Možné vysvětlení je následující: Z počátku po naplnění byla míra čerpání živin nízká, a konduktivita mírně vyšší. Fytoplankton se teprve usazoval a voda mohla být obohacena ze zdroje (Liběchovka). Časem v tůni konduktivita klesala vlivem efektivního čerpání živin fytoplanktonem, který dosáhl vrcholu biomasy a druhového bohatství (γ) v létě 2009. Souběžně s procesem sukcese autotrofů probíhala depozice allochtonního organického materiálu a zvyšování úživné kapacity habitatu. S nástupem okřehku v pozdním létě 2010 došlo ke změně světleného režimu a selekci na základě stresových podmínek. Konduktivita počala pozvolna stoupat až k nejvyšším hodnotám sledovaného období roku 2012. Tento trend by vypovídal o nižší přítomnosti obligátních autotrofů v planktonu tůni a tudíž nižší míře fotosyntézy z důvodu limitace světlem, i když potenciálních vlivů může být více (např. spásání perloočkou). V roce 2012 byla navíc koncentrace fotosyntetického pigmentu ve srovnání se zbytkem sledovaného období nižší, obdobně jako v počátečních odběrech (Obr. 10). Pokračující zapadávaní tůni organickým materiálem navíc dále zvýšil úživnost a tudíž i konduktivitu. Možné vysvětlení těchto jevů tedy souvisí nikoliv v ochuzování systému o živiny vlivem plovoucích makrofyt, ale s limitací pronikajícího světla. S využitím tohoto argumentu by se daly kokořínské tůně v konečném stavu přirovnat k „mixotrofním systémům“ s vysokou koncentrací rozpuštěného organického uhlíku a živin (podle Sinistro et al. 2009).

5.1.4. Sezonalita

Při pohledu na graf pCCA (Obr. 26), zobrazující druhy asociované s ročním obdobím, je patrný zřetelný předěl mezi dvěma skupinami, zhruba odpovídajícím hypotetickým společenstvům turbidních a čirých mělkých vodních těles. Fakt, že nejvyšší vysvětlovací

kapacitou disponují letní vzorky, může poukazovat na velmi odlišné síly, které v ostatních ročních obdobích nepracují a činí tak druhovou skladbu podobnější. Tímto hypotetickým faktorem by mohlo být světlo; druhy v grafu pCCA dle ročního období se dělí na vyloženě letní druhy a druhy, které není možné asociovat s žádným obdobím, kromě léta jehož jsou opozicí.

Mezi letními druhy se nacházejí převážně zástupci z období asi zhruba tří let po napuštění, druhy které přišly později příliš s létem nekorelují. Je pravděpodobné, že se jedná o druhy které se do tůní dostaly přímo s vodou z Liběchovky při jejich plnění (30.7.2007). Jako by léto v druhé polovině sledovaného období více připomínalo ostatní sezóny; antagonismus bičíkatých druhů k letním druhům by mohl vypovídat o nivelizaci mezisezóních rozdílů v intenzitě ozáření vlivem zastínění makrofyty. Bičíkovci se v tůních vyskytovaly zhruba celoročně, nedocházelo však k letnímu nárůstu obligátně autotrofní složky fytoplanktonu. Naopak stabilně vyšší hladiny koncentrace Chl-*a* v zimě, mohou svědčit o dočasném uvolnění tlaku ze strany okřehku a krátké populační explozi autotrofní složky (Fonseca & Bicudo 2010).

5.2. Struktura metaspolečenstev kokořínských tůní

Z hlediska průběhu změny druhového bohatství ve sledovaném období lze zhruba vydělit tři fáze: kolonizační (2007–2008), kompetiční (2009–2010) a selekční (2011–2012).

Kolonizace — tuto etapu vystihuje nízká hladina β diverzity, vypovídající o homogenní skladbě tůní, přičemž α diverzita byla vysoká. Dle teorie (Loreau 2000) je takový stav charakteristický převahou disperzních sil, které neustále převrstvují efekt kompetice na snižování diverzity. Již z předchozího výzkumu (Hrušková 2010) vyplývá, že fytoplankton úspěšně kolonizoval nově vytvořené tůně prakticky okamžitě po napuštění tůní v červenci 2007 (pravděpodobně jako součást inokula z řeky Liběchovky). Jednalo se převážně o kokální zelené řasy, zejména druh *Didimocystis fina*, rod *Scenedesmus* a *Monoraphidium*. Tyto druhy však záhy vymizely a v odběrech z roku 2009 se již téměř nevyskytlovaly, což znamená, že efekt zakladatele v tůních dlouhodobě nehrál roli. Následuje rok 2008, který je z hlediska druhového složení stále velmi homogenní, jak vyplývá z mnohorozměrných analýz (DCA),

tak z křivky β diverzity (Obr. 19, 22). Hodnota α diverzity klesá, zatímco β diverzita mírně stoupá, což je možný znak počátku vlivu kompetice (Loreau 2000), nicméně obecně převládá homogenizace disperzí.

Kokální zelené řasy hrály důležitou roli v kolonizačním experimentu Rosenzweiga a Buikema (1993), který simuloval sukcesi nově vytvořených habitatů po dobu jednoho roku. Tyto druhy byly znamenitými kolonizátory, jelikož se jako jediné (spolu s rody *Peridinium* a *Dinobryon*) vyskytovaly ve všech tůních po dobu trvání celého experimentu, navzdory jinak velmi variabilní druhové skladbě (Rosenzweig & Buikema 1993).

Kompetice — se stárnutím systému došlo k prudkému nárůstu β diverzity a k pokračujícímu poklesu α diverzity; co je však zajímavé, je markantní růst a maximum ukazatele γ diverzity (Obr. 11–13). Období vysoké celkové druhové bohatosti systému vypovídá o působení několika faktorů najednou, což lze shrnout takto: 1/ na jedné straně v tomto období přichází do systému mnoho nových druhů, které se však vyskytují jen minoritně a později mizí, 2/ mizí druhy charakterizující období kolonizace jako koloniální bičíkovci rodu *Coelastrum* a různé druhy rodu *Scenedesmus*, 3/ proměna minoritních druhů z fáze kolonizace v dominantní zástupce společenstev (krásnoočka a zelené řasy).

V tomto období byla biomasa fytoplanktonu (koncentrace chl-*a*) nejvyšší (Obr. 10), což může být dáno optimálním využíváním zdrojů vlivem stáří habitatu, vyšším obsahem akumulovaného allochtonního materiálu a dostatečným množstvím slunečního záření (hladina dosud nezastíněna makrofyty). Tůně měly charakter turbidního (viz Obr. 7), fytoplanktonem dominovaného vodního tělesa s bohatě diferencovanou strukturou druhové skladby (zelené řasy, zejména druh *Monoraphidium irregularis*, *Dictyosphaerium* sp., krásnoočka).

Selekce — Tato fáze byla navržena v souvislosti s dramatickou proměnou druhové skladby mezi roky 2010 a 2011 a teoretických poznatků o vlivu a údajích o přítomnosti plovoucích makrofyt v tůních (Fonseca & Bicudo 2010, Sinistro et al. 2006). Je typická zejména proměnou směrem k společenstvům bičíkatých, ale i vláknitých druhů, které byly po většinu předešlého období v minoritě. Zelené řasy, charakterizující tůně až do roku 2010, ze vzorků zcela vymizely. Výjimku tvoří vláknité zelené řasy *Microspora* sp. a *Planctonema* sp. a bičíkovec rodu *Chlamydomonas*. Hlavními zástupci společenstva období selekce jsou obrněnky (zejména *Gymnodinium* sp.), skrytěnky (rod *Cryptomonas*), zlativky (*Chromulina*

sp.) a krásnoočko *Trachelomonas volvocina*. Zvyšuje se zastoupení sinic, konkrétně vláknitého druhu *Limnothrix* sp. dále koloniálních sinic *Woronichinia* sp., *Aphanocapsa* sp. Dominantu však tvoří bičíkaté formy a v některých tůních vláknité. Jediným rodem, který v tomto období zaznamenal růst, byly spájivky, jmenovitě druh *Spirogyra* sp. a *Mougeotia* sp.

Proti hypotéze o zarůstání tůní makrofyty stojí silný protiargument: pokud na fytoplankton působil jednotný selekční tlak (limitace světlem), jak je možné, že β diverzita dále rostla a nedošlo k jejímu poklesu? Z grafu (DCA) Obr. 23E,F pro období 2011 a 2012 je však značná homogenizace patrná – většina tůní (a druhů – bičíkovců) leží hustě agregovaná v jednom místě; veškerou vnitřní heterogenitu systému způsobily zejména tůně s vláknitými řasami (a sinicí *Aphanocapsa* sp., jejíž výskyt však zjevně podléhal jiným zákonitostem, které se nepodařilo objasnit).

Výskyt vláknitých řas může být reakcí na vysokou míru predace perloočkami (např. řasa *Mougeotia thylespora* v Sommer 1988). Studie naznačují častou koexistenci vláknitých druhů řas se submerzními makrofyty, a jejich společný negativní vliv na biomasu fytoplanktonu (Irfanullah & Moss 2005, druh *Spirogyra* v Teissier et al. 2011). Např. Wilbur (1997) přičítá úbytek fytoplanktonu v sukcesně starších tůních vláknitým řasám, které zadržují živiny. Negativní vliv vláknitých zelených řas na fytoplankton prokázala také práce Peretyatko et al. (2007) a souvislost s čirou vodou v mělkých jezerech Irfanullah & Moss (2005). Byly testovány i hypotézy allelopatické inhibice fytoplanktonu vláknitými řasami (Trochine et al. 2011). Ke konci sledovaného období tvořily vláknité druhy v kokořínských tůních značnou biomasu, zejména šroubatka *Spirogyra* sp.; je zřejmé, že díky relativně rychlému růstu a schopnosti vyplnit celý vodní sloupec tůně úspěšně konkurovala, nebo alespoň koexistovala s emerzním okřehkem.

5.3. Vliv filtrátora *Daphnia curvirostris*

Perloočky jsou z povahy filtrace neselektivní predátoři. Vláknité řasy však pro ně vzhledem ke své velikosti představují nepoživatelnou potravu, na rozdíl od drobných bičíkovců, které bez problémů zkonzumují (Lampert & Sommer 1997). Vlákna proto v podmínkách 1/ limitace světlem a 2/ predace perloočkou mohou prosperovat, jelikož prostředí

má nízkou nosnou kapacitu (limitace světlem), navíc je pod vlivem neselektivní predace vůči nevláknitým formám. Kombinace těchto faktorů může favorizovat několik málo druhů a způsobit tak růst β diverzity a efekt zakladatele (podle Gerla et al. 2009).

Detailní posouzení vlivu filtrace na druhové složení kokořínských tůní nebylo možné, zejména kvůli nízké hodnotě vysvětlené variance metodou pCCA (Tab. 6). Početné populace perloočky (>100 ind./l) však prokazatelně snížily druhovou bohatost fytoplanktonu jednotlivých tůní (Obr. 18). Nízká míra predace v ekosystému nemusí změnit kompozici společenstva, může však působit na rovnováhu mezi soupeřícími zástupci fytoplanktonu (například posunem v poměru živin Si:P, Sommer 1988) uvolňováním zdrojů a tím pádem zmírněním případného efektu zakladatele (Gerla et al. 2009). Vysoká β diverzita v roce 2009 mohla být z části podpořena predací, která umožnila koexistenci více druhů a diferenciaci společenstev napříč tůněmi v závislosti na početnosti perlooček.

6. ZÁVĚR

Na základě výsledků a diskutovaných hypotéz navrhuji následující závěr:

Experimentální tůně prošly v rozsahu sledovaného období nejméně dvěma zcela odlišnými fázemi. První fáze, trvající od naplnění do pozdního roku 2010, která byla charakteristická autogenní sukcesí fytoplanktonu s dominantním vlivem disperze, kolonizace a kompetice v uvedeném pořadí odpovídajícím chronologické souslednosti. Druhá fáze, jejíž počátek leží v roce 2010 až 2011, je charakteristická silnou expanzí emerzní vegetace a inhibičním účinkem na obligátně autotrofní složku fytoplanktonu. Došlo k posunu k bičíkatým druhům, z nichž některé mohou být fakultativně mixotrofní a teoreticky lépe adaptované na prostředí limitované světlem. Tyto dvě fáze, kterými tůně prošly, lze ztotožnit s dvěma alternativními stabilními stavy: 1/ Turbidní mělká nádrž bez makrofyt a dominovaná fytoplanktonem, a 2/ Čirá nádrž s hojným porostem makrofyt a redukovaným fytoplanktonem s fakultativní mixotrofní strategií výživy.

Tedy v odpověď na stanovené výzumné otázky:

- Tůně se z hlediska druhové skladby fytoplanktonu výrazně změnily, a to v zejména reakci na změnu parametrů prostředí tůní související s rozvojem makrofyt. Obecným trendem byl pokles druhové bohatosti doprovázený diferenciací tůní.
- Na počátku sledovaného období dominovaly tůním kokální a koloniální zelené řasy (druh *Didimocystis fina*, rody *Coelastrum*, *Monoraphidium*, *Pediastrum* a *Scenedesmus*), po dvou letech trvání stále zelené řasy (rody *Dictyosphaerium*, *Monoraphidium* a druh *Ankistrodesmus bibraianus*) a krásnoočka (rody *Euglena*, *Lepocinclis*, *Trachelomonas* a *Phacus*), a na konci dvě oddělená společenstva, tvořená na jedné straně bičíkovci (rody *Cryptomonas*, *Chlamydomonas*, *Chromulina*, *Trachelomonas*, *Gymnodinium*) a na druhé vláknitými zelenými řasami a spájkivkami (rody *Microspora*, *Planctonema*, *Mougeotia*, *Spirogyra*).
- Struktura metaspolečenstev prodělala v rozmezí let 2007 až 2012 radikální přestavbu; charakteristické jsou tři fáze, kdy 1/ nejprve byla α diversita vysoká, β nízká a γ střední, svědčící o silné kolonizační homogenizaci z regionálního druhového rezervoáru, 2/ uprostřed

sledovaného období byla α a β diverzita na střední úrovni a γ diverzita maximální, což vypovídá o vivu kompetice a blízké saturace druhové skladby, a 3/ konec sledovaného období je charakteristický hlubokým propadem druhového bohatství (α a γ) a vznikem nejméně dvou vyhraněných společenstev, který se promítl ve vysoké β diverzitě.

- Variabilita druhů fytoplanktonu byla vysvětlena pomocí čtyř faktorů (pCCA, Tab. 6) v následujícím pořadí:

Fyzikálně-chemické parametry prostředí: 0,35 (3,3% z celkové variability)

Čas (rok odběru): 0,26 (2,4% z celk. var.)

Roční období: 0,12 (1,1% z celk. var.)

Filtrátor *Daphnia*: 0,05 (0,5% z celk. var.)

Sledované faktory vysvětlily dohromady: 1,14 (10,7% z celk. var. souboru)

- Přímý vliv perloočky *Daphnia curvirostris* na druhovou skladbu fytoplanktonu tůní nebyl potvrzen, prokázán byl signifikantní negativní vztah vysokých abundancí filtrátora (>100 ind./l) a počtu druhů v tůni. Její vliv tedy může spočívat v synergickém působení na strukturu metaspolečenstev (pokles α , růst β), spolu s jinými, silnějšími faktory.

7. LITERÁRNÍ ZDROJE

- Adrian, R., Deneke, R., Mischke, U., Stellmacher, R., Lederer, P. (1995). A long-term study of the Heiligensee (1975–1992): evidence for effects of climate change on the dynamics of eutrophied lake ecosystems. *Archiv für Hydrobiologie* 133: 315–37.
- Adrian, R., Wilhelm, S., Gerten, D. (2006). Life-history traits of lake plankton species may govern their phenological response to climate warming. *Global Change Biology* 12: 652–61.
- Andreasen, J. K. (2001). Considerations for the development of terrestrial index of ecological integrity. *Ecological Indicators* 1: 21–35.
- Azam, F., Fenchel, T., Field, J.G., Gray, J.S., Meyer-Reil, L.A., Thingstad, F. (1983). The ecological role of water column microbes in the sea. *Marine Ecology - Progress Series* 10: 257–63.
- Bicudo, D. C., Fonseca, B. M., Bini, L. M., Crossetti, L. O., Bicudo, C. E. M., Araújo-Jesus, T. (2007). Undesirable side-effects of water hyacinth control in a shallow tropical reservoir. *Freshwater Biology* 52: 1120–1133.
- Bird, D.F. & Kalff, J. (1987): Algal phagotrophy: regulating factors and importance relative to photosynthesis in *Dinobryon* (Chrysophyceae). *Limnology and Oceanography* 32: 277–284.
- Breteler, W. C. M. K., Schogt, N., Baas, M., Schouten, S., Kraay, G. W. (1999). Trophic upgrading of food quality by protozoans enhancing copepod growth: role of essential lipids. *Marine Biology* 135: 191–98.
- Caswell, H., Cohen, J. E. (1993). Local and regional regulation of species-area relationships: a patch occupancy model. In *Species diversity in ecological communities: Historical and geographical perspectives*. University of Chicago Press, Chicago, pp. 99–107.
- Ciugulea, I., Triemer, R.E. (2010). A color atlas of photosynthetic euglenoids. Michigan state University Press, 204 pp.

- Clements, F.E. (1916). Plant succession. Carnegie institute Washington publications. 242, 512 pp. *
- Connell, J. H., & Slatyer, R. O. (1977). Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organization. *The American Naturalist* 111: 1119–1144.
- Cooper, W. S. (1913). The climax forest of Isle Royale, Lake Superior, and its development. *Botanical Gazette* 55: 1–44, 115–140, 189–235.
- Cowles, H. C. (1899). The ecological relations of the vegetation on the sand dunes of Lake Michigan. *Botanical Gazette* 27: 97–117, 167–902, 281–308, 361–391. *
- Declerck, S., Vandekerkhove, J., Johansson, L., Muylaert, K., Conde-Porcuna, J. M., Van der Gucht, K., Pérez-Martínez, C., Lauridsen, T., Schwenk, K., Zwart, G., Rommens, W., López-Ramos, J., Jeppesen, E., Vyverman, W., Brendonck L., De Meester, L. (2005). Multi-group biodiversity in shallow lakes along gradients of phosphorus and water plant cover. *Ecology* 86: 1905–1915.
- Deneke, R., Nixdorf, N. (1999). On the occurrence of clear-water phases in relation to shallowness and trophic state: a comparative study. *Hydrobiologia* 408/409: 251–62.
- Dieter, C. D. (1990). The importance of emergent vegetation in reducing sediment resuspension in wetlands. *Journal of Freshwater Ecology* 5: 467–473.
- Dokulil, M. T., Donabaum, K., Teubner, K. (2007). Modifications in phytoplankton size structure by environmental constraints induced by regime shifts in an urban lake. *Hydrobiologia* 578: 59–63.
- Drake, J. A. (1991). Community-assembly mechanics and the structure of an experimental species ensemble. *The American Naturalist* 137: 1–26.
- Escaravage, V., Prins, T. C. (2002). Silicate availability, vertical mixing and grazing control of phytoplankton blooms in mesocosms. *Hydrobiologia* 484: 33–48.
- Figuerola, J., Green, A. J. (2002). Dispersal of aquatic organisms by waterbirds: a review of past research and priorities for future studies. *Freshwater Biology* 47: 483–494.
- Finlay, B. J. (2002). Global dispersal of free-living microbial eukaryote species. *Science* 296: 1061–1063.

- Fonseca, B. M., Bicudo, C. E. D. M. (2010). How important can the presence/absence of macrophytes be in determining phytoplankton strategies in two tropical shallow reservoirs with different trophic status? *Journal of Plankton Research* 32: 31–46.
- Fukami, T., Nakajima, M. (2011). Community assembly: alternative stable states or alternative transient states? *Ecology Letters* 14: 973–84.
- Gaedke, U., Hochstädter, S., Straile, D. (2002). Interplay between energy limitation and nutritional deficiency: empirical data and food web models. *Ecological Monographs* 72: 251–270.
- Gerla, D. J., Vos, M., Kooi, B. W., Mooij, W. M. (2009). Effects of resources and predation on the predictability of community composition. *Oikos*, 118: 1044–1052.
- Hejduková, B. (2013). Mechanismy šíření sladkovodních sinic a řas. [Dispersal mechanisms in freshwater algae and cyanobacteria]. Bakalářská práce. Univerzita Karlova v Praze, Přírodovědecká fakulta, katedra ekologie, 41 pp.
- Hill., M.O. & Gauch, H.G. (1980). Detrended correspondence analysis, an improved ordination technique. *Vegetatio* 42: 47-58.
- Hindák, F. (2008). Colour atlas of cyanophytes. Veda publishing, Bratislava, 253 pp.
- Hindák, F. (ed.) (1978). Sladkovodné riasy. – SPN Bratislava, 724 pp.
- Hindák, F., Wolowski, K. (2005). Atlas of euglenophytes. Veda publishing, Bratislava, 136 pp.
- Horppila J., Nurminen L. (2005). Effects of different macrophyte growth forms on sediment and P resuspension in a shallow lake. *Hydrobiologia* 545: 167– 175.
- Hrušková, L. (2010). Fytoplankton experimentálních tůní: kolonizace a sezónní vývoj. [Phytoplankton in experimental ponds: colonization and seasonal succession]. Diplomová práce. Univerzita Karlova v Praze, Přírodovědecká fakulta, katedra ekologie, 70 pp.
- Huber-Pestalozzi, G. (1983). Das Phytoplankton des Süßwassers. Stuttgart, Schweizerbart'sch Verlagsbuchhandlung, 1044 pp.

- Irfanullah, H. M., Moss, B. (2005). A filamentous green algae- dominated temperate shallow lake: variations on the theme of clearwater stable states? *Archiv für Hydrobiologie* 163: 25–47.
- Islam, M. N., Kitazawa, D., Kokuryo, N., Tabeta, S., Honma, T., Komatsu, N. (2012). Numerical modeling on transition of dominant algae in Lake Kitaura, Japan. *Ecological Modelling* 242: 146–163.
- Jenkins, D. G., Buikema, A. L. (1998). Do similar communities develop in similar sites? A test with zooplankton structure and function. *Ecological Monographs* 68: 421–443.
- Juračka, P. (2007). Regional and local processes influencing establishment of zooplankton communities in pools (review). [Regionální a lokální procesy ovlivňující strukturu malých vodních ploch (rešerše)]. Bakalářská práce. Univerzita Karlova v Praze, Přírodovědecká fakulta, katedra ekologie, 35 pp.
- Khemakhem, H., Elloumi, J., Moussa, M., Aleya, L., Ayadi, H. (2010). The concept of ecological succession applied to phytoplankton over four consecutive years in five ponds featuring a salinity gradient. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 88: 33–44.
- Kilroy, C., Unwin, M. (2011). The arrival and spread of the bloom-forming, freshwater diatom, *Didymosphenia geminata*, in New Zealand. *Aquatic Invasions* 6: 249–262.
- Klug, J. L., Fischer, J. M. (2000). Factors influencing the growth of *Mougeotia* in experimentally acidified mesocosms. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Science* 57: 538–547.
- Komárek, J., Anagnostidis, K. (1998): Cyanoprokaryota 1. Teil: Chroococcales. In: Ettl, H., Gärtner, G., Heynig, H., Mollenhauer, D. (eds): Süßwasserflora von Mitteleuropa 19/1, Gustav Fischer, Jena-Stuttgart-Lübeck-Ulm, 548 pp.
- Komárek, J., Anagnostidis, K. (2005): Cyanoprokaryota 2. Teil/ 2nd Part: Oscillatoriales. In: Büdel, B., Krienitz, L., Gärtner, G., Schagerl, M. (eds): Süßwasserflora von Mitteleuropa 19/2, Elsevier/Spektrum, Heidelberg, 759 pp.
- Komárková, J. (2006). Metodika odběru a zpracování vzorků fytoplanktonu stojatých vod, Výzkumný ústav vodohospodářství T.G.M.

- Kopalová, K., Veselá, J., Elster, J., Nedbalová, L., Komárek, J., Van De Vijver, B. (2012). Benthic diatoms (Bacillariophyta) from seepages and streams on James Ross Island (NW Weddell Sea, Antarctica). *Plant Ecology and Evolution* 145: 190–208.
- Kylbergerová, M., Pithart, D., Rulík, M. (2002). Algological survey small of floodplain backwaters. *Archiv für Hydrobiologie* 142: 169–187.
- Lampert W., Sommer U. (1997). *Limnoecology: The ecology of lakes and ponds*, OUP Oxford.
- Lande, R. (1996). Statistics and partitioning among multiple communities. *Oikos* 76: 5–13.
- Loreau, M. (2000). Are communities saturated? On the relationship between alpha, beta and gamma diversity. *Ecology Letters* 3: 73–76.
- Loreau, M., Naeem, S., Inchausti, P., Bergsson, J., Grime, J. P., Hector, A., Hooper, D. U., Huson, M. A., Raffaelli, D., Schmid, B., Tilman, D., Wardle, D. A. (2001). Biodiversity and ecosystem functioning: current knowledge and future challenges. *Science* 294: 804–808.
- Louette, G., De Meester, L. (2004). Rapid colonization of a newly created habitat by cladocerans and the initial build-up of a Daphnia dominated community. *Hydrobiologia* 513: 245–249.
- Louette, G., De Meester, L. (2005). High dispersal capacity of cladoceran zooplankton in newly founded communities. *Ecology* 86: 353–359.
- Louette, G., De Meester, L., Declerck, S. (2008). Assembly of zooplankton communities in newly created ponds. *Freshwater Biology* 53: 2309–2320.
- MacArthur, R. H., Wilson, E. O. (1967). *The theory of island biogeography*. Princeton, Princeton University Press.*
- Millenium Ecosystem Assesment (MA) (2005). *Living beyond our means: Statement from the Board*, 28 pp.
- Milliger, L. E., Schlicht, H. E. (1968). Passive dispersal of viable algae and protozoa by an aquatic beetle. *Transactions of the American Microscopical Society* 87: 443–448.
- Morin, P. J. (1984). Odonate guild composition : experiments with colonization history and fish predation. *Ecology* 65(6): 1866–1873.

- Morton, R. D., Law M. (1997). Regional species pools and the assembly of local ecological communities. *Journal of Theoretical Biology* 187: 321–331.
- Nabout, J. C., Nogueira, I. S., Oliveira, L. G., Morais, R. R. (2006). Phytoplankton diversity (alpha, beta, and gamma) from the Araguaia River tropical floodplain lakes (central Brazil). *Hydrobiologia* 575: 455–461.
- Namsaraev, Z., Mano, M. J., Fernandez, R., Wilmotte, A. (2010). Biogeography of terrestrial cyanobacteria from Antarctic ice-free areas. *Annals of Glaciology* 51: 171–177.
- O'Farrell, I., Pinto, P. T., Izaguirre, I. (2007). Phytoplankton morphological response to the underwater light conditions in a vegetated wetland. *Hydrobiologia* 578: 65–77.
- Odum, E. P. (1969). The strategy of ecosystem development. *Science* 164: 262–270.
- Peretyatko, A., Symoens, J. J., Triest, L. (2007). Impact of macrophytes on phytoplankton in eutrophic peri-urban ponds, implications for pond management and restoration. *Belgian Journal of Botany* 140: 83–99.
- Revill, D. L., Stewart, K. W., Schlichting, H. E. (1967). Passive dispersal of viable algae and protozoa by certain craneflies and midges. *Ecology* 48: 1023–1027.
- Reynolds, C. S. (1980). Phytoplankton assemblages and their periodicity in stratifying lake systems. *Holarctic Ecology* 3: 141–159.
- Reynolds, C. S. (1984): The ecology of freshwater phytoplankton. Cambridge University Press, 300 p.
- Reynolds, C. S., Huszar, V. L. M., Kruk, C., Naselli-Flores, L., Melo, S. (2002). Towards a functional classification of the freshwater phytoplankton. *Journal of Plankton Research* 24: 417–428.
- Reza, M. I. H., Abdullah, S. A. (2011). Regional index of ecological integrity: a need for sustainable management of natural resources. *Ecological Indicators* 11: 220–229.
- Rohrlack, T., Dittman, E., Henning, M., Börner, T., Kohl, J. G. (1999). Role of microcystins in poisoning and food ingestion inhibition of *Daphnia galeata* caused by the cyanobacterium *Microcystis aeruginosa*. *Applied and Environmental Microbiology* 65: 737–39.

- Roos, M. De., Schröder, A., Persson, L. (2005). Direct experimental evidence for alternative stable states : a review. *Oikos* 110: 3–19.
- Rosypal, S. (2003). Nový přehled biologie, Praha: Scientia, pp. 797, 157 & 227.
- Rozenzweig, M. S., Buikema A.L. (1993). Plankton colonisation and seasonal succession in new experimental ponds. *Environmental Toxicology and Chemistry* 13: 599–605.
- Scheffer, M., Hosper, S. H., Meijer, M.-L. Moss, B., Jeppesen E. (1993). Alternative equilibria in shallow lakes. *Trends in Ecology & Evolution* 8: 275–279.
- Schriver, P., Bøgestrand, J., Jeppesen, E., Søndergaard, M. (1995). Impact of submerged macrophytes on fish-zooplankton–phytoplankton interactions – large-scale enclosure experiments in a shallow eutrophic lake. *Freshwater Biology* 33: 255–270.
- Sinistro, R., Izaguirre, I., Asikian, V. (2006). Experimental study on the microbial plankton community in a South American wetland (Lower Paraná River Basin) and the effect of the light deficiency due to the floating macrophytes. *Journal of Plankton Research* 28: 753–768.
- Smyly, W. J. P. (1968). Number of eggs and body-size in the freshwater copepod *Diaptomus gracilis* Sars in the English Lake District. *Oikos* 19: 323–338.
- Sommer, U. (1988). Phytoplankton succession in microcosm experiments under simultaneous grazing pressure and resource limitation. *Limnology and Oceanography* 33: 1037–1054.
- Sommer, U., Adrian, R., De Senerpont Domis, L., James, J. E., Gaedke, U., Ibelings, B., Jeppesen, E., Lürling, M., Molinero, J. C., Mooij, W. M., Van Donk, E., Winder, M. (2012). Beyond the Plankton Ecology Group (PEG) model: mechanisms driving plankton succession. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 43: 429–448.
- Sommer, U., Lengfellner, K. (2008). Climate change and the timing, magnitude, and composition of the phytoplankton spring bloom. *Global Change Biology* 14: 1199–1208.
- Sommer, U., Lewandowska, A. (2011). Climate change and the phytoplankton spring bloom: warming and overwintering zooplankton have similar effects on phytoplankton. *Global Change Biology* 17: 154–162.

- Søndegaard, M., Moss, B. (1998). Impact of submerged macrophytes on phytoplankton in shallow freshwater lakes. In Jeppensen, E., Søndegaard, M. and Christoffersen, K. (eds), The structuring role of submerged macrophytes in lakes. *Ecological Studies* 131: 115–132.
- Tansley, A. G. (1935). The use and abuse of vegetational concepts and terms. *Ecology* 16: 284–307.
- Teissier, S., Peretyatko, A., Backer, S., Triest, L. (2011). Strength of phytoplankton–nutrient relationship: evidence from 13 biomanipulated ponds. *Hydrobiologia* 689: 147–159.
- Ter Braak, C. J. F., Šmilauer, P. (1998). CANOCO Reference Manual and User's Guide to Canoco for Windows, Software for Canonical Community Ordination (version 4). Centre for Biometry, Wageningen, Microcomputer Power (Ithaca, NY, USA).
- Ter Braak, C. J. F., Šmilauer, P. (2002): CANOCO Reference manual and CanoDraw for Windows User's guide: Software for Canonical Community Ordination (version 4.5). Microcomputer Power, Ithaca, USA, 500 pp.
- Thingstad, T. F., Lignell, R. (1997). Theoretical models for the control of bacterial growth rate, abundance, diversity and carbon demand. *Aquatic Microbial Ecology* 13: 19–27.
- Trochine, C., Guerrieri, M., Liboriussen, L., Meerhoff, M., Lauridsen, T. L., Søndergaard, M., Jeppesen, E. (2011). Filamentous green algae inhibit phytoplankton with enhanced effects when lakes get warmer. *Freshwater Biology* 56: 541–553.
- Van der Gucht, K., Cottenie, K., Muylaert, K., Vloemans, N., Cousin, S., Declerck, S., Jeppesen, E., Conde-Porcuna, J-M., Schwenk, K., Zwart, G., Degans, H., Vyverman, W., De Mestere, L. (2007). The power of species sorting: local factors drive bacterial community composition over a wide range of spatial scales. *Proceedings of the North-Atlantic Academy of Sciences of the U.S.A.* 104: 20404–20409.
- Van Donk, E., Ringelberg, J. 1983. The effect of fungal parasitism on the succession of diatoms in Lake Maarsseveen I (The Netherlands). *Freshwater Biology* 13: 241–251.
- Van Gremberghe, I., Vanormelingen, P., Van der Gucht, K., Souffreau, C., Vyverman, W., De Meester, L. (2009). Priority effects in experimental populations of the cyanobacterium *Microcystis*. *Environmental Microbiology* 11: 2564–73.

- Vandekerhove, J., Louette, G., Brendonck, L., De Mestier, L. (2005). Development of cladoceran egg banks in new and isolated pools. *Archiv für Hydrobiologie* 162: 339–347.
- Vanormelingen, P., Cottenie, K., Michels, E., Muylaert, K., Vyverman, W., De Meester, L. (2008). The relative importance of dispersal and local processes in structuring phytoplankton communities in a set of highly interconnected ponds. *Freshwater Biology* 53: 2170–2183.
- Vondrák, D. (2010). Vývoj společenstva zooplanktonu v nově vytvořených tůních. Zooplankton community development in newly created pools. Diplomová práce. Univerzita Karlova v Praze, Přírodovědecká fakulta, katedra ekologie, 70 pp.
- Whittaker, R.H. (1972). Evolution and measurement of species diversity. *Taxon* 21: 213–251.
- Whittaker, R.H. (1977). Evolution of species diversity in land communities. *Evolutionary biology* 10: 250–268.
- Wilbur, H. M. (1997). Experimental ecology of food webs: Complex systems in temporary ponds. *Ecology* 78: 2279–2302.

(* Převzaté citace)

Internetové zdroje:

Algaebase.org

Kokorinsko.ochranaprirody.cz

Projekt EU BIOPOOL <http://bio.kuleuven.be/de/dea/biopool/index.html>

Ramsar.org

sinicearasy.cz

Znění Ramsarské úmluvy (ČSFR 1990) (zdroj: mžp.cz)

8. APPENDIX

8.1. Obrazová příloha (foto autor, 100x přiblížení kromě Obr. IX - 20x a Obr. XI - 40x)

Obrázek I: Výňatek struktury zdrojových dat

Obrázek II: *Synechococcus* sp. - (NÄGELI) a *Cryptomonas* cf. *splendida* - (EHRENBERG)

Obrázek III: *Anabaena* sp. - (BORRY DE SAINT-VINCENT EX BORNET & FLAHAUL)

Obrázek IV: Obrázek VIII: *Peridinium* sp. - (EHRENBERG)

Obrázek V: *Euglena texta* - (HÜBNER)

Obrázek VI: *Lepocinclis* sp. - (Perty)

Obrázek VII: *Trachelomonas hispida* - (F. STEIN)

Obrázek IX: *Closterium* sp. - (NITZSCH EX RALPHS)

Obrázek X: Společenstvo zelených řas: uprostřed *Ankistrodesmus bibraianus* (REINSCH), okolo *Monoraphidium Irregularis* (G.M. SMITH) a *Dictyosphaerium* sp. (NÄGELI)

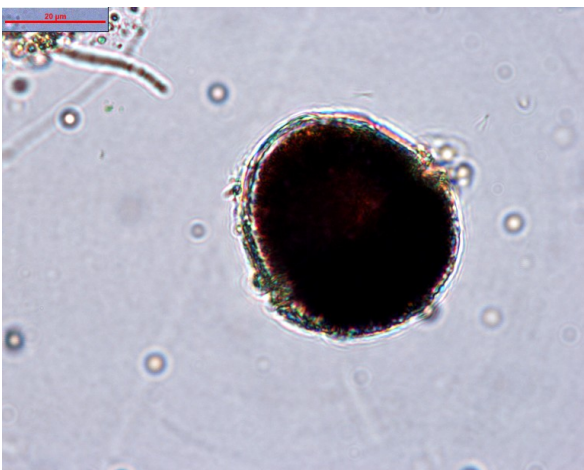
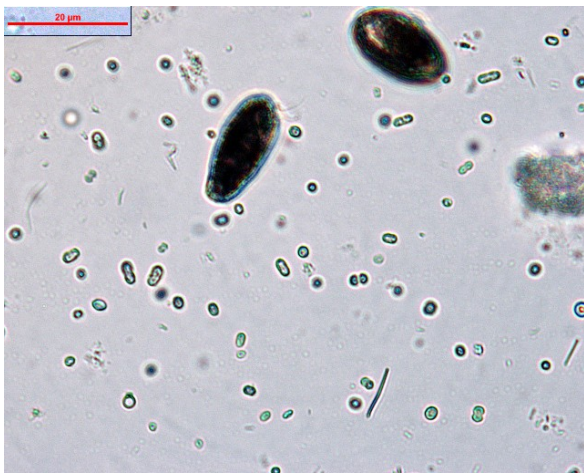
Obrázek XI: *Monoraphidium arcum* - (HINDÁK)

Obrázek XII: *Koliella longiseta* - (HINDÁK)

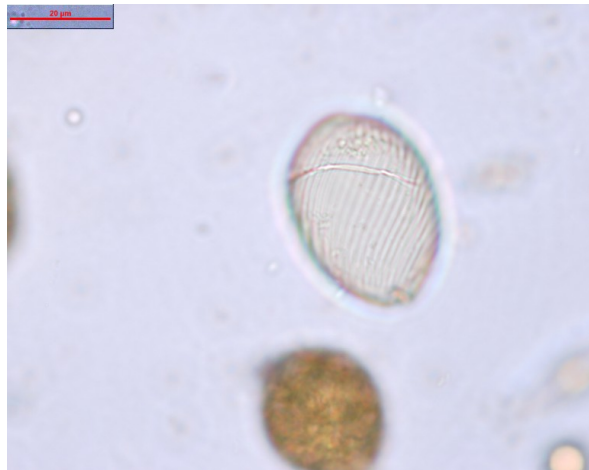
Obrázek XIII: *Planctonema* sp. - (SCHMIDLE)

	A	B	C	D	E	F	G	H	I	J	K	L	M	N	O	P	Q	R	S	T	U	V	
				Cryptomor	Cryptomor	Cryptomor	Plagioseim	Lepocinclis	Lepocinclis	Euglena te	Euglena sp.	Euglena gr	Euglena Li	Euglena Bii	Phacus tor	Phacus sp.	Phacus lon	Trachelom	Tchelomor	Tchelomor	Tchelomor	Aktinastru	
				Crypve	Crypsp	Crypma	Plagio	Lepacus	Lepcau	Eugtex	Eugisp	Euggrac	Euglim	Eugliš	PhaTor	Phacsp	Phalon	Trach	Trachvo	Trachi	Traabr	Aktast	
1																							
2																							
3	31.7.2007	A1	A10707	2	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
4	31.7.2007	A2	A20707	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
5	31.7.2007	A3	A30707	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
6	31.7.2007	A4	A40707	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
7	31.7.2007	B1	B10707	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
8	31.7.2007	B2	B20707	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
9	31.7.2007	B3	B30707	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
10	31.7.2007	B4	B40707	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
11	31.7.2007	C1	C10707	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
12	31.7.2007	C2	C20707	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
13	31.7.2007	C3	C30707	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0
14	31.7.2007	C4	C40707	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
15	31.7.2007	D1	D10707	2	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
16	31.7.2007	D2	D20707	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
17	31.7.2007	D3	D30707	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
18	31.7.2007	D4	D40707	3	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
19	31.7.2007	E1	E10707	3	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
20	31.7.2007	E2	E20707	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
21	31.7.2007	E3	E30707	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
22	31.7.2007	E4	E40707	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
23	11.9.2007	A1	A10907	0	0	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
24	11.9.2007	A2	A20907	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
25	11.9.2007	A3	A30907	0	0	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
26	11.9.2007	A4	A40907	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0
27	11.9.2007	B1	B10907	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
28	11.9.2007	B2	B20907	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
29	11.9.2007	B3	B30907	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
30	11.9.2007	B4	B40907	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
31	11.9.2007	C1	C10907	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
32	11.9.2007	C2	C20907	0	0	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
33	11.9.2007	C3	C30907	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0

Obr. I.



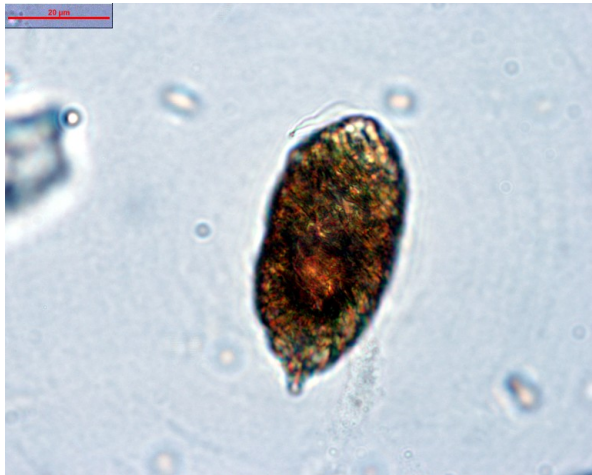
Obr. II



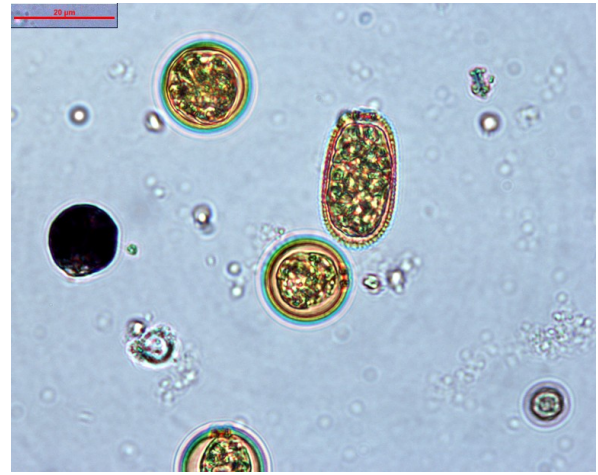
Obr. III

Obr. IV

Obr. V



Obr. VI



Obr. VII



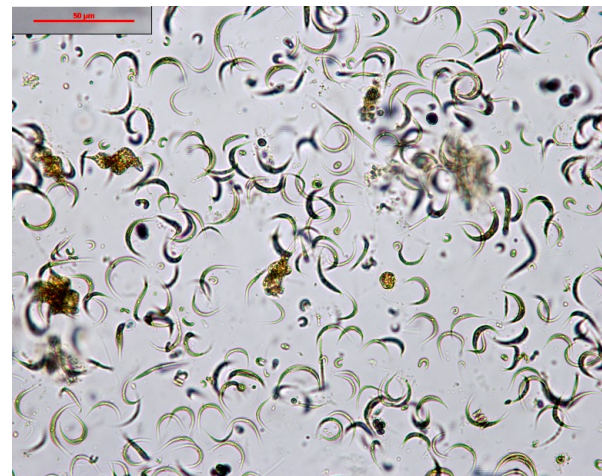
Obr. VIII



Obr. IX



Obr. X



Obr. XI



Obr. XII



Obr. XIII

