

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

Studijní program: Biologie  
Studijní obor: Ekologická a evoluční biologie



**Zuzana Sejbalová**

**Arktická jezera: současný zooplankton, subfosilní záznam a  
rekonstrukce minulého vývoje, s důrazem na Svalbard**

**Arctic lakes: present zooplankton, subfossil record and past development  
reconstruction, focused on Svalbard**

Bakalářská práce

Školitel: RNDr. Veronika Sacherová, Ph.D.

Praha, 2014

**Prohlášení:**

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

V Praze, 22. srpna 2014

Podpis:

**Poděkování:**

Na tomto místě bych ráda poděkovala své školitelce RNDr. Veronice Sacherové, Ph.D. za námět této práce, přínosné rady a trpělivost při vedení vypracování této práce. Také bych ráda poděkovala svým přátelům a rodině za trpělivost a podporu.

## **Abstrakt**

Arktické oblasti mají vlivem malého přísunu energie jednoduché potravní sítě, a proto se zde rychleji projevují změny. V arktických oblastech je mnoho jezer různých typů. Na dně těchto jezer se po dlouhá tisíciletí shromažďují zbytky různých organismů. Nejčastěji jsou to pakomáři (Chironomidae), rozsivky (Diatomeae) a perloočky (Cladocera), kterými se hlavně zabývá moje práce. Perloočky se v sedimentech jezer dobře zachovávají. Nachází se zde hlavně jejich chitinozní krunýře, hlavové štíty, a také eřipia. U některých druhů se zachovávají pouze drobné úlomky jejich těl. Tyto zbytky jsou využívány v paleolimnologických studiích. Ze složení společenstev perlooček v současnosti lze vyvodit vztahy určitých druhů nebo skupin druhů k určitým faktorům prostředí a pomocí těchto vztahů lze rekonstruovat vývoj jezera i jeho okolí v minulosti. Nejčastější jsou rekonstrukce teploty, hloubky jezera a úživnosti. Ze znalosti reakce organismů na změny podmínek lze předpovídat, jak budou společenstva reagovat na změny v budoucnosti. Moje budoucí práce se bude zabývat analýzou perlooček z kóru odebraného z jezera Garmaksla, které se nachází v centrální části Svalbardu, proto je Svalbard něj tato práce zaměřena.

## **Abstract**

Arctic areas have low energy income and therefore harbour very simple food webs. Every environmental change has large and immediate impact. There are many types of lakes in the Arctic, and their sediments accumulate pieces of organisms that inhabited them. Most frequently those are Chironomidae, Diatomeae and Cladocera. My thesis is focused on Cladocera, which have very good subfossil record, most often carapaces, head shields, postabdomens and ehippia can be found. In palaeolimnological studies these records are used to reconstruct development of environmental factors such as temperature, water level and trophic status. These models can then be used to predict future changes of the environment. My future work will be focused on lake Garmaksla in the central Svalbard and therefore all aspect in presented thesis is focused on Svalbard.

**Klíčová slova:** perloočky, paleolimnologie, Svalbard, subfosilní záznam, arktická jezera

**Key words:** Cladocera, palaeolimnology, Svalbard, subfossil record, arctic lakes

## Obsah

|          |  |           |
|----------|--|-----------|
| <b>1</b> | <b>Úvod</b> .....                                      | <b>2</b>  |
| <b>2</b> | <b>Cíle a budoucí diplomová práce</b> .....            | <b>3</b>  |
| <b>3</b> | <b>Arktická oblast a Svalbard</b> .....                | <b>3</b>  |
| 3.1      | Vymezení Arktidy a Svalbardu.....                      | 3         |
| 3.2      | Povrch Arktidy a Svalbardu.....                        | 5         |
| 3.3      | Klima Arktidy a Svalbardu.....                         | 6         |
| 3.4      | Život v Arktidě a na Svalbardu.....                    | 8         |
| <b>4</b> | <b>Sladkovodní ekosystémy v arktické oblasti</b> ..... | <b>9</b>  |
| 4.1      | Typy a původ sladkovodní habitatů.....                 | 10        |
| 4.1.1    | Toky.....  | 10        |
| 4.1.2    | Jezera.....  | 10        |
| 4.2      | Podmínky v arktických jezerech.....                    | 12        |
| 4.3      | Život v arktických jezerech.....                       | 13        |
| 4.3.1    | Zooplankton v arktických jezerech.....                 | 14        |
| 4.3.2    | Trvalá vajíčka.....                                    | 15        |
| 4.3.3    | Klanonožci (Copepoda).....                             | 15        |
| 4.3.4    | Vířníci (Rotifera).....                                | 16        |
| 4.3.5    | Želvušky (Tardigrada).....                             | 16        |
| <b>5</b> | <b>Perloočky (Cladocera)</b> .....                     | <b>16</b> |
| 5.1      | Perloočky Arktidy a Svalbardu.....                     | 17        |
| 5.2      | Zachování perlooček v sedimentech jezer.....           | 19        |
| <b>6</b> | <b>Paleolimnologie</b> .....                           | <b>22</b> |
| 6.1      | Preferenze perlooček a modely.....                     | 23        |
| 6.1.1    | Teplota a klima.....                                   | 24        |
| 6.1.2    | Hloubka.....   | 24        |
| 6.1.3    | Chemické složení.....                                  | 25        |
| 6.1.4    | Úživnost a dostupnost habitatů.....                    | 25        |
| 6.1.5    | Predace.....   | 26        |
| <b>7</b> | <b>Závěr</b> .....                                     | <b>27</b> |
| <b>8</b> | <b>Seznam literatury</b> .....                         | <b>28</b> |

## 1 Úvod

Stále aktuálnějším problémem se stává problematika globálních změn klimatu. Podle posledních studií prochází arktické oblasti v posledních stoletích klimatickou změnou (Morison et al. 2000; Overpeck et al. 1997; Anisimov et al. 2007). Aby bylo možné posoudit, zda jsou tyto změny v globálním klimatu přirozené, je potřeba znát, zda se něco podobného dělo také v minulosti, nebo zda jsou tyto děje unikátní/ojedinělé v posledních dvou stoletích, a jak moc na tyto změny měla vliv činnost člověka.

Paleoekologie se zabývá rekonstrukcí změn environmentálních faktorů v historii planety Země pomocí dílčích proxy analýz. Využívají se informace zachované v ledovcích, letokruhy stromů, sedimenty v mořích i jezerech. V paleolimnologii se využívá analýza sedimentů jezer a fosilních organismů a jejich zbytků v nich. V jezerech žije mnoho organismů, které během života odhazují části svých těl a po uhynutí sedimentují na dno jezera. Cestou ke dnu se rozkládají a jen některé se uchovávají v sedimentu a zanechávají tak historický záznam o dřívějších podmínkách v jezeře i jeho povodí, a dokonce i o změnách klimatu. Změny v sedimentu mohou být způsobeny přirozenými vlivy i vlivem činnosti člověka (Bennion et al. 2011). Paleolimnologie využívá toho, že je každý organismus adaptován na určitý rozsah podmínek, ve kterém je schopen existovat. Zjišťují se optima a tolerance určitých druhů a skupin druhů k environmentálním faktorům v současnosti (Davidson et al. 2010). Znalost těchto vztahů využívá při analyzování změn ve společenstvech v minulosti, ze kterých se snaží rekonstruovat změny prostředí v minulosti. V paleolimnologii se nejčastěji používají analýzy zbytků organismů, které mají pevné schránky, které se dobře zachovávají v sedimentu. Jsou to nejčastěji křemičité řasy rozsivky (Diatomeae), hlavové kapsule pakomárů (Chironomidae) a různé části těl perlooček (Cladocera).

Tato práce je zaměřena na subfosilní zooplankton – zejména perloočky (Cladocera). Většina zástupců této skupiny drobných korýšů má chitinozní schránky, díky kterým se dobře zachovává v sedimentu. Navíc je relativně dost zastoupená v různých typech sladkovodních jezer, takže se dá dobře použít pro rekonstrukci vývoje podmínek v jezeře (Jeppesen et al. 2001c; Kamenik et al. 2007; Galbarczyk-Gasiorowska et al. 2009). Perloočky se v sedimentu zachovávají po velmi dlouhou dobu, a proto je lze využít k rekonstrukcím změn environmentálních faktorů i před jejich instrumentálním měřením (Nevalainen et al. 2013b). Složení společenstva perlooček je formováno kombinací různých faktorů (Davidson et al.

2010), a proto jsou perloočky dobrými environmentálními indikátory (např. Korosi & Smol (2011)).

Arktické oblasti mají vlivem nehostinných podmínek a malého přísunu energie menší diverzitu a jednodušší potravní sítě, ale jsou velmi komplexní (Jónsdóttir 2005). Každá malá změna se zde rychle promítne. Arktická jezera jsou citlivá na změny podmínek, a proto se hodí pro paleolimnologické studie (Betts-Piper et al. 2004). Organismy zde žijící jsou adaptované na chlad a při sebemenším oteplení reagují, proto jsou dobrými indikátory změn klimatu. Polární oblasti jsou také vhodné pro výzkum díky své relativní zachovalosti a odlehlosti, není zde velký přímý vliv člověka.

## **2 Cíle a budoucí diplomová práce**

Cílem této práce je shrnout základní informace o typech a charakteristikách arktických a hlavně svalbardských jezer a životě v nich. Dále které druhy perlooček žijí ve sladkovodních jezerech na Svalbardu a jaké podmínky prostředí preferují. A nakonec najít modely vhodné pro rekonstrukci vývoje podmínek prostředí v holocénu ze zbytků perlooček v sedimentu jezer. Tyto informace využiji v následující diplomové práci týkající se jezera Garmaksla, které leží ve střední části Špicberk blízko fjordu Isfjorden. Z tohoto jezera byly v roce 2013 odebrány tři kóry. Jeden z odebraných kórů byl datován radiokarbonovou metodou (D. Nývlt, osobní sdělení). Bylo zjištěno, že tento téměř 80 centimetrů dlouhý kór pokrývá dobu téměř 6 000 let. Analýzou tohoto kóru se zabývá více skupin. E. Pinseel (2014) zanalyzovala rozsivky z tohoto kóru a další členové týmu pracují na analýze zbytků pakomárů. Má práce by se měla zabývat analýzou perlooček z tohoto kóru. Díky použití více proxy dat bude možné odvodit z výsledků obecněji platné závěry.

## **3 Arktická oblast a Svalbard**

### **3.1 Vymezení Arktidy a Svalbardu**

Arktida je polární oblast nacházející se kolem severního pólu. Oblast Arktidy lze vymezit různými způsoby. První způsob, jak ji lze vymezit, je podle severního polárního kruhu, což jsou zeměpisné šířky vyšší než  $66^{\circ} 32' \text{ s. š.}$  (Obr. 1). Výhodou této hranice je, že se nemění. Neohraničuje však tuto oblast z hlediska ekologického. V této oblasti alespoň jeden den v roce nezapadá slunce (polární den) a alespoň jeden den nevychází (polární noc) (Schindler & Smol 2006) (Pienitz et al. 2004).

Dále lze oblast Arktidy vymežit podle izotermy, kde průměrná teplota nejteplejšího měsíce v roce (červenec) nepřesahuje 10°C (Pienitz et al. 2004). Dalším možným ale méně používaným způsobem vymezení je hranice lesa, která odděluje tundru od tajgy. Někdy je také vymežována podle nejzazší hranice zamrzání moře. Tyto hranice jsou ovlivněny mořským a vzdušným prouděním a dalšími faktory a mění se v čase.

Celkově Arktida zaujímá plochu asi 21-26,4 mil. km<sup>2</sup> podle způsobu vymezení. Ve středu území kolem severního pólu leží Severní ledový oceán, do kterého zasahují severní okraje několika států (USA – Aljaška, Kanada, Dánsko – Grónsko, Island, Norsko, Finsko, Švédsko, Rusko). V Severním ledovém oceánu také leží mnoho ostrovů včetně souostroví Svalbardu.



**Obr. 1 Vymezení Arktické oblasti.** Vymezení podle severního polárního kruhu (dlouze čárkovaná čára), 10°C izotermy (plná čára), hranice lesa (jemně čárkovaná čára) a hranice zamrzání moře (čerchovaná). Převzato z Pienitz et al. (2004).

Svalbard je souostroví nacházející se v Severním ledovém oceánu zhruba v půli mezi Norskem a severním pólem. Leží mezi 74. a 81. stupněm severní šířky a mezi 10. a 35. stupněm východní délky. Všechny ostrovy celkem zaujímají plochu přes 60 tisíc kilometrů čtverečních. Největším ostrovem jsou Špicberky. Území Svalbardu spadá pod správu Norského království. Geologicky je Svalbard velmi rozmanitý (Summerhayes & Elton 1923). Jsou zde zastoupena všechna hlavní geologická období. Nachází se zde ložiska uhlí, která byla a jsou částečně těžena (Rose et al. 2004).



V pleistocénu, kdy probíhalo střídání dob ledových a meziledových, byl skoro celý Svalbard pokrytý ledovcem, ale zřejmě existovaly i oblasti bez ledu (Landvik et al. 2003). Relativně velké okrajové oblasti na západním pobřeží Svalbardu a severní část ostrova Prins Karls Forland nebyly při poslední době ledové zaledněny (Andersson et al. 2000). Tam mohly přežívat různé druhy organismů (Landvik et al. 2003). Deglaciace začala asi před 13-10 tisíci lety (Birks et al. 2004a) a začátek holocénu byl teplejší než dnešní klima (Svendsen & Mangerud 1997). Koncem holocénu se začalo postupně ochlazovat, což vyvrcholilo ve 14. až 19. století (Szczeniński et al. 2009). V rámci holocénu bylo nejchladnější klima v období nazývaném Malá doba ledová (Majewski et al. 2009). V tomto období dosahovaly ledovce největšího rozsahu v rámci holocénu (Svendsen & Mangerud 1997). Od počátku 20. století již začínají ledovce ustupovat (Rachlewicz et al. 2007).

Svalbard je díky své pozici daleko od hlavních zdrojů znečištění (Rose et al. 2004) a relativní netknutosti člověkem dobrým ukazatelem dálkového transportu znečišťujících látek a změn klimatu na globální úrovni.



**Obr. 2 Mapa Svalbardu.**  
Převzato z Birks et al. (2004a).

### 3.2 Povrch Arktidy a Svalbardu

Severní ledový oceán je z větší části roku skoro celý zamrzlý a plují na něm kry. Pevninu tvoří polární poušť a jižněji tundra s mokřady, dále na jihu pak navazuje tajga. Krajina arktických oblastí je charakteristická velkým počtem jezer. V polárních oblastech

bývají půdy trvale zamrzlé (permafrost) a špatně vyvinuté. V létě se na jeho povrchu tvoří různě silná aktivní vrstva, která poskytuje lepší podmínky k životu. Permafrost pod ní je zamrzlý a nepropustí vodu, a tak se na povrchu permafrostu tvoří malá jezera a mokřady. Na povrchu permafrostu se vlivem střídání zamrzání a rozmrzání vytvořily různé terénní struktury a útvary typické pro polární oblasti. Tvar krajiny je zde silně formován ledovci, které se postupně pohybují z vyšších nadmořských výšek směrem k oceánu, kde se pak rozpadají na kry.

Špicberky dostaly své jméno podle jejich špičatých vrcholů, zejména v severozápadní části. Povrch Svalbardu je velmi zvlněný horami a prudkými údolími, do kterých se splazují ledovce. Pobřežní plošiny (tzv. strandflat) a vyzvihlé mořské terasy mají mnoho jezer. Do pobřeží se zarývají dlouhé systémy fjordů. Na západním pobřeží je to například velmi hluboce zařizlý Isfjorden (107 km), u kterého se nachází i jezero Garmaksla. Centrální a severovýchodní část Svalbardu je rozložitější s méně špičatými pohořími. V této oblasti se nachází nejvyšší vrchol Svalbardu Newtontoppen (1713 m n. m.).

Zhruba 60 % povrchu Svalbardu pokrývají ledovce (Birks et al. 2004a), ale vlivem klimatických změn v poslední době ubývají stále rychleji (Rachlewicz et al. 2007). Některé ostrovy Svalbardu jsou ale stále ještě pokryté ledovým příkrovem. Do údolí se z hor splazují údolní ledovce, ale většina příbřežních oblastí není pokryta ledovcem (Samchyshyna et al. 2008). Na severovýchodě Svalbardu je klima velmi suché a proto se zde nachází pouze téměř holá polární poušť bez ledovců. Množství srážek, a tedy i zalednění, narůstá na Svalbardu směrem na západ a také s rostoucí nadmořskou výškou (Jónsdóttir 2005).

Na severovýchodě Svalbardu jej polární poušť s řídkou vegetací. S přibývajícím vlhkostí se na většině území vyskytují různé typy tundry. Prostředí vnitřních částí fjordů je sušší a teplejší než části u západního pobřeží, kde jsou časté mlhy (Birks et al. 2004a). V oblastech bez ledovce je permafrost. Ten je u pobřeží mocný jen několik desítek metrů a v horách půda promrzá až do hloubky více než půl kilometru (Humlum et al. 2003).

### **3.3 Klima Arktidy a Svalbardu**

Arktida leží ve vysokých zeměpisných šířkách, kde dopadají sluneční paprsky po většinu roku s menší intenzitou než v nižších zeměpisných šířkách. Množství srážek a intenzita slunečního záření jsou zde po většinu roku nízké. Proto je zde podnebí tak chladné a také suché. Charakteristickou vlastností arktického klimatu je extrémní sezonalita. Jsou zde velké rozdíly teplot mezi létem a zimou způsobené změnami dopadajícího slunečního záření

během roku. V létě jsou dny dlouhé a část roku slunce vůbec nezapadá (polární den), v zimě naopak slunce část roku nevyjde (polární noc). Vegetační sezóna je tedy velmi krátká, avšak relativně intenzivní. V létě se může povrch půdy krátce prohřát relativně vysoko nad bod mrazu, avšak celkový celoroční přísun sluneční energie je nízký. V různých oblastech Arktidy se podmínky liší, lokální klima ovlivňují například mořské proudy a rozprostření pevniny.

Klima arktických oblastí se mění, ale je velmi variabilní i přirozeně (Overpeck et al. 1997). Z prediktivních modelů vyplývá, že se klima polárních oblastí mění rychleji než klima nižších zeměpisných šířek (Richter-Menge et al. 2006). Je to způsobeno různými zpětnými vazbami, jako například snížení albeda, které zde ještě zesilují oteplování (Holland & Blitz 2003). Arktické ekosystémy jsou tudíž citlivé na klimatické změny (Overpeck et al. 1997; Smol et al. 2005).

Stejně jako další arktické oblasti je klima Svalbardu charakteristické nízkými teplotami a nízkými úhrny srážek. Navzdory své velmi severní poloze je zdejší klima relativně mírné (mírné zimy), jelikož ho ovlivňuje Západošpicberský (Severoatlantský) teplý proud, který je odbočkou Golského proudu (Bernardová et al. 2012). Průměrné roční teploty jsou zde pod bodem mrazu, kolem  $-5$  až  $-6$  °C (Ingolfsson 2004; Birks et al. 2004a). V létě bývají průměrné teploty kolem  $5$  °C. Srážky jsou slabé s výjimkou západního pobřeží. Většina padá ve formě sněhu. Ve vnitřních částech fjordů spadne pouze zhruba 200 mm za rok, zatímco na západním pobřeží je vyšší množství srážek dosahující až 400 mm za rok (Birks et al. 2004a). V posledním století se zde stejně jako ve zbytku světa mění klima. Byl zaznamenán nárůst teplot a nárůst množství srážek (Førland et al. 2012). Mísí se zde chladný arktický vzduch ze severu s mírným oceánským z jihu (Bernardová et al. 2012). Proto je zde velmi nestabilní počasí (Ingolfsson 2004) a časté vichřice a mlhy. Západní pobřeží je mírnější a po většinu roku u něj není moře zamrzlé. Východní pobřeží je naopak ovlivňováno chladnými proudy ze severovýchodu (Birks et al. 2004a), a proto je kolem východního pobřeží led i v létě. Na pevnině převládá suchá polární poušť. Ve vnitřních částech fjordů je klima více kontinentální (Summerhayes & Elton 1923).

Polární den na Svalbardu trvá asi 4 měsíce. Slunce zde nevychází od konce dubna do konce srpna, vegetační období je proto velmi krátké (6-8 týdnů) (Birks et al. 2004a). Organismy musí využít tohoto krátkého letního období pro obstarání většiny svých životních nároků.

### 3.4 Život v Arktidě a na Svalbardu

Život v polárních oblastech je závislý na přítomnosti vody v tekutém skupenství. Některé organismy sice přežijí zamrznutí, ale nemohou růst a množit se. Jsou zde velmi nehostinné podmínky pro život. Organismy jsou zde limitovány krátkým vegetačním obdobím, nízkými teplotami, nedostatkem světla a malým množstvím živin. Proto mají zdejší organismy různé adaptace k přežívání nepříznivých období. Některé organismy přečkávají nepříznivá období pomocí odolných stadií nebo ve stavu strnulosti. Používají různé mechanismy zabraňující ztrátám tepla a zamrznutí pomocí izolujících a zásobních pletiv a tkání. V krátké vegetační sezóně je výhodné mít rychlejší životní cyklus (Wrona et al. 2006). Arktické organismy jsou citlivé na kompetici s druhy preferující teplejší podmínky (Smol et al. 2005). Na druhou stranu jsou ale arktické ekosystémy velmi houževnaté, protože musí vydržet velké výkyvy podmínek, které jsou v polárních oblastech běžné, a které teplomilné druhy často nejsou schopny tolerovat (Jónsdóttir 2005).

V Arktidě žije méně druhů než v nižších zeměpisných šířkách. Její biota byla ochuzena střídáním dob ledových a meziledových a také ji limitují nízké teploty (Chapin & Körner 1994). Dominuje zde několik málo hlavních druhů. Vlivem nepříznivých podmínek jsou zde potravní sítě relativně krátké.

Vegetace je v polární poušti velmi řídká. Rostou zde hlavně mechy a lišejníky. V jižnějších oblastech v tundře se objevují traviny, kvetoucí byliny, křovinaté porosty a nižší stromy, které dále na jih přechází v boreální les. Živočichů zde také není mnoho, přesto se některé druhy dokázaly přizpůsobit zdejším podmínkám. Avšak zcela zde chybí plazi a obojživelníci.

Svalbard je ostrovem ležícím daleko od pevniny, což vede k ochuzení počtu druhů, zvláště savců. Žije zde malý počet druhů (Birks et al. 2004a) a většina zdejších organismů je pro Svalbard endemická (Jónsdóttir 2005), ale mají velmi bohatou faunu bezobratlých. Ekosystémy jsou odolné vůči přirozené variabilitě klimatu (jak sezónní a meziroční, tak denní), na kterou jsou navyklé, však zdají se být zranitelné vůči lidským disturbancím (Jónsdóttir 2005). Arktické ekosystémy tedy možná nejsou tak jednoduché, jak se zdají (Hodkinson & Coulson 2004). Nízkou druhovou diverzitu zde může kompenzovat vysoká diverzita na úrovni vnitrodruhové (genetická diverzita, ekotypy, polyploidie). Tato skrytá diverzita možná pomáhá druhům zvládat environmentální změny (Jónsdóttir 2005).

Během zimy je většina organismů v diapauzujících stavech nebo na zimu migruje do teplejších oblastí (Summerhayes & Elton 1923).

Vegetační pokryv je zde relativně řídký. Liší se mezi různými oblastmi Svalbardu. Na pobřeží jsou časté mlhy, a proto zde rostou více mechrosty. Vnitřní části fjordů jsou více slunečné a je zde více cévnatých rostlin (Summerhayes & Elton 1923). Nachází se zde více než 170 druhů cévnatých rostlin. Hodně zde roste například vrba polární (*Salix polaris*), arktický rožec (*Cerastium arcticum*), mnoho druhů rodu lomikámen (*Saxifraga*), traviny apod. Mnoho druhů mechů, lišejníků, hub, řas a sinic (Birks et al. 2004a).

Na Svalbardu bylo zaznamenáno více než 900 druhů bezobratlých v terestrickém a sladkovodním prostředí (Jónsdóttir 2005). Pro savce není snadné se na Svalbard dostat. Proto zde žijí pouze čtyři terestriční savci. Jediný opravdu suchozemský savec je sob špicberský (*Rangifer tarandus platyrhynchus*), lední medvědi (*Ursus maritimus*) a polární lišky (*Vulpes lagopus*) loví hlavně na pobřeží. Na pobřeží moře také žijí různí tuleni a mroži. Na jihu Svalbardu se někdy vyskytuje hraboš východoevropský (*Microtus levis*).

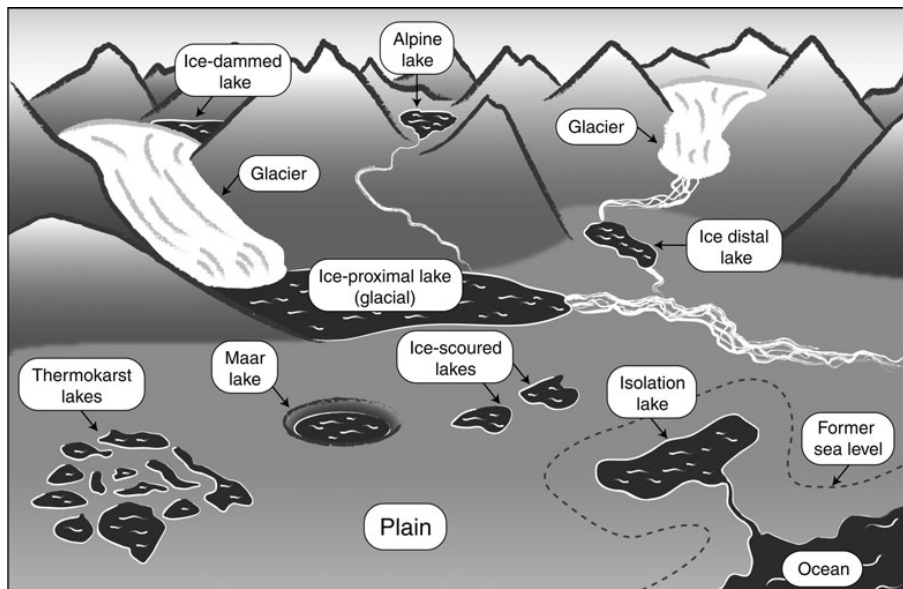
Na Svalbardu je relativně hodně druhů ptáků. Asi třicet druhů zde pravidelně hnízdí. Někteří tvoří velké kolonie na pobřeží (například alkoun malý (*Alle alle*)). Tyto kolonie obohacují prostředí o cenné živiny. Většina ptáků je vázána na potravu v moři (racci a chaluchy). Na jezerech v tundře žijí potáplice (*Gavia stellata*), husy a brodiví ptáci. Skoro všichni ptáci na zimu migrují. Jedině bělokur horský (*Lagopus muta hyperborea*) zde přezimuje.

Na Svalbardu nežijí žádní původní obyvatelé. Lidé sem přichází hlavně za těžbou, lovem a rybolovem a výzkumnými účely. Žije zde kolem 3 tisíc obyvatel, z nichž většina pochází z Norska a Ruska a jsou koncentrováni do zhruba šesti osídlení.

#### **4 Sladkovodní ekosystémy v arktické oblasti**

Krajina arktických oblastí je velmi bohatá na jezera (Woo & Guan 2006). Je zde mnoho jezer souvisejících s působením ledovců. Dále se na vrchu permafrostu roztátím tvoří mokřady a malá jezera. Méně častá jsou zde jezera tektonická a sopečného původu. Na jaře dopadá hodně slunečního záření a sníh a led začne rychle tát. Většina (80-90 %) celoročního odtoku vody je v této relativně krátké době (2-3 týdny) (Woo & Guan 2006). Voda se může do půdy vsakovat jen omezeně kvůli přítomnosti permafrostu, proto většina této vody odeče

po povrchu potoky do řek nebo vytvoří jezera, tůňe a mokřady. Na Svalbardu je celkem 395 km<sup>2</sup> sladkovodních ploch (pouze 0,7 % plochy Svalbardu).



**Obr. 3 Typy jezer v polárních oblastech.** Termokrasová, ledovcová, hrazená, horská, příbřežní jezera, jezera v depresích po ledovcích. Převzato z Vincent & Laybourn-Parry 2008.

## 4.1 Typy a původ sladkovodní habitatů

### 4.1.1 Toky

Z tajících ledovců odtékají většinou krátké periodické toky, zásobované také srážkami a vodou z tajícího sněhu. V tekoucích vodách nežije mnoho zooplanktonu. Dno je neustále přetvářeno proudem, takže je zde záznam v sedimentu chudý (Prowse et al. 2006).

### 4.1.2 Jezera

Většina jezer Arktické oblasti vznikla po ústupu **ledovců**, jsou tedy postglaciální. V místech se snadněji erodovatelným podložím může ledovec vyhloubit depresi, která se následně zalije vodou. Na krajích ledovce se akumulací materiálu mohou vytvořit hráze. Tyto hráze mohou dokonce zahradit celé údolí, které se zaplaví vodou.

Jezera vznikající na okrajích ledovců se nazývají epiglaciální, na ledovcích supraglaciální a pod ledovci subglaciální. Supraglaciální jezera se objevují při letním tání na povrchu ledovců. Jsou různě velká, ultraoligotrofní a proto jejich dno bývá pokryto jen

mikrobiálními koberci. Jsou krátkověká a tudíž nevyužitelná pro studium sedimentů z doby holocénu. Subglaciální jezera se vyskytují pod mocnými kontinentálními ledovci, díky vysokému tlaku je zde voda v tekutém stavu i při teplotách málo pod nulou (bazální tání). Na Svalbardu je však nenajdeme. Epiglaciální jezera mohou být například v čele ledovce. Jsou zásobovány vodou z tajícího ledovce a na Svalbardu jsou velmi častá.

**Termokrasová** jezera neboli thaw lakes jsou v tundře běžná. V aktivní vrstvě se během jarního tání rychle hromadí voda z roztátého sněhu a srážek. Voda se do zmrzlého permafrostu nemůže vsáknout. Takto vznikají rozsáhlé plochy mokřadů a jezer v nížinných oblastech. Tento typ jezer se vyskytuje více v teplejších oblastech Arktidy, kde je velmi běžným typem jezer. Bývají spíše mělká a různých velikostí. S měnícím se klimatem v současnosti v oblastech se souvislým permafrostem přibývají vlivem tání permafrostu (Payette et al. 2004) a v oblastech nesouvislého permafrostu ubývají, protože se vsáknou do mezer v roztátém permafrostu a zmizí (a také se vypařují trochu) (Smith et al. 2005). Tímto mechanismem sice vznikají jezera nová ale jen na krátkou dobu, dokud se neoteplí natolik, že se vsáknou do země (Smith et al. 2005). Jsou to oázy života v arktické tundře. Mají většinou vyšší přísun organického materiálu než glaciální jezera (Nowiński & Wiśniewska-Wojtasik 2006).

Na **březích moře** se vyskytuje mnoho jezer různého původu. Jednak jsou zde jezera v dostřikové zóně moře za příbojovou zónou. Tato jezera mohou být brakická (Janiec 1996). Další jezera se mohla od moře oddělit například sedimenty (Vincent & Laybourn-Parry 2008) nebo ledovcem. Na přímořských nížinách (strandflat) je mnoho jezer. Také na postglaciálních mořských terasách. Nová jezera se pomalu objevují díky glacioizostatickému vyzdvihování kontinentů po ústupu ledovce (Saulnier-Talbot et al. 2003).

Dále tu lze nalézt jezera, která se oddělila od řek například ve **slepých ramenech**. Malá jezera vznikají v **prohlubních na skalách**, kde se drží voda. Také **krasové systémy** se vyskytují na Svalbardu (Salvigsen & Elgersma 1985). Jezer **sopečného původu** je v Arktidě poměrně hodně, na Svalbardu ale příliš častá nejsou. Jsou to jezera vyplňující vulkanické krátery a kaldery (Vincent & Laybourn-Parry 2008).

## 4.2 Podmínky v arktických jezerech

Jezera v arktické oblasti prochází každoročním cyklem zamrzání a rozmrzání. Bez ledového příkrovu jsou jen po velmi krátké teplejší období léta. Po většinu roku jsou pod ledem, některá úplně promrzlá, což znemožňuje míchání větrem, pronikání světla ani přísun plynů z atmosféry. Většina jezer arktické oblasti je, jak již bylo řečeno, relativně mladá kvůli střídání dob ledových v pleistocénu – biota vymírala a znovu musela jezera kolonizovat (Vincent & Laybourn-Parry 2008). Některé organismy mohly přežít v refugích (Samchyshyna et al. 2008) jako jsou výše položené nunatoky (Landvik et al. 2003) nebo v oblastech bez ledovce.

**Povodí** je oblast, ze které voda odtéká do jednoho jezera nebo řeky. Proto má velký vliv na množství různých látek v jezeře. Společně s vodou se do jezera dostávají živiny, různé organické a anorganické částice a další látky včetně kontaminantů. V povodí arktických jezer je často zamrzlá půda, tající led a sníh a malé množství vegetace, což má vliv na hydrologické vlastnosti povodí a vymývání živin (Pienitz et al. 2004). Různá geologická podloží jsou různě intenzivně zvětrávána a mají různý vliv na chemické složení jezer.

Jezera v polárních oblastech jsou většinou **chladná**. Ovšem mělká jezera se v létě mohou prohřát i na více než 10 °C (zvláště ta s rozpuštěným organickým materiálem, který absorbuje sluneční záření). Jsou zde jezera s různými režimy **stratifikace a míchání**. V nejchladnějších oblastech jsou chladná monomiktická, kde se voda neohřeje ani v létě nad teplotu maximální hustoty vody, tedy přibližně 4 °C. Proto se během léta míchá v celém sloupci a po zbytek roku je stratifikované. V teplejších oblastech Arktidy se nachází jezera dimiktická, která jsou i část léta teplotně stratifikovaná, kdy se epilimnion prohřeje nad 4 °C (začátkem a koncem léta se míchají). Polymiktická jezera se míchají vícekrát za léto. U nízkých teplot jsou rozdíly hustot mezi teplotními stupni nižší než rozdíly hustot u vyšších teplot, a tak se snadněji promíchá než například jezero v tropech (Vincent & Laybourn-Parry 2008). Jezera trvale pokrytá ledem jsou amiktická (nemíchají se vlivem vnějšího prostředí vůbec). Některá jezera koncem sezóny úplně vysychají (Summerhayes & Elton 1923).

Jezera jsou po většinu roku pod **ledovým příkrovem**, který má vliv na dostupnost slunečního záření ve vodním sloupci, tedy i na primární produkci a fotochemické procesy, teplotu vody, výměnu plynů s atmosférou, stratifikaci a míchání. Na ledu může ležet navíc sněhová pokrývka, která tyto vlastnosti ještě mění (Vincent & Laybourn-Parry 2008). Mělčí jezera mohou být promrzlá až na dno (Nowiński & Wiśniewska-Wojtasik 2006).



Arktická jezera bývají čato mělká a mívají málo částic ve vodním sloupci, které by zachytávaly **sluneční záření**. Díky tomu se na dno dostává větší množství světla, a proto je v arktických jezerech relativně bohatá bentická primární produkce (Bjerring et al. 2009). Na absorpci a rozptylu slunečního záření ve vodním sloupci se podílí fytoplankton, různé typy částic i voda samotná (Vincent et al. 1998). Světlo prostupující do jezera tlumí v zimním období vrstva ledu a sněhu na povrchu jezera.

Kvůli chladným a suchým podmínkám je pomalý mikrobiální rozklad v půdě i její chemické a biologické zvětrávání (Szymański et al. 2013), a proto se vyplavuje málo **živin**. V povodí bývá chudá vegetace a produkce a dekompozice v jezeře také není velká. Kvůli ledovému příkrovu, který je na většině jezer po většinu roku, se vody málo míchají větrem, a tak se živiny málo dostávají ze dna, a díky stratifikaci také živiny přitékající potoky rovnou protečou pryč. Většina jezer je oligotrofní až ultraoligotrofní a nedostatek živin je hlavním faktorem (spolu s nízkými teplotami a malým množstvím záření) limitujícím primární produkci ve vodním sloupci v létě (Markager et al. 1999). Proto je v pelagiálu arktických jezer primární produkce většinou nízká. Více živin je k dispozici u dna, kde se živiny uvolňují ze sedimentu a sedimentují sem částice z jezera a jeho povodí, které jsou zde rozkládány (Bonilla et al. 2005). Mnoho živin, ale i znečišťujících látek (například insekticidů) se do některých jezer dostává díky koloniím ptáků na pobřeží (Wojczulanins et al. 2008). Saturace **kyslíkem** bývá vysoká v celém sloupci po celý rok (Vincent & Laybourn-Parry 2008).

### 4.3 Život v arktických jezerech

Arktická jezera poskytují lepší podmínky než terestrické ekosystémy. Voda má vysokou tepelnou kapacitu, takže je schopná pufrovat výkyvy v teplotě okolního prostředí. Proto jsou jezera v arktických oblastech centry života v tundře. Organismy se musí vypořádávat s mnoha problémy, jako nízké teploty a mráz, dlouhotrvající ledový příkrov, krátká vegetační sezóna, nedostatek slunečního záření a nedostatek potravy (Vincent & Laybourn-Parry 2008).

Arktická jezera mívají dvě fáze biologické aktivity. První je letní, kdy jsou kladné teploty a funguje hydrologická síť. Druhá fáze je pasivní, kdy dochází k akumulaci vody ve formě sněhu a ledu, a trvá po zbytek roku (Nowiński & Wiśniewska-Wojtasik 2006).

Oblast dna je nejproduktivnější částí arktických jezer. Ve většině arktických jezer dopadá sluneční záření až na dno díky malému množství částic ve vodním sloupci. Také jsou zde stabilnější podmínky (Vincent & Laybourn-Parry 2008). Ze dna se uvolňují živiny a

sedimentují sem částice, které se zde mohou rozkládat. Proto jsou zde vhodnější podmínky pro rozvoj bentické primární produkce. Dno jezer často pokrývají nárosty bakterií a sinic, řas a vodních mechů. Díky tomu se zde mohou vyskytovat i perloočky vázané na vodní rostliny (Bjerring et al. 2009). V arktických oblastech však není mnoho makrofyt. V arktických jezerech žije málo ryb (občas siven arktický (*Salvelinus alpinus* (Linnaeus, 1758))) a na Svalbardu žádné, a proto se zde nacházejí spíše velké druhy perlooček, které jsou citlivé na predaci (Brooks & Dodson 1965b).

Sluneční záření je v polárních oblastech po většinu roku slabé, ale během krátké vegetační sezóny slunce svítí neustále a velmi intenzivně. Proto se arktické organismy musí bránit škodlivému ultrafialovému záření. Organismy na obranu syntetizují různé pigmenty (Hansson 2004; Bonilla et al. 2005) nebo vertikálně migrují (Rhode et al. 2001).

#### **4.3.1 Zooplankton v arktických jezerech**

Zooplankton je velmi početnou skupinou organismů v jezeře. Mezi hlavní skupiny zooplanktonu patří perloočky (Cladocera), klanonožci (Copepoda) a vířníci (Rotifera) (Frey 1986). Většinou jsou to drobní živočichové obývající pelagiál jezera. V arktických jezerech, která bývají často bez ryb, můžou tvořit nejvyšší trofický stupeň celého jezera (Vincent & Laybourn-Parry 2008; Hansson et al. 1993). Musí se potýkat s nedostatkem potravy a nevlídnými podmínkami, také musí vhodně načasovat životní cyklus, jelikož je v arktických oblastech vegetační sezóna velmi krátká. Některé druhy, přizpůsobené v temperátních oblastech na dočasné vody, toho využívají v arktických oblastech při zamrzání nebo vysychání jezera (například některé perloočky nebo žábronožky (Anostraca) a listonozi (Notostraca)) (Vincent & Laybourn-Parry 2008). Mnoho skupin produkuje odolná vajíčka pro přečkání nepříznivých období, o kterých se zmiňují později.

Potravou zooplanktonu jsou většinou drobné řasy a mikrobiální nárosty (Rautio & Vincent 2006). Mikrobiální koberce na dně jezer zvyšují komplexitu habitatů a nabídku potravy pro perloočky (Rautio & Vincent 2006).

Podobně jako u ostatních skupin, klesá biodiverzita zooplanktonu směrem k pólům (Hebert & Hann 1986). Diverzita navíc byla ochuzena glaciacemi v pleistocénu, ale mohla být obnovena postglaciální kolonizací nebo přežíváním v refugiích bez ledovce (Vincent & Laybourn-Parry 2008). Pasivní disperze pomocí trvalých vajíček možná není neúčinná kvůli neschopnosti druhů šířit se, ale obtížnosti uchytit se v nevlídných podmínkách (Nevalainen et al. 2012).

Perloočky se v sedimentech ukládají nejčastěji, proto se na ostatní zástupce zooplanktonu zaměřím jen krátce a perloočkám věnuji vlastní kapitolu.

#### **4.3.2 Trvalá vajíčka**

Různé skupiny organismů (například perloočky, vířníci, listonozi, klanonožci) produkují trvalá vajíčka s odolným obalem pro přečkání nepříznivých období (Brendonck & De Meester 2003; Hairston et al. 1995). Tato vajíčka často přežijí vyschnutí a zmrznutí a jsou i mechanicky odolná. Většina vajíček po snesení klesá ke dnu, některé však plavou po hladině nebo jsou přichyceny na předměty a rostliny ve vodě (Brendonck & De Meester 2003). Jejich líhnutí indukují různé faktory prostředí jako změny fotoperiody a teploty (Jeziorski et al. 2008a). Ne všechna vajíčka se vylíhnou najednou. Zbývající čekají v sedimentu i stovky let (Hairston et al. 1995). V sedimentu tvoří vaječnou banku. V té se ukrývá velká diverzita (Brendonck & De Meester 2003). Trvalá vajíčka mohou být inokulem(?) k disperzi (Louette & De Meester 2005). Slouží k disperzi v prostoru, ale také v čase (Pietrzak & Slusarczyk 2006). Perloočky mají trvalá vajíčka vytvořená po pohlavním rozmnožování v pevných obalech – efípiích (Jeppesen et al. 2001c). Efípium (tzv. sedlo) je modifikovaná chitinizovaná část karapaxu (Jeziorski et al. 2008a), u některých druhů (například Chydoridae) ho však tvoří celý karapax. Jsou velmi odolná a zachovávají si líhivost i přes sto let (Cáceres 1998).

Produkce efípií je nejvyšší v období před kolapsem populace (Nykänen et al. 2009), kdy se zhoršují podmínky pro život jako teplota, predace a dostupnost potravy (Jeppesen et al. 2003). Různé druhy jsou různě aktivní v produkci efípií (Jankowski & Straile 2003). Při horších podmínkách tvoří perloočky více efípií, a proto je v severských oblastech vyšší poměr efípií vůči karapaxům (až 40 %) oproti temperátním oblastem, kde bývá tento poměr i méně než 1) (Bjerring et al. 2009). Při vyšším ohrožení predací rybami perloočky tvoří více a menších efípií (Jeppesen et al. 2003).

#### **4.3.3 Klanonožci (Copepoda)**

Na rozdíl od perlooček nemají klanonožci chitinový krunýř, který by se zachovával v sedimentu (např. Rautio et al. (2000)). Někdy mají i odolná vajíčka s velmi dlouhou životností (Hairston et al. 1995; Gyllström & Hansson 2004), která se mohou zachovávat v sedimentu (Frey 1986). Na Svalbardu byly do roku 2012 zaznamenány 2 druhy vznášivek (Calanoida), 4 druhy buchanek (Cyclopoida), 3 druhy plazivek (Harpacticoida) a 2 parazitické druhy (Siphonostomatoida).

#### 4.3.4 Vířníci (Rotifera)

Vířníci jsou běžnou součástí sladkovodního zooplanktonu a nechybí ani v arktických jezerech. Existují i přisedlé druhy a druhy plazící se po podkladu. Jsou to velmi drobní živočichové, kteří mají někdy ztlustlou kutikulu, která tvoří krunýř (loriku), nikdy však chitinozní. Vířníci tudíž nemají schránky, které by se zachovávaly v paleolimnologickém záznamu příliš dlouho. Jejich trvalá vajíčka se občas zachovávají, v paleolimnologii se však nepoužívají (Frey 1986). Na Svalbardu bylo do roku 2012 popsáno celkem 173 druhů vířníků ve vodách i dalších vlhkých habitatech.

#### 4.3.5 Želvušky (Tardigrada)

Želvušky nelze řadit mezi zooplankton, mají ale chitinozní kutikulu, která se někdy zachovává v sedimentech v jezerech polárních oblastí (Bernardová et al. 2012). Zřejmě je to způsobeno nízkými teplotami a malým množstvím spásačů v těchto oblastech (Cromer et al. 2008).

### 5 Perloočky (Cladocera)

Perloočky jsou primárně sladkovodní skupinou drobných lupenonohých korýšů (Crustacea: Branchiopoda). Jsou běžnou součástí zooplanktonu různých typů vod (Korhola & Rautio 2001), nežijí však pouze v pelagiálu. Některé druhy žijí v litorálu vázané na různé typy substrátu nebo na ponořená makrofyta (Frey 1986). Perloočky mají heterogenní rozmístění v rámci jezera v závislosti na hloubce, predaci a dalších faktorech (Nevalainen 2011).

Jejich tělo je u většiny druhů kryto schránkou (karapax) přeloženou na dorzální straně těla, která je tvořená chitinem. Hlava není krytá karapaxem, ale má vlastní hlavový štít. Bosminidae a Chydoridae mají hlavové póry, které lze využít k identifikaci druhů (např. Nevalainen et al. (2012)). Mají více párů končetin na hlavě i na hrudi, které tvoří filtrační aparát, a postabdomen s drápkem. Někdy mívají výběžek na konci těla výběžek – spina (mucro). Délka spiny (rod *Daphnia*) nebo mucra (rod *Bosmina*) závisí na predčním tlaku, turbiditě a na teplotě vody (Kerfoot 1981). Během svého růstu několikrát svlékají starý karapax, který se zachovává v sedimentu (Hann 1989). V dobrých podmínkách se co nejrychleji množí asexuálně partenogenetické samice. Při zhoršení podmínek (většinou koncem sezóny) se z některých vajíček vylíhnou samci, kteří oplodní samice (gamogenetické rozmnožování), které vytvoří trvalá diploidní vajíčka, která jsou krytá modifikovanou částí

karapaxu – efiípiem. Zooplankton, a tedy i perloočky, hraje klíčovou roli ve fungování jezera (Jeppesen et al. 2011). Jsou ve střední pozici v potravních sítích jako důležitý zdroj potravy pro ryby a bezobratlé predátory a jako významní spásači řas a detritu. Díky své prostřední pozici v potravních sítích jsou dobrými paleolimnologické indikátory (Jeppesen et al. 2001c).

Tato skupina je známá již z období prvohor (Fryer 1987). V současnosti je známo přes 600 druhů, ale druhů je zřejmě mnohem více (Forró et al. 2008), jelikož mají perloočky velkou skrytou diverzitu v podobě kryptických druhů (Belyaeva & Taylor 2009). Druhy mezi sebou velmi často hybridizují a tvoří polyploidní druhy (Colbourne et al. 1998). Proto je systematika perlooček stále nejistá (deWaard et al. 2006; Korhola & Rautio 2001).

### **5.1 Perloočky Arktidy a Svalbardu**

Množství druhů klesá se zeměpisnou šířkou (Hebert & Hann 1986). Perloočky limituje extrémní klima Arktidy, hlavně krátká sezóna, nedostatek potravy a nízké teploty (Hebert & Hann 1986). Nízké teploty mohou limitovat perloočky přímo snížením metabolismu a reprodukce nebo nepřímo přes dostupnost zdrojů a predaci. Predace je v polárních oblastech relativně nízká (na Svalbardu nežijí ryby), a proto je zde více velkých pelagických druhů (Brooks & Dodson 1965b). V arktických oblastech bývá během krátké vegetační sezóny jen jedna partenogenetická generace perlooček, po níž následuje gamogeneze, při níž se produkují trvalá vajíčka (Stross & Kangas 1969). Produkují zde větší množství trvalých vajíček, protože je tu chladno, krátké vegetační období a málo potravy (Bjerring et al. 2009). Arktické druhy perlooček bývají také více pigmentované, protože jsou zdejší jezera většinou mělká a čistá a slunce zde v létě svítí velmi intenzivně (Colbourne et al. 1998).

V mladších jezerech (například v oblastech, které byly zaledněné) bývá menší diverzita a jsou obývána kosmopolitnějšími druhy s širší ekologickou tolerancí (Samchyshyna et al. 2008; Hebert & Hann 1986). Vyšší počet druhů je v oblastech, kde bylo v pleistocénu refugium bez ledovce. Nově vzniklá jezera mohou rychle obsadit pionýrské druhy, ale ostatní se šíří pomalu (Hebert & Hann 1986).

V celé Arktidě žije celkem asi 69 druhů perlooček (Vincent & Laybourn-Parry (2008) podle Hebert & Hann (1986)). Fauna Svalbardu je ochuzená kvůli své odlehlosti a historii zalednění. Do roku 2012 bylo zaznamenáno 11 zástupců podřádu Cladocera (Bertram & Lack 1938; Zawisza & Szeroczyńska 2011; Janiec 1996; Samchyshyna et al. 2008), která se však rozpadají na více druhových komplexů (komplexy kryptických druhů), které mohou mít jiné preference (Belyaeva & Taylor 2009). V rámci podřádu Cladocera 8 druhů perlooček skupiny

Anomopoda, 1 druh skupiny Ctenopoda) a 1 zástupce řádu Notostraca (*Lepidurus arcticus* (Pallas 1793)). Zástupci jednotlivých čeledí (prokazatelně se vyskytující v jezerech na Svalbardu) a jejich ekologie je stručně uvedena níže.

### **Čeď Bosminidae**

*Bosmina longirostris* Müller 1785 je malá pelagická (Chen et al. 2010) perloočka, která se vyskytuje v celé holarktické oblasti. Běžnější však bývá v teplejších oblastech (Nevalainen et al. 2013b). Typicky preferuje eutrofní vody (Galbarczyk-Gasiorowska et al. 2009; Korhola 1999; Bjerring et al. 2009; Chen et al. 2010). Snáší relativně dobře predační tlak (Nykänen et al. 2009).

*Eubosmina longispina* (Müller 1785) je rovněž malá pelagická perloočka (Korosi & Smol 2011); Korosi & Smol 2011). Narozdíl od *B. longirostris* je trochu větší a preferuje oligotrofní vody (Chen et al. 2010; Luoto et al. 2013; Bjerring et al. 2009; Korhola 1999). Je považována za euplanktonní druh, který žije v hlubších jezerech (Luoto et al. 2013; Nevalainen & Luoto 2012). Preferuje vody s nižším pH – i acidifikované (Bjerring et al. 2009; Korhola 1999; Chen et al. 2010). Zdá se, že nemá vyhraněné teplotní preference (Nevalainen et al. 2013b).

### **Čeď Chydoridae**

*Acroperus harpae* (Baird 1835) je středně velká perloočka, která preferuje oligotrofní vody s nízkým pH (Korhola 1999; Bjerring et al. 2009; Chen et al. 2010; Luoto et al. 2013). Žije v litorálu v blízkosti makrofyt (Chen et al. 2010; Nevalainen et al. 2013b). Preferuje chladné vody (Kamenik et al. 2007; Luoto & Nevalainen 2012).

*Alona guttata* Sars 1862 je malá perloočka, vyskytující se na dně jezer v blízkosti vodních rostlin a mechů (Chen et al. 2010; Nevalainen et al. 2013b). Preferuje spíše teplejší (Luoto et al. 2013; Nevalainen et al. 2013b; Bjerring et al. 2009), ale většinou méně úživné vody (Luoto et al. 2013; Chen et al. 2010).

*Chydorus sphaericus* (Müller 1785) je běžný druh. Je téměř všudypřítomný (Luoto et al. 2013; Nevalainen et al. 2013b), ale je to komplex více ekologicky a geograficky odlišných druhů (Belyaeva & Taylor 2009). Je to malá perloočka žijící v různých habitatech na dně a v litorálu (Nevalainen et al. 2013b). Preferuje eutrofní vody, ale může být i v jiných (Luoto et al. 2013). Často dominuje v extrémních podmínkách (eutrofie nebo naopak ultraoligotrofie,

acidifikace, nízké teploty) (Kamenik et al. 2007; Luoto & Nevalainen 2012; Luoto et al. 2013; Chen et al. 2010).

Také zde byl zaznamenán *Eurycercus* sp.

### **Čeď Daphniidae**

Tato čeď má stále nejistou taxonomii (např. Glagolev (1986); Petrusek et al. (2008)). Každý druh skupiny může mít jiné nároky (Luoto et al. 2013). Je to skupina velkých pelagických druhů (Bjerring et al. 2009; Korosi & Smol 2011; Chen et al. 2010). Tyto velké druhy jsou nápadné, a proto jsou Daphniidae citlivé na rybí predaci (Jeppesen et al. 2001a). Preferují úživnější vody (Chen et al. 2010; Luoto et al. 2013) a mají velké nároky na fosfor a vápník (Shapiera et al. 2011; Wærvågen et al. 2002; Hessen & Alstad Rukke 2000). Na Svalbardu byly v literatuře zaznamenány druhy: *Daphnia pulex*, *D. tenebrosa*, *D. longiremis*, *D. pulicaria*, *Daphnia longispina*, *D. middendorffiana* a *D. umbra*. *Daphnia tenebrosa* a *D. middendorffiana* žijí pouze v arktických oblastech (Colbourne et al. 1998).

### **Čeď Macrothricidae**

Macrothricidae jsou bentické perloočky (Nevalainen et al. 2012). Na Svalbardu byl nalezen *Macrothrix hirsuticornis* Norman and Brady 1867, *Macrothrix hirsuticornis arctica* (Sars 1890) a *Ophyroxus gracilis*.

### **Čeď Sididae**

Sididae jsou narození od předchozích čeledí stejnonohé perloočky (Ctenopoda). Na Svalbardu byla nalezena *Sida crystallina* (Müller 1776). Je to velká perloočka žijící v zárostech makrofyt (Fairchild 1981).

## **5.2 Zachovávání perlooček v sedimentech jezer**

### **Části těl a exuvie**

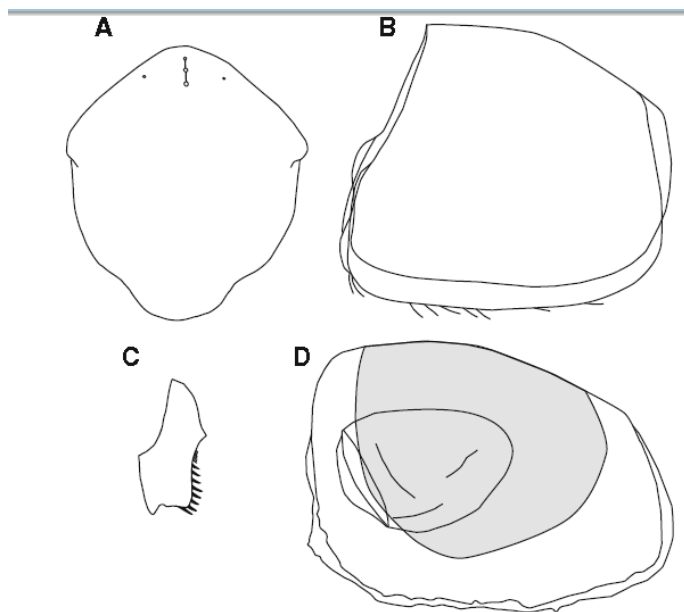
Většina perlooček se v sedimentu zachovává dobře díky své chitinozní schránce (Hofmann 1987; Frey 1986). Na dno sedimentují po smrti a po svlékání zbytky perlooček, které jsou postupně degradovány. Různé různé druhy a různé části jejich těl se v sedimentu zachovávají různě (Frey 1986; Sarmaja-Korjonen 2007). V sedimentu se nachází hlavně rozpadlé části těl perlooček (Frey 1960), jako hlavové štíty, karapaxy (nebo jejich poloviny),

postabdomeny a efípie – obaly trvalých vajíček (Frey 1986). V menší míře také mandibuly, postabdominální drápky, fragmenty končetin a další drobné části těl. Z těchto zbytků je možné určit druhy (nebo druhové komplexy), které se v jezeře vyskytovaly, případně některé další parametry (Szeroczyńska & Sarmaja-Korjonen 2007; Korosi & Smol 2012a; Korosi & Smol 2012b; (Nevalainen et al. 2012). Při kvantifikaci jednotlivců je třeba brát v úvahu, že některé části těl jsou párové a jiné ne. Nález jednoho karapaxu je například ekvivalentní nálezu dvou hlavových štítů, aby reprezentoval jedince (Bjerring et al. 2009). Z množství různých částí těl v sedimentu lze posoudit, jaké byly v minulosti populační hustoty partenogeneticky se množících jedinců. Z množství efípií lze zase posoudit, do jaké míry se minulé populace množily sexuálně (Nykänen et al. 2009).

Perloočky se na konci každého instaru svlékají (Nykänen et al. 2009). Rychlost růstu je různá u různých druhů a mění se s podmínkami prostředí, například dostupností zdrojů a interakcemi mezi druhy (Straile & Geller 1998). Produkce exuvií je pro každý druh jiná a mění se během sezóny a s teplotou (Nykänen et al. 2009). Mladší jedinci se svlékají častěji než starší. Větší druhy mívají více instarů (Bottrell 1975). Z poměru exuvií a mrtvých těl v sedimentu lze usuzovat, jaké bylo věkové složení populace (Kerfoot 1981).

V sedimentu se zachovávají trvalá vajíčka různých skupin organismů (buchanky, vířníci apod.) (Brendonck & De Meester 2003; Jeppesen et al. 2001c). Efípie se v sedimentu zachovávají po dlouhou dobu a lze z jejich proporce usuzovat na populační dynamiky v minulosti (Keller & Spaak 2004). Ne všechna efípie však končí v sedimentu. Některá odplují ke břehu (Pietrzak & Slusarczyk 2006; Slusarczyk & Pietrzak 2008). Proto jejich počet v sedimentu nemusí odpovídat populační hustotě (Jankowski & Straile 2003). Tvar a povrchové struktury efípií se liší mezi jednotlivými druhy. Mají morfologické znaky, které umožňují identifikaci ze zbytků (Szeroczyńska & Sarmaja-Korjonen 2007). Efípie nalezená v sedimentu lze nechat vylíhnout a analyzovat jejich genetické vlastnosti (tzv. resurrection ecology) (Kerfoot et al. 1999; Keller & Spaak 2004). Trvalá vajíčka lze použít k rekonstrukcím historické početnosti a velikostního složení populace, genetického složení populace a mikroevoluce planktonních organismů (Jankowski & Straile 2003).





**Obr. 4 Příklad subfosilních zbytků (*Alona cf. bergi*). A) hlavový štít, B) karapax, C) postabdomen, D) efípium. Převzato z Nevalainen et al. (2012).**

#### ***Vliv podmínek na zachování***

Zbytky těl se cestou do sedimentu a v sedimentu rozkládají (Frey 1986). Mezi produkcí ve vodním sloupci a sedimentací zbytků těl není přímý vztah (Alric & Perga 2011). Kvůli tafonomickým procesům, které probíhají po smrti organismu, se některé zbytky ztrácí (Behrensmeyer & Kidwell 1985). Proto může být ve vzorcích z vodního sloupce více druhů než v kórech odebraných ze sedimentů stejného jezera (Zawisza & Szeroczyńska 2011). Může to mít však i jiné příčiny. Zamrznání jezera až na dno, hrubý sediment, velké výkyvy teplot, chemické složení vody, to vše může přispívat k destrukci zbytků těl (Zawisza & Szeroczyńska 2011; Sarmaja-Korjonen 2007). Vzorek ze sedimentu při porovnání se vzorkem z vodního sloupce může obsahovat chyby v reprezentaci druhového složení (Kattel et al. 2007).

Také dochází k přesunům sedimentu do hlubších částí jezera. Odtud bývá většinou odebírán kór. Resuspenze a následná redepozice způsobené mícháním jezera a dna může mít velký podíl na zkreslení výsledků (Nykänen et al. 2009). Na sílu těchto procesů má vliv morfometrie jezera (Blais & Kalff 1995). V sedimentech se nachází i alochtonní materiál z povodí jezera a materiál z mělkých částí jezera (Jeppesen et al. 2001c; Frey 1988). Proto mohou být epilimnetické druhy více reprezentované v sedimentu než by se z jejich početnosti ve vodním sloupci očekávalo (Nykänen et al. 2009). Ale litorální druhy také mohou sedimentovat v místech, kde uhynuly (Nevalainen 2011).

### ***Které druhy se zachovávají v sedimentu***

Exoskelet perlooček se n rozdíl od buchanek a vírníků dobře zachovává v sedimentu (Alric & Perga 2011; Nykänen et al. 2009). Některé druhy se zachovávají lépe než jiné (Frey 1986; Hann 1989; Sarmaja-Korjonen 2007; Nykänen et al. 2009; Rautio et al. (2000). Také různé části těl jsou rozdílně odolné vůči rozkladu při cestě do sedimentu a v něm (Frey 1986; Sarmaja-Korjonen 2007).

Zástupci čeledi Bosminidae a Chydoridae se díky svému tvrdému exoskeletonu zachovávají v sedimentu dobře. Bentické druhy (Chydoridae) mívají silnější karapaxy, jelikož potřebují větší mechanickou ochranu v sedimentu (Jeppesen et al. 2001c). Zástupci čeledi Daphniidae a další skupiny mají měkčí exoskeleton, který se moc často nezachovává. V sedimentu jsou nacházeny spíše menší části těl zástupců čeledi Daphniidae (postabdominální drápky a eřípie), zatímco hlavové štíty a karapaxy jen vzácně (Frey 1986; Hann 1989; Rautio et al. 2000; Frey 1960), proto bývají ve studiích porovnávajících početnost v sedimentu a ve vodním sloupci v sedimentu podhodnocené (Nykänen et al. 2009). Může to být jejich snadnější degradací, ale také nevhodným zpracováním vzorku. Některé části se například mohou ztratit při špatném výběru velikosti síta při proplachování sedimentu (Alric & Perga 2011; Nykänen et al. 2009).

## **6 Paleolimnologie**

Paleolimnologie se zabývá analýzou sedimentů vnitrozemských vod. Je zvláště užitečná v polárních oblastech, kde chybí dlouhodobé sledování podmínek prostředí (Birks et al. 2004a). Sedimenty jsou archivem historických změn prostředí v jezeře, ale i jeho okolí (Korhola & Rautio 2001; Battarbee 2000). Změny společenstev lze využít pro rekonstrukce změn v jezeře (Bennion et al. 2011). Pro rekonstrukci historických podmínek ze zbytků perlooček je potřeba nejdříve znát faktory, které ovlivňují jejich početnost a distribuci v současnosti (Whiteside & Swindoll 1988). Paleolimnologie dále zkoumá chemické, fyzikální a mineralogické složení sedimentu (Birks et al. 2004a). Ze znalosti odpovědi ekosystémů na změny v minulosti lze předpovídat, jaké budou změny v budoucnosti (Prowse et al. 2006; Hann 1989). Pro nejpřesnější odhady vývoje faktorů je nejlepší použít přístup s více proxy indikátory (Jeppesen et al. 2001c).

Jak již bylo řečeno, v sedimentu se zachovávají organismy, které mají pevné schránky (z chitinu, křemičitanu nebo uhličitanu vápenatého). Kromě planktonních korýšů jsou to řasy

rozsivky (Diatomeae), které mají křemičité schránky (Jones & Birks 2004) a zástupci dvojkřídlého hmyzu pakomáři (Chironomidae), kteří mají chitinizované hlavové kapsule (např. Brooks & Birks (2004). Dále se zachovávají lasturnatky (Ostracoda), želvušky (Tardigrada) a v menší míře také zbytky ryb a měkkýšů (Prowse et al. (2006) podle Smol (2009)). Také se v sedimentu často zachovávají vajíčka různých živočichů, která bývají odolná, aby přečkala nepříznivá období (Brendonck & De Meester 2003). Také se zachovávají velké i malé části rostlin vodních i terestrických (pylová zrna a spory, semena, pletiva) (Birks et al. 2004b). Nyní se budu věnovat perloočkám.

Analýzou složení společenstev subfosilních perlooček lze rekonstruovat historii jezera (Jeppesen et al. 2001c; Chen et al. 2010; Nykanen et al. 2010; (Davidson et al. 2011). Z vyvozených vztahů společenstev perlooček k určitým faktorům v současnosti lze pomocí statistických metod tvořit modely pro rekonstrukce historických změn faktorů ze zbytků organismů v sedimentech jezer. Modely se vytváří na základě dat z mnoha jezer na velkém gradientu parametrů prostředí a měly by být založeny na přímých kauzálních vztazích (Guisan & Zimmermann 2000).

K rekonstrukcím se nepoužívají pouze jednotlivé indikátorové druhy, ale celé skupiny druhů i ekologické skupiny perlooček (například makrofytní druhy pro rekonstrukci dostupnosti habitatů) a jejich vlastnosti (například velikost těla pro rekonstrukci predace) (Barnett et al. 2007). Výsledky preferencí jednotlivých druhů nemusí být ve všech případech použitelné. V jiných klimatických zónách nebo na různých kontinentech mohou žít různé poddruhy s různými preferencemi (Luoto et al. 2013). Proto by se měly používat modely vyvinuté ve stejných oblastech. Není dobré se spoléhat na využití jedné proxy proměnné. Výsledky rekonstrukcí vyvozených z různých proxy dat je dobré posuzovat společně, a tak získat spolehlivější obraz historie jezera ((Smol 2010).

## **6.1 Preference perlooček a modely**

Různé druhy jsou perlooček jsou adaptované na své optimum a mají určitý rozsah podmínek, které jsou schopny tolerovat (Davidson et al. 2010; Jeppesen et al. 2001c). Tyto podmínky formují společenstva. Proto lze subfosilní společenstva použít k rekonstrukcím různých faktorů (Jeppesen et al. 2001c; Luoto et al. 2011). Společenstva ovlivňuje více faktorů najednou, tyto faktory se mohou navzájem ovlivňovat (Davidson et al. 2010; Luoto et al. 2011). Nejdůležitější faktory formující společenstva perlooček jsou popsány níže.

### 6.1.1 Teplota a klima

Teplota je jedním z hlavních faktorů strukturujících společenstvo perlooček. Ve studii velkého počtu jezer na širokém gradientu klimatu ve Finsku vyšla jako nejdůležitější faktor ovlivňující distribuci druhů perlooček červencová teplota vzduchu, která také korelovala s klimatem (kromě teploty vyšly také okrajové efekty nadmořské výšky, vodivosti a rozpuštěného kyslíku) (Nevalainen et al. 2013b). Také na časové škále v holocénu byla distribuce různých druhů závislá na klimatu té doby. Teplomilnější druhy byly početnější v teplých obdobích holocénu, zatímco chladnomilnější byly početnější v chladných obdobích (Nevalainen et al. 2013b). Teplota vyšla jako důležitý faktor i v jiných studiích ve Skandinávii (Korhola 1999; Rautio 2001). V Alpách vyšla důležitá závislost na klimatu (např. Kamenik et al. (2007)). Teplota ovlivňuje distribuci perlooček přímo i nepřímo. Mění metabolismus a rychlost reprodukce (de Eyto & Irvine 2001). Teplota u některých mění velikost těl a vajíček. V chladnější vodách je méně větších efipií (Green 1966). Z poměru efipií ku karapaxům v sedimentu u zástupců čeledi Bosminidae (Jeppesen et al. 2003) a Chydoridae (Sarmaja-Korjonen 2004) lze také odvodit informaci o změnách teploty. Také nepřímé vlivy teploty mají vliv na společenstva. S teplotou totiž souvisí například dostupnost potravy a živin obecně, habitatů - makrofyta, charakter sedimentu, množství kyslíku, světelné podmínky a další podmínky (Amsinck et al. 2003; Bjerring et al. 2009 ; Chen et al. 2010; Richard Albert et al. 2010). Teplota vzduchu nebo vody je tedy základním parametrem, který se obvykle ze subfosilií perlooček rekonstruuje (modeluje) (např. Lotter et al. (1997); Korhola (1999); Duigan & Birks (2000)).

### 6.1.2 Hloubka

Změny hloubky jezera (respektive výšky hladiny) mají zásadní vliv na dostupnost habitatů a na osvětlení dna. Výška hladiny ovlivňuje relativní poměr litorální a pelagické zóny jezera. V mělkém jezeře bývá větší podíl litorálu vůči pelagiálu, a tak i druhů perlooček preferujících tyto habitáty (Keller & Conlon 1994). V hlubších jezerech je více pelagických druhů a více ryb, tedy i predace (Sweetman & Smol 2006). Proto je jejich poměr často používán pro rekonstrukci změn hloubky jezera (např. Nevalainen et al. (2013a); Korhola et al. (2005); Nevalainen et al. 2011)). Na jejich poměr však mohou mít vliv i jiné faktory, což může způsobit chyby v interpretaci (Frey 1986).

Hloubka vyšla jako nejdůležitější nebo jeden z nejdůležitějších faktorů determinujících společenstva perlooček v mnoha studiích z různých oblastí (Jeziorski et al.

2012; Sweetman & Smol 2006; Korhola 1999 ; Korosi & Smol 2011; Korhola et al. 2000). Ve Skandinávii i v jiných oblastech byly vyvinuty kvantitativní modely pro rekonstrukci maximální hloubky jezera (Korhola et al. 2000; Nevalainen et al. 2011). Hloubka vody má také vliv na osvětlení dna jezera, které má vliv na bentickou produkci a tedy i na množství potravy a dostupnost habitatů pro bentické perloočky (Bjerring et al. 2009; Nevalainen & Luoto 2012).

### 6.1.3 Chemické složení

Různé druhy perlooček mají různé nároky na množství **vápníku** ve vodě (Wærvågen et al. 2002). Vápník je důležitou stavební jednotkou exoskeletonu koryšů (Jeziorski et al. 2008a). Množství vápníku vyšlo jako jeden z nejdůležitějších faktorů ovlivňujících společenstvo perlooček (Wærvågen et al. 2002; DeSellas et al. 2008). Relativně malou potřebu vápníku mají zástupci čeledi Bosminidae (Wærvågen et al. 2002), naproti tomu velké nároky má *Daphnia pulex*, která rostla a množila se v laboratorních experimentech hůře při hodnotách menších než  $1,5 \text{ mg.l}^{-1}$  (Ashforth & Yan 2008). Nároky však mohou být různé u různých poddruhů komplexu. Ostatní druhy perlooček nemají tak úzký vztah k obsahu vápníku. Vliv množství vápníku se těžko odděluje od vlivu pH, navíc nároky druhů jsou variabilní, a proto je použití perlooček pro rekonstrukce obsahu Ca komplikované (Jeziorski et al. 2012).

**Kyselost (pH)** může také ovlivňovat distribuci perlooček (Nilssen & Sandoy 1990). Složení společenstva perlooček lze použít k rekonstrukci acidifikace (Jeziorski et al. 2008b). Kyselost má vliv na početnost ryb (predaci) a makrofyta, a tak nepřímo na perloočky.

### 6.1.4 Úživnost a dostupnost habitatů

Množství živin má vliv na primární produkci jezera, která je potravou pro perloočky. V arktických oblastech je nedostatek živin velmi limitujícím faktorem pro produkci jezera. Množství fosforu tedy nemá přímý vliv na perloočky, ale ovlivňuje je přes množství potravy a dostupnost habitatů (Lotter et al. 1998). Ve studii z finských mělkých jezer vyšel jako nejdůležitější faktor ovlivňující složení společenstva perlooček celkový obsah **fosforu** (méně také teplota a hloubka jezera) (Luoto et al. 2013). V mnoha dalších studiích z různých oblastí také vyšlo množství fosforu jako důležitý faktor pro distribuci perlooček (např. Lotter et al. (1998); Richard Albert et al. (2010); Sweetman & Smol 2006; Chen et al. 2010). Perloočky mají relativně úzké tolerance pro množství fosforu, a proto se hodí při rekonstrukcích množství fosforu (Chen et al. 2010; Lotter et al. 1998). Subfosilie perlooček lze také využít

pro rekonstrukci vývoje eutrofizace (Shumate et al. 2002; Chen et al. 2010). Díky střední pozici v potravních sítích a skutečnosti, že jsou druhy bentické i pelagické, jsou výborným indikátorem trofického stavu jezera a změn potravních sítí (Davidson et al. 2011).

Dostupnost **habitátů** (například množství makrofyt) pro různé druhy perlooček je ovlivněna úživností (Chen et al. 2010). Množství makrofyt je ovlivňováno různými faktory (Willby et al. 2000). Více makrofyt bývá v méně úživných jezerech. V Irských jezerech byl zjištěn pokles s makrofyty asociovaných druhů perlooček a vzrůst pelagických druhů s rostoucím množstvím fosforu v jezeře (Chen et al. 2010). Jeppesen (1998) vyvinul model pro rekonstrukci množství makrofyt pomocí pelooček asociovaných na makrofyta (shrnul Jeppesen et al. (2001c)). Zástupci čeledi Chydoridae mají své preferované habitáty v rámci litorálu (jako kamenité, bahnité nebo písčité dno) (Hann 1989). Některé druhy perlooček však nejsou nutně vázané na konkrétní habitat, například *Chydorus sphaericus* bývá početný, když je hodně makrovegetace, ale je početný i ve vodních květech sinic v živinově bohatých jezerech nebo v oligotrofních horských jezerech bez vegetace (Jeppesen et al. 2001c, Sacherová et al. 2006).

Také množství **dusíku** má vliv na společenstva. Velikost zástupců čeledi Bosminidae ve studii povrchových sedimentů Kanadských jezer korelovala s množstvím dusíku v těchto jezerech. Jedinci byly větší při nižším obsahu dusíku (Korosi & Smol 2011), podobně jako u množství fosforu, kdy jsou jedinci také větší, pokud mají méně dostupných živin.

### 6.1.5 Predace

Predace, ať už způsobená rybami nebo bezobratlými predátory, má top-down efekt na společenstvo (Jeppesen et al. 2001b). Mění velikostní složení společenstva, množství i velikost efípií, a také velikost výběžků na těle perlooček (Korosi & Smol 2011; Chen et al. 2010). Zooplanktivorní ryby se krmí selektivně na větších druzích a jedincích zooplanktonu (Brooks & Dodson 1965a). Ryby mohou mít vliv na poměr litorálních a planktonních druhů, tím že preferují velké druhy (Blumenshine et al. 2000). Subfosilie perlooček se proto využívají pro rekonstrukci změn predčního tlaku (Amsinck et al. 2005; Jeppesen et al. 2001b; Perga et al. 2010). S intenzitou predace se mění i velikost a množství efípií perlooček (Jeppesen et al. 2002).

## 7 Závěr

Arktické oblasti jsou díky malému přísunu energie málo produktivní, mají jednodušší potravní sítě a každá změna parametrů prostředí se zde rychle promítne. To platí zejména pro sladkovodní jezera, na jejichž dně se v sedimentech shromažďují zbytky organismů, které daný ekosystém obývaly v minulosti. Tyto zbytky jsou využívány v paleolimnologických studiích, kdy je pomocí rekonstrukce minulých společenstev a jejich známých nároků na parametry prostředí odvozováno, jaký byl minulý vývoj jezer. Rekonstrukce minulého vývoje pak umožňuje vytvořit modely, které naopak mohou odhadovat, jak se systémy budou vyvíjet v budoucnosti podle předpokládaných scénářů změn prostředí, zejména klimatu.

Jednou z oblastí, která je díky většímu počtu jezer a dostupnosti zkoumána, je souostroví Svalbard. Na Svalbardu dominují jezera ledovcového původu a jezera na příbřežních plošinách (strandflats). Většinou se jedná o jezera oligotrofní, poměrně málo oživená.

V jezerech Svalbardu bylo dosud nalezeno (v pelagiálu nebo v sedimentu) celkem 11 druhů perlooček. Jedná se o druhy *Chydorus sphaericus*, *Chydorus arcticus*, *Alona guttata*, *Acroperus harpae*, *Eurycerus* sp. (čeleď Chydoridae), *Bosmina longirostris*, *Eubosmina longispina* (č. Bosminidae), *Daphnia pulex* – group (č. Daphniidae), *Ophyroxus gracilis*, *Macrothrix hirsuticornis* (č. Macrothricidae) a *Sida crystallina* (č. Sididae). Nejčastěji se zachovávají schránky a hlavové štíty zástupců čeledi Chydoridae a Bosminidae, a dále postabdominální drápky (nebo celé postabdomeny) všech ostatních perlooček. Podle tvaru samotného již lze odvodit některé parametry prostředí, jako jsou predační tlak, teplota vody, turbidita, z četností a druhového složení pak další parametry jako výška hladiny nebo pH.

Paleolimnologické modely se nejčastěji zaměřují na rekonstrukci vývoje teploty, pH, trofie, výšky hladiny, z některých druhů perlooček lze odvodit i vývoj obsahu vápníku, obsahu iontů (salinita) nebo množství fosforu a dusíku. Ze zastoupení zástupců čeledi Chydoridae, kteří jsou v jezerech Svalbardu nejhojnější, bude (podle zahrnutých studií) možné provést rekonstrukci minulého vývoje minimálně u faktorů kolísání hladiny a teploty. Závěrem lze tedy říci, že analýza subfossilních zbytků perlooček je vhodným nástrojem pro rekonstrukci minulého vývoje jezera i oblasti, kde se nachází, a měla by umožnit i vytvoření modelu simulujícího budoucí vývoj daného ekosystému.

## 8 Seznam literatury

- Alric, B., & Perga, M. E. (2011). Effects of production, sedimentation and taphonomic processes on the composition and size structure of sedimenting cladoceran remains in a large deep subalpine lake: paleo-ecological implications. *Hydrobiologia*, 676(1), 101-116.
- Amsinck, S. L., Jeppesen, E., & Landkildehus, F. (2005). Relationships between environmental variables and zooplankton subfossils in the surface sediments of 36 shallow coastal brackish lakes with special emphasis on the role of fish. *Journal of Paleolimnology*, 33(1), 39-51.
- Amsinck, S. L., Jeppesen, E., & Ryves, D. (2003). Cladoceran stratigraphy in two shallow brackish lakes with special reference to changes in salinity, macrophyte abundance and fish predation. *Journal of Paleolimnology*, 29(4), 495-507.
- Anisimov, O. A., Fitzharris, B., Hagen, J. O., Jefferies, R., Marchant, H., Nelson, F., Prowse, T. & Vaughan, D. G (2007). Polar regions (arctic and antarctic). *Climate change*, 15, 653-685.
- Andersson, T., Forman, S. L., Ingólfsson, Ó., & Manley, W. F. (2000). Stratigraphic and morphologic constraints on the Weichselian glacial history of northern Prins Karls Forland, western Svalbard. *Geografiska Annaler: Series A, Physical Geography*, 82(4), 455-470.
- Ashforth, D., & Yan, N. D. (2008). The interactive effects of calcium concentration and temperature on the survival and reproduction of *Daphnia pulex* at high and low food concentrations. *Limnology and Oceanography*, 53(2), 420.
- Barnett, A. J., Finlay, K., & Beisner, B. E. (2007). Functional diversity of crustacean zooplankton communities: towards a trait-based classification. *Freshwater Biology*, 52(5), 796-813.
- Battarbee, R. W. (2000). Palaeolimnological approaches to climate change, with special regard to the biological record. *Quaternary Science Reviews*, 19(1), 107-124.
- Behrensmeyer, A. K., & Kidwell, S. M. (1985). Taphonomy's contributions to paleobiology. *Paleobiology*, 105-119.
- Belyaeva, M., & Taylor, D. J. (2009). Cryptic species within the *Chydorus sphaericus* species complex (Crustacea: Cladocera) revealed by molecular markers and sexual stage morphology. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 50(3), 534-546.
- Bennion, H., Battarbee, R. W., Sayer, C. D., Simpson, G. L., & Davidson, T. A. (2011). Defining reference conditions and restoration targets for lake ecosystems using palaeolimnology: a synthesis. *Journal of Paleolimnology*, 45(4), 533-544.
- Bernardová, A., & Košnar, J. (2012). What do Holocene sediments in Petuniabukta, Spitsbergen reveal?. *Polish Polar Research*, 33(4), 329-345.
- Bertram, G. C. L., & Lack, D. (1938). Notes on the animal ecology of Bear Island. *The Journal of Animal Ecology*, 27-52.
- Betts-Piper, A. M., Zeeb, B. A., & Smol, J. P. (2004). Distribution and autecology of chrysophyte cysts from high Arctic Svalbard lakes: preliminary evidence of recent environmental change. *Journal of Paleolimnology*, 31(4), 467-481.



- Birks, H. J. B., Jones, V. J., & Rose, N. L. (2004a). Recent environmental change and atmospheric contamination on Svalbard as recorded in lake sediments—an Introduction. *Journal of Paleolimnology*, 31(4), 403-410.
- Birks, H. J. B., Monteith, D. T., Rose, N. L., Jones, V. J., & Peglar, S. M. (2004b). Recent environmental change and atmospheric contamination on Svalbard as recorded in lake sediments—modern limnology, vegetation, and pollen deposition. *Journal of Paleolimnology*, 31(4), 411-431.
- Bjerring, R., Becares, E., Declerck, S., Gross, E. M., Hansson, L. A., Kairesalo, T., Nykanen, M., Halkiewicz, A., Kornijów, R., Conde-Porcuna, J. M., Seferlis, M., Noges, T., Moss, B., Amsinck, S. L., Odgaard, B. V. & Jeppesen, E. (2009). Subfossil Cladocera in relation to contemporary environmental variables in 54 Pan-European lakes. *Freshwater Biology*, 54(11), 2401-2417.
- Blais, J. M., & Kalff, J. (1995). The influence of lake morphometry on sediment focusing. *Limnology and Oceanography*, 40(3), 582-588.
- Blumenshine, S. C., Lodge, D. M., & Hodgson, J. R. (2000). Gradient of fish predation alters body size distributions of lake benthos. *Ecology*, 81(2), 374-386.
- Bonilla, S., Villeneuve, V., & Vincent, W. F. (2005). Benthic and planktonic algal communities in a High Arctic lake: Pigment structure and contrasting responses to nutrient enrichment. *Journal of Phycology*, 41(6), 1120-1130.
- Bottrell, H. H. (1975). Generation time, length of life, instar duration and frequency of moulting, and their relationship to temperature in eight species of Cladocera from the River Thames, reading. *Oecologia*, 19(2), 129-140.
- Brendonck, L., & De Meester, L. (2003). Egg banks in freshwater zooplankton: evolutionary and ecological archives in the sediment. *Hydrobiologia*, 491(1-3), 65-84.
- Brooks, S. J., & Birks, H. J. B. (2004). The dynamics of Chironomidae (Insecta: Diptera) assemblages in response to environmental change during the past 700 years on Svalbard. *Journal of Paleolimnology*, 31(4), 483-498.
- Brooks, J. L., & Dodson, S. I. (1965a). Predation, body size, and composition of plankton. *Science*, 150(3692), 28-35.
- Brooks, J. L., & Dodson, S. I. (1965b). The effect of a marine planktivore on lake plankton illustrates theory of size, competition, and predation. *Science*, 150(3692), 28-
- Cáceres, C. E. (1998). Interspecific variation in the abundance, production, and emergence of *Daphnia* diapausing eggs. *Ecology*, 79(5), 1699-1710.
- Colbourne, J. K., Crease, T. J., Weider, L. J., Hebert, P. D., Dufresne, F., & Hobaek, A. (1998). Phylogenetics and evolution of a circumarctic species complex (Cladocera: *Daphnia pulex*). *Biological journal of the Linnean Society*, 65(3), 347-365.
- Cromer, L., Gibson, J. A., McInnes, S. J., & Agius, J. T. (2008). Tardigrade remains from lake sediments. *Journal of Paleolimnology*, 39(1), 143-150.
- Davidson, T. A., Bennion, H., Jeppesen, E., Clarke, G. H., Sayer, C. D., Morley, D., Odgaard, B. V., Rasmussen, P., Rawcliffe, R., Salgado, J., Simpson, G. L. & Amsinck, S. L. (2011). The role of cladocerans in tracking long-term change in shallow lake trophic status. *Hydrobiologia*, 676(1), 299-315.

- Davidson, T. A., Sayer, C. D., Perrow, M., Bramm, M., & Jeppesen, E. (2010). The simultaneous inference of zooplanktivorous fish and macrophyte density from sub-fossil cladoceran assemblages: a multivariate regression tree approach. *Freshwater Biology*, *55*(3), 546-564.
- de Eyto, E., & Irvine, K. (2001). The response of three chydorid species to temperature, pH and food. *Hydrobiologia*, *459*(1-3), 165-172.
- DeSellas, A. M., Paterson, A. M., Sweetman, J. N., & Smol, J. P. (2008). Cladocera assemblages from the surface sediments of south-central Ontario (Canada) lakes and their relationships to measured environmental variables. *Hydrobiologia*, *600*(1), 105-119.
- deWaard, J. R., Sacherova, V., Cristescu, M. E., Remigio, E. A., Crease, T. J., & Hebert, P. D. (2006). Probing the relationships of the branchiopod crustaceans. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, *39*(2), 491-502.
- Duigan, C. A., & Birks, H. H. (2000). The late-glacial and early-Holocene palaeoecology of cladoceran microfossil assemblages at Kråkenes, western Norway, with a quantitative reconstruction of temperature changes. *Journal of Paleolimnology*, *23*(1), 67-76.
- Fairchild, G. W. (1981). Movement and microdistribution of *Sida crystallina* and other littoral microcrustacea. *Ecology*, 1341-1352.
- Førland, E. J., Benestad, R., Hanssen-Bauer, I., Haugen, J. E., & Skaugen, T. E. (2012). Temperature and precipitation development at Svalbard 1900–2100. *Advances in Meteorology*, 2011.
- Forró, L., Korovchinsky, N. M., Kotov, A. A., & Petrusek, A. (2008). Global diversity of cladocerans (Cladocera; Crustacea) in freshwater. In *Freshwater Animal Diversity Assessment* (pp. 177-184). Springer Netherlands.
- Frey, D. G. (1960). The ecological significance of cladoceran remains in lake sediments. *Ecology*, 684-699.
- Frey, D. G. (1986). Cladocera analysis. *Handbook of holocene palaeoecology and palaeohydrology*. Wiley, Chichester, 667-692.
- Frey, D. G. (1988). Littoral and offshore communities of diatoms, cladocerans and dipterous larvae, and their interpretation in paleolimnology. *Journal of Paleolimnology*, *1*(3), 179-191.
- Fryer, G. (1987). A new classification of the branchiopod Crustacea. *Zoological Journal of the Linnean Society*, *91*(4), 357-383.
- Galbarczyk-Gąsiorowska, L., Gąsiorowski, M., & Szeroczyńska, K. (2009). Reconstruction of human influence during the last two centuries on two small oxbow lakes near Warsaw (Poland). *Hydrobiologia*, *631*(1), 173-183.
- Glagolev, S. M. (1986). Species composition of *Daphnia* in Lake Glubokoe with notes on the taxonomy and geographical distribution of some species. *Hydrobiologia*, *141*(1-2), 55-82.
- Green, J. (1966). Seasonal variation in egg production by Cladocera. *The Journal of Animal Ecology*, 77-104.
- Guisan, A., & Zimmermann, N. E. (2000). Predictive habitat distribution models in ecology. *Ecological modelling*, *135*(2), 147-186.

- Gyllström, M., & Hansson, L. A. (2004). Dormancy in freshwater zooplankton: induction, termination and the importance of benthic-pelagic coupling. *Aquatic Sciences*, 66(3), 274-295.
- Hairton Jr, N. G., Van Brunt, R. A., Kearns, C. M., & Engstrom, D. R. (1995). Age and survivorship of diapausing eggs in a sediment egg bank. *Ecology*, 1706-1711.
- Hann, B. J. (1989). Methods in quaternary ecology# 6. Cladocera. *Geoscience Canada*, 16(1).
- Hansson, L. A. (2004). Plasticity in pigmentation induced by conflicting threats from predation and UV radiation. *Ecology*, 85(4), 1005-1016.
- Hansson, L. A., Lindell, M., & Tranvik, L. J. (1993). Biomass distribution among trophic levels in lakes lacking vertebrate predators. *Oikos*, 101-106.
- Hebert, P. D., & Hann, B. J. (1986). Patterns in the composition of arctic tundra pond microcrustacean communities. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 43(7), 1416-1425.
- Hessen, D. O., & Alstad Rukke, N. (2000). The costs of moulting in Daphnia; mineral regulation of carbon budgets. *Freshwater Biology*, 45(2), 169-178.
- Hodkinson, I., & J Coulson, S. (2004). Are high Arctic terrestrial food chains really that simple?—The Bear Island food web revisited. *Oikos*, 106(2), 427-431.
- Hofmann, W. (1987). Cladocera in space and time: analysis of lake sediments. *Hydrobiologia*, 145(1), 315-321.
- Holland, M. M., & Bitz, C. M. (2003). Polar amplification of climate change in coupled models. *Climate Dynamics*, 21(3-4), 221-232.
- Humlum, O., Instanes, A., & Sollid, J. L. (2003). Permafrost in Svalbard: a review of research history, climatic background and engineering challenges. *Polar Research*, 22(2), 191-215.
- Chapin III, S., & Körner, C. (1994). Arctic and alpine biodiversity: patterns, causes and ecosystem consequences. *Trends in ecology & evolution*, 9(2), 45-47.
- Chen, G., Dalton, C., & Taylor, D. (2010). Cladocera as indicators of trophic state in Irish lakes. *Journal of Paleolimnology*, 44(2), 465-481.
- Ingolfsson, O. (2004). Outline of the geography and geology of Svalbard. *University of Iceland and UNIS*.
- Janiec, K. (1996). The comparison of freshwater invertebrates of spitsbergen (arctic) and King george island (antarctic). *Polish Polar Research*, 17(3-4), 173-202.
- Jankowski, T., & Straile, D. (2003). A comparison of egg-bank and long-term plankton dynamics of two Daphnia species, D. hyalina and D. galeata: Potentials and limits of reconstruction. *Limnology and Oceanography*, 48(5), 1948-1955.
- Jeppesen, E., Christoffersen, K., Landkildehus, F., Lauridsen, T., Amsinck, S. L., Riget, F., & Søndergaard, M. (2001a). Fish and crustaceans in northeast Greenland lakes with special emphasis on interactions between Arctic charr (*Salvelinus alpinus*), *Lepidurus arcticus* and benthic chydorids. *Hydrobiologia*, 442(1-3), 329-337.
- Jeppesen, E., Jensen, J. P., Amsinck, S., Landkildehus, F., Lauridsen, T., & Mitchell, S. F. (2002). Reconstructing the historical changes in Daphnia mean size and planktivorous

- fish abundance in lakes from the size of *Daphnia ephippia* in the sediment. *Journal of paleolimnology*, 27(1), 133-143.
- Jeppesen, E., Jensen, J. P., Lauridsen, T. L., Amsinck, S. L., Christoffersen, K., Søndergaard, M., & Mitchell, S. F. (2003). Sub-fossils of cladocerans in the surface sediment of 135 lakes as proxies for community structure of zooplankton, fish abundance and lake temperature. *Hydrobiologia*, 491(1-3), 321-330.
- Jeppesen, E., Jensen, J. P., Skovgaard, H., & Hvidt, C. B. (2001b). Changes in the abundance of planktivorous fish in Lake Skanderborg during the past two centuries—a palaeoecological approach. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 172(1), 143-152.
- Jeppesen, E., Leavitt, P., De Meester, L., & Jensen, J. P. (2001c). Functional ecology and palaeolimnology: using cladoceran remains to reconstruct anthropogenic impact. *Trends in Ecology & Evolution*, 16(4), 191-198.
- Jeppesen, E., Nøges, P., Davidson, T. A., Haberman, J., Nøges, T., Blank, K., Lauridsen, T. L., Søndergaard, M., Sayer, C., Laugaste, R., Johansson, L. S., Bjerring, R. & Amsinck, S. L. (2011). Zooplankton as indicators in lakes: a scientific-based plea for including zooplankton in the ecological quality assessment of lakes according to the European Water Framework Directive (WFD). *Hydrobiologia*, 676(1), 279-297.
- Jeziorski, A., Paterson, A. M., & Smol, J. P. (2012). Crustacean zooplankton sedimentary remains from calcium-poor lakes: complex responses to threshold concentrations. *Aquatic sciences*, 74(1), 121-131.
- Jeziorski, A., Paterson, A. M., Yan, N. D., & Smol, J. P. (2008a). Calcium levels in *Daphnia ephippia* cannot provide a useful paleolimnological indicator of historical lakewater Ca concentrations. *Journal of Paleolimnology*, 39(3), 421-425.
- Jeziorski, A., Yan, N. D., Paterson, A. M., DeSellas, A. M., Turner, M. A., Jeffries, D. S., Keller, B., Weeber, R. C., McNicol, D. K., Palmer, M. E., McIver, K., Arseneau, K., Ginn, B. K., Cumming, B. F. & Smol, J. P. (2008b). The widespread threat of calcium decline in fresh waters. *Science*, 322(5906), 1374-1377.
- Jones, V. J., & Birks, H. J. B. (2004). Lake-sediment records of recent environmental change on Svalbard: results of diatom analysis. *Journal of Paleolimnology*, 31(4), 445-466.
- Jónsdóttir, I. S. (2005, January). Terrestrial ecosystems on Svalbard: heterogeneity, complexity and fragility from an Arctic island perspective. In *Biology & Environment: Proceedings of the Royal Irish Academy* (Vol. 105, No. 3, pp. 155-165). The Royal Irish Academy.
- Kamenik, C., Szeroczyńska, K., & Schmidt, R. (2007). Relationships among recent Alpine Cladocera remains and their environment: implications for climate-change studies. *Hydrobiologia*, 594(1), 33-46.
- Kattel, G. R., Battarbee, R. W., Mackay, A., & Birks, H. J. B. (2007). Are cladoceran fossils in lake sediment samples a biased reflection of the communities from which they are derived?. *Journal of Paleolimnology*, 38(2), 157-181.
- Keller, W., & Conlon, M. (1994). Crustacean zooplankton communities and lake morphometry in Precambrian Shield lakes. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 51(11), 2424-2434.

- Keller, B., & Spaak, P. (2004). Nonrandom sexual reproduction and diapausing egg production in a *Daphnia* hybrid species complex. *Limnology and Oceanography*, 49(4), 1393-1400.
- Kerfoot, W. C. (1981). Long-term replacement cycles in cladoceran communities: a history of predation. *Ecology*, 216-233.
- Kerfoot, W. C., Robbins, J. A., & Weider, L. J. (1999). A new approach to historical reconstruction: combining descriptive and experimental paleolimnology. *Limnology and Oceanography*, 44(5), 1232-1247.
- Korhola, A. (1999). Distribution patterns of Cladocera in subarctic Fennoscandian lakes and their potential in environmental reconstruction. *Ecography*, 22(4), 357-373.
- Korhola, A., Olander, H., & Blom, T. (2000). Cladoceran and chironomid assemblages as qualitative indicators of water depth in subarctic Fennoscandian lakes. *Journal of Paleolimnology*, 24(1), 43-54.
- Korhola, A., & Rautio, M. (2001). Cladocera and other branchiopod crustaceans. In *Tracking environmental change using lake sediments* (pp. 5-41). Springer Netherlands.
- Korhola, A., Tikkanen, M., & Weckström, J. (2005). Quantification of Holocene lake-level changes in Finnish Lapland using a cladocera-lake depth transfer model. *Journal of Paleolimnology*, 34(2), 175-190.
- Korosi, J. B., & Smol, J. P. (2011). Distribution of cladoceran assemblages across environmental gradients in Nova Scotia (Canada) lakes. *Hydrobiologia*, 663(1), 83-99.
- Korosi, J. B., & Smol, J. P. (2012a). An illustrated guide to the identification of cladoceran subfossils from lake sediments in northeastern North America: part 1—the Daphniidae, Leptodoridae, Bosminidae, Polyphemidae, Holopedidae, Sididae, and Macrothricidae. *Journal of Paleolimnology*, 48(3), 571-586.
- Korosi, J. B., & Smol, J. P. (2012b). An illustrated guide to the identification of cladoceran subfossils from lake sediments in northeastern North America: part 2—the Chydoridae. *Journal of Paleolimnology*, 48(3), 587-622.
- Landvik, J. Y., Brook, E. J., Gualtieri, L., Raisbeck, G., Salvigsen, O., & Yiou, F. (2003). Northwest Svalbard during the last glaciation: Ice-free areas existed. *Geology*, 31(10), 905-908.
- Lotter, A. F., Birks, H. J. B., Hofmann, W., & Marchetto, A. (1997). Modern diatom, cladocera, chironomid, and chrysophyte cyst assemblages as quantitative indicators for the reconstruction of past environmental conditions in the Alps. I. Climate. *Journal of Paleolimnology*, 18(4), 395-420.
- Lotter, A. F., Birks, H. J. B., Hofmann, W., & Marchetto, A. (1998). Modern diatom, cladocera, chironomid, and chrysophyte cyst assemblages as quantitative indicators for the reconstruction of past environmental conditions in the Alps. II. Nutrients. *Journal of Paleolimnology*, 19(4), 443-463.
- Louette, G., & De Meester, L. (2005). High dispersal capacity of cladoceran zooplankton in newly founded communities. *Ecology*, 86(2), 353-359.
- Luoto, T. P., & Nevalainen, L. (2012). Ecological responses of aquatic invertebrates to climate change over the past~ 400 years in a climatically ultra-sensitive lake in the

- Niedere Tauern Alps (Austria). *Fundamental and Applied Limnology/Archiv für Hydrobiologie*, 181(3), 169-181.
- Luoto, T. P., Nevalainen, L., Kultti, S., & Sarmaja-Korjonen, K. (2011). An evaluation of the influence of water depth and river inflow on quantitative Cladocera-based temperature and lake level inferences in a shallow boreal lake. *Hydrobiologia*, 676(1), 143-154.
- Luoto, T. P., Nevalainen, L., & Sarmaja-Korjonen, K. (2013). Zooplankton (Cladocera) in assessments of biologic integrity and reference conditions: application of sedimentary assemblages from shallow boreal lakes. *Hydrobiologia*, 707(1), 173-185.
- Morison, J., Aagaard, K., & Steele, M. (2000). Recent environmental changes in the Arctic: A review. *Arctic*, 359-371.
- Majewski, W., Szczuciński, W., & Zajaczkowski, M. (2009). Interactions of Arctic and Atlantic water-masses and associated environmental changes during the last millennium, Hornsund (SW Svalbard). *Boreas*, 38(3), 529-544.
- Markager, S., Vincent, W. F., & Tang, E. P. (1999). Carbon fixation by phytoplankton in high Arctic lakes: implications of low temperature for photosynthesis. *Limnology and Oceanography*, 44(3), 597-607.
- Nevalainen, L. (2011). Intra-lake heterogeneity of sedimentary cladoceran (Crustacea) assemblages forced by local hydrology. *Hydrobiologia*, 676(1), 9-22.
- Nevalainen, L., Helama, S., & Luoto, T. P. (2013a). Hydroclimatic variations over the last millennium in eastern Finland disentangled by fossil Cladocera. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 378, 13-21.
- Nevalainen, L., & Luoto, T. P. (2012). Intralake training set of fossil Cladocera for paleohydrological inferences: evidence for multicentennial drought during the Medieval Climate Anomaly. *Ecohydrology*, 5(6), 834-840.
- Nevalainen, L., Luoto, T. P., Kultti, S., & Sarmaja-Korjonen, K. (2013b). Spatio-temporal distribution of sedimentary Cladocera (Crustacea: Branchiopoda) in relation to climate. *Journal of Biogeography*, 40(8), 1548-1559.
- Nevalainen, L., Sarmaja-Korjonen, K., & Luoto, T. P. (2011). Sedimentary Cladocera as indicators of past water-level changes in shallow northern lakes. *Quaternary Research*, 75(3), 430-437.
- Nevalainen, L., Van Damme, K., Luoto, T. P., & Salonen, V. P. (2012). Fossil remains of an unknown Alona species (Chydoridae, Aloninae) from a high arctic lake in Nordaustlandet (Svalbard) in relation to glaciation and Holocene environmental history. *Polar biology*, 35(3), 325-333.
- Nilssen, J. P., & Sandoy, S. (1990). Recent lake acidification and cladoceran dynamics: surface sediment and core analyses from lakes in Norway, Scotland and Sweden. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. B, Biological Sciences*, 327(1240), 299-309.
- Nowiński, K., & Wiśniewska-Wojtasik, B. (2006). Diversity of abiotic properties of water in shallow lakes in Hornsund area (SW Spitsbergen). *Limnological Review*, 6, 215-222.
- Nykanen, M., Malinen, T., Vakkilainen, K., Liukkonen, M., & Kairesalo, T. (2010). Cladoceran community responses to biomanipulation and re-oligotrophication in Lake

- Vesijärvi, Finland, as inferred from remains in annually laminated sediment. *Freshwater Biology*, 55(6), 1164-1181.
- Nykänen, M., Vakkilainen, K., Liukkonen, M., & Kairesalo, T. (2009). Cladoceran remains in lake sediments: a comparison between plankton counts and sediment records. *Journal of Paleolimnology*, 42(4), 551-570.
- Overpeck, J., Hughen, K., Hardy, D., Bradley, R., Case, R., Douglas, M., Finney, B., Gajewski, K., Jacoby, G., Jennings, A., Lamoureux, S., Lasca, A., MacDonald, G., Moore, J., Retelle, M., Smith, S., Wolfe, A. & Zielinski, G. (1997). Arctic environmental change of the last four centuries. *Science*, 278(5341), 1251-1256.
- Payette, S., Delwaide, A., Caccianiga, M., & Beauchemin, M. (2004). Accelerated thawing of subarctic peatland permafrost over the last 50 years. *Geophysical Research Letters*, 31(18).
- Perga, M. E., Desmet, M., Enters, D., & Reyss, J. L. (2010). A century of bottom-up-and top-down-driven changes on a lake planktonic food web: A paleoecological and paleoisotopic study of Lake Annecy, France. *Limnology and Oceanography*, 55(2), 803.
- Petrusek, A., Hobaek, A., Nilssen, J. P., Skage, M., Černý, M., Brede, N., & Schwenk, K. (2008). A taxonomic reappraisal of the European *Daphnia longispina* complex (Crustacea, Cladocera, Anomopoda). *Zoologica Scripta*, 37(5), 507-519.
- Pienitz, R., Douglas, M. S., & Smol, J. P. (Eds.). (2004). *Long-term environmental change in Arctic and Antarctic lakes* (Vol. 8). Springer.
- Pietrzak, B., & Slusarczyk, M. (2006). The fate of the ephippia-Daphnia dispersal in time and space. *Polish Journal of Ecology*, 54(4), 709-714.
- Pinseel, E. (2014). Environmental Changes in High Arctic Ecosystem. *Master thesis. Universiteit Antwerpen.*
- Prowse, T. D., Wrona, F. J., Reist, J. D., Gibson, J. J., Hobbie, J. E., Lévesque, L. M., & Vincent, W. F. (2006). Historical changes in arctic freshwater ecosystems. *AMBIO: A Journal of the Human Environment*, 35(7), 339-346.
- Rachlewicz, G., Szczuciński, W., & Ewertowski, M. (2007). Post-“Little Ice Age” retreat rates of glaciers around Billefjorden in central Spitsbergen, Svalbard. *Polish Polar Research*, 28(3), 159-186.
- Rautio, M. (2001). Zooplankton assemblages related to environmental characteristics in treeline ponds in Finnish Lapland. *Arctic, Antarctic, and Alpine Research*, 289-298.
- Rautio, M., Sorvari, S., & Korhola, A. (2000). Diatom and crustacean zooplankton communities, their seasonal variability and representation in the sediments of subarctic Lake Saanajärvi. *Journal of Limnology*, 59(1s), 81-96.
- Rautio, M., & Vincent, W. F. (2006). Benthic and pelagic food resources for zooplankton in shallow high-latitude lakes and ponds. *Freshwater Biology*, 51(6), 1038-1052.
- Rhode, S. C., Pawlowski, M., & Tollrian, R. (2001). The impact of ultraviolet radiation on the vertical distribution of zooplankton of the genus *Daphnia*. *Nature*, 412(6842), 69-72.
- Richard Albert, M., Chen, G., MacDonald, G. K., Vermaire, J. C., Bennett, E. M., & Gregory-Eaves, I. (2010). Phosphorus and land-use changes are significant drivers of

- cladoceran community composition and diversity: an analysis over spatial and temporal scales. *Canadian journal of fisheries and aquatic sciences*, 67(8), 1262-1273.
- Richter-Menge, J., Overland, J., Proshutinsky, A., Romanovsky, V., Bengtsson, L., Brigham, L., Dyrgerov, M., Gascard, J.C., Gerland, S., Graversen, R., Haas, C., Karcher, M., Kuhry, P., Maslanik, J., Melling, H., Maslowski, W., Morison, J., Perovich, D., Przybylak, R., Rachold, V., Rigor, I., Shiklomanov, A., Stroeve, J., Walker, D. & Walsh, J. (2006). State of the Arctic Report. NOAA OAR Special Report, NOAA/OAR/PMEL, Seattle, WA.
- Rose, N. L., Rose, C. L., Boyle, J. F., & Appleby, P. G. (2004). Lake-sediment evidence for local and remote sources of atmospherically deposited pollutants on Svalbard. *Journal of Paleolimnology*, 31(4), 499-513.
- Sacherova, V., Krskova, R., Stuchlik, E., Horicka, Z., Hudec, I. & Fott, J. (2006). Long-term change of the littoral Cladocera in the Tatra Mountain lakes through a major acidification event. *Biologia*, 61 (Suppl. 18), S109-S119.
- Salvigsen, O., & Elgersma, A. (1985). Large-scale karst features and open taliks at Vardeborgsletta, outer Isfjorden, Svalbard. *Polar research*, 3(2), 145-153.
- Samchyshyna, L., Hansson, L. A., & Christoffersen, K. (2008). Patterns in the distribution of Arctic freshwater zooplankton related to glaciation history. *Polar biology*, 31(12), 1427-1435.
- Sarmaja-Korjonen, K. (2004). Chydorid ephippia as indicators of past environmental changes—a new method. *Hydrobiologia*, 526(1), 129-136.
- Sarmaja-Korjonen, K. (2007). Subfossil shell margins and tail spines of *Daphnia* in Finnish lake sediments—is *Daphnia* underrepresented in Cladocera analysis. *Studia Quaternaria*, 24, 61-64.
- Saulnier-Talbot, E., Pienitz, R., & Vincent, W. F. (2003). Holocene lake succession and palaeo-optics of a subarctic lake, northern Québec, Canada. *The Holocene*, 13(4), 517-526.
- Shapiera, M., Jeziorski, A., Yan, N. D., & Smol, J. P. (2011). Calcium content of littoral Cladocera in three softwater lakes of the Canadian Shield. *Hydrobiologia*, 678(1), 77-83.
- Shumate, B. C., Schelske, C. L., Crisman, T. L., & Kenney, W. F. (2002). Response of the cladoceran community to trophic state change in Lake Apopka, Florida. *Journal of Paleolimnology*, 27(1), 71-77.
- Schindler, D. W., & Smol, J. P. (2006). Cumulative effects of climate warming and other human activities on freshwaters of arctic and subarctic North America. *AMBIO: A Journal of the Human Environment*, 35(4), 160-168.
- Ślusarczyk, M., & Pietrzak, B. (2008). To sink or float: the fate of dormant offspring is determined by maternal behaviour in *Daphnia*. *Freshwater biology*, 53(3), 569-576.
- Smith, L. C., Sheng, Y., MacDonald, G. M., & Hinzman, L. D. (2005). Disappearing arctic lakes. *Science*, 308(5727), 1429-1429.
- Smol, J. P. (2009). *Pollution of lakes and rivers: a paleoenvironmental perspective*. John Wiley & Sons.



- Smol, J. P. (2010). The power of the past: using sediments to track the effects of multiple stressors on lake ecosystems. *Freshwater Biology*, 55(s1), 43-59.
- Smol, J. P., Wolfe, A. P., Birks, H. J. B., Douglas, M. S., Jones, V. J., Korhola, A., Pienitz, R., Rühland, K., Sorvari, S., Antoniades, D., Brooks, S. J., Fallu, M. A., Hughes, M., Keatley, B. E., Laing, T. E., Michelutti, N., Nazarova, L., Nyman, M., Paterson, A. M., Perren, B., Quinlan, R., Rautio, M., Saulnier-Talbot, É., Siitonen, S., Solovieva, N. & Weckström, J. (2005). Climate-driven regime shifts in the biological communities of arctic lakes. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 102(12), 4397-4402.
- Straile, D., & Geller, W. (1998). Crustacean zooplankton in Lake Constance from 1920 to 1995: Response to eutrophication and re-oligotrophication. *Advances in limnology. Stuttgart*, (53), 255-274.
- Stross, R. G., & Kangas, D. A. (1969). The reproductive cycle of *Daphnia* in an arctic pool. *Ecology*, 457-460.
- Summerhayes, V. S. & Elton, C. S. 1923: Contributions to the ecology of Spitsbergen and Bear Island. *J. Ecol.* 11, 214–286.
- Svendsen, J. I., & Mangerud, J. (1997). Holocene glacial and climatic variations on Spitsbergen, Svalbard. *The Holocene*, 7(1), 45-57.
- Sweetman, J. N., & Smol, J. P. (2006). Patterns in the distribution of cladocerans (Crustacea: Branchiopoda) in lakes across a north–south transect in Alaska, USA. *Hydrobiologia*, 553(1), 277-291.
- Szczuciński, W., Zajączkowski, M., & Scholten, J. (2009). Sediment accumulation rates in subpolar fjords—Impact of post-Little Ice Age glaciers retreat, Billefjorden, Svalbard. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 85(3), 345-356.
- Szeroczyńska, K., & Sarmaja-Korjonen, K. (2007). *Atlas of subfossil Cladocera from central and northern Europe*. Friends of the lower Vistula Society.
- Szymański, W., Skiba, S., & Wojtuń, B. (2013). Distribution, genesis, and properties of Arctic soils: a case study from the Fuglebekken catchment, Spitsbergen.
- Vincent, W. F., & Laybourn-Parry, J. (2008). Polar Lakes and Rivers: Limnology of Arctic and Antarctic Aquatic Ecosystems. (p. 327). *Oxford University Press*.
- Vincent, W. F., Rae, R., Laurion, I., Howard-Williams, C., & Priscu, J. C. (1998). Transparency of Antarctic ice-covered lakes to solar UV radiation. *Limnology and Oceanography*, 43(4), 618-624.
- Wærvågen, S. B., A Rukke, N., & Hessen, D. O. (2002). Calcium content of crustacean zooplankton and its potential role in species distribution. *Freshwater Biology*, 47(10), 1866-1878.
- Whiteside, M. C., & Swindoll, M. R. (1988). Guidelines and limitations to cladoceran paleoecological interpretations. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 62(1), 405-412.
- Willby, N. J., Abernethy, V. J., & Demars, B. O. (2000). Attribute-based classification of European hydrophytes and its relationship to habitat utilization. *Freshwater Biology*, 43(1), 43-74.

- Wojczulanis, K., Jakubas, D. J., & Stempniewicz, L. (2008). Avifauna of Hornsund area, SW Spitsbergen: present state and recent changes. *Pol. Polar Res*, 29(2), 187-197.
- Woo, M. K., & Guan, X. J. (2006). Hydrological connectivity and seasonal storage change of tundra ponds in a polar oasis environment, Canadian High Arctic. *Permafrost and Periglacial Processes*, 17(4), 309-323.
- Wrona, F. J., Prowse, T. D., Reist, J. D., Hobbie, J. E., Lévesque, L. M., & Vincent, W. F. (2006). Climate impacts on Arctic freshwater ecosystems and fisheries: background, rationale and approach of the Arctic Climate Impact Assessment (ACIA). *AMBIO: A Journal of the Human Environment*, 35(7), 326-329.
- Zawisza, E., & Szeroczyńska, K. (2011). Cladocera species composition in lakes in the area of the Hornsund Fjord (Southern Spitsbergen)—preliminary results. *Knowledge and Management of Aquatic Ecosystems*, (402), 04.