

**UNIVERZITA KARLOVA V PRAZE**

**Přírodovědecká fakulta**

**Ústav pro životní prostředí**

Studijní program Ekologie a ochrana životního prostředí

Obor ochrana životního prostředí



## **BAKALÁŘSKÁ PRÁCE**

**Využití subfossilních perlooček  
v paleoekologických rekonstrukcích**

Subfossil Cladocera as a powerful tool for paleoecological  
reconstruction

**Anna Bubenková**

**Vedoucí: RNDr. Jolana Tátošová, Ph.D.**

**Konzultant: RNDr. Veronika Sacherová, Ph.D.**

2018

## **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, dne 18. 5. 2018

.....

## **PODĚKOVÁNÍ**

Chtěla bych poděkovat své vedoucí práce RNDr. Jolaně Tátosové, Ph.D. za námět této práce, velkou pomoc a trpělivost při pečlivém a přátelském vedení mé bakalářské práce. Mnohokrát děkuji též RNDr. Veronice Sacherové, Ph.D. za množství cenných rad a čas strávený při konzultacích. Mnohokrát děkuji své rodině a nejbližším přátelům za dlouholetou podporu při studiu.

## **ABSTRAKT**

Tato bakalářská práce je literární rešerše shrnující využití subfosilních perlooček v paleoekologických rekonstrukcích. Cílem této práce je představení subfosilních perlooček jako silného nástroje, kterým lze podrobně zkoumat celý historický vývoj jezer a sledovat významné změny, kterými byly postupem času formovány. Dále je zde kriticky zhodnoceno několik nejčastějších postupů rekonstrukcí vlivu změn klimatu, výšky hladiny, acidifikace a trofie, které se často setkávají s mnoha problémy. Důležitá je správná interpretace výsledků, jelikož všechny faktory ve vodním prostředí jsou navzájem provázané a je tedy nutné vyhnout se zjednodušujícím závěrům. Navzdory určitým pochybám jsou subfosilní perloočky významnou součástí paleoekologických rekonstrukcí, s mnoha možnými aplikacemi v budoucím výzkumu.

Klíčová slova: subfosilní Cladocera, paleoekologie, rekonstrukce

## **ABSTRACT**

This bachelor thesis is a literature review documenting the usage of subfossil Cladocera in paleoecological reconstruction. Its aim is to argue for subfossil Cladocera as an effective means of studying historical evolution of lakes and identifying significant processes which formed them over time. Furthermore, this literature review critically evaluates some of the most common approaches to reconstructing changes in climate, water levels, acidification, and eutrophication, and numerous issues they often encounter. The correct interpretation is vital because all the factors in the aquatic environment are connected. Despite some debate, subfossil Cladocera are an important aspect of paleoecological reconstructions with much possible utilization in future research.

Key words: subfossil Cladocera, paleoecology, reconstruction

# OBSAH

1	ÚVOD .....	2
2	OBECNĚ O PERLOOČKÁCH A JEJICH POTENCIÁLU PRO PALEOEKOLOGICKÉ REKONSTRUKCE .....	3
3	ÚVOD KE KVANTITATIVNÍM REKONSTRUKCÍM DAT, JEJICH SBĚRU A VYHODNOCENÍ.....	8
4	PALEOEKOLOGICKÉ REKONSTRUKCE.....	11
4.1	KLIMA A TEPLOTA .....	11
4.2	VÝŠKA HLADINY.....	15
4.3	ACIDIFIKACE A VLIV pH .....	20
4.4	TROFIE.....	23
5	NOVÉ TRENDY V PALEOEKOLOGII PERLOOČEK .....	27
5.1	PRŮHLEDNOST VODY.....	28
5.2	SALINITA A KONDUKTIVITA.....	29
6	ZÁVĚR.....	30
7	SEZNAM LITERÁRNÍCH ZDROJŮ .....	31

# 1 ÚVOD

Perloočky (Cladocera) jsou významnou složkou vodního zooplanktonu, obývajícího většinu sladkovodních habitatů. Zaujímají klíčovou pozici uprostřed potravní sítě, tudíž jsou ovlivňovány top-down i bottom up silami a regulují tak transport uhlíku a energie v daném ekosystému (Goulden, 1971; Kerfoot, 1981; Rautio, 1998).

Perloočky vykazují vhodné vlastnosti, které lze uplatnit v paleolimnologii a paleoekologických rekonstrukcích. Mají schopnost rychle reagovat na změny svých mikrohabitatů, a to zejména svým druhovým složením a reprodukční strategií (Szeroczyńska & Sarmaja-Korjonen, 2007). Jsou to jedny z mála organismů, jejichž subfossilní zbytky těl lze nalézt v jezerních sedimentech a dostatečně je identifikovat. Subfossilní zbytky perlooček nám poskytují zástupná data a informace o parametrech, které nemůžeme měřit přímo. Jedná se například o disturbance a různé environmentální události, které v průběhu několika tisíciletí měnily podmínky v jezerech (Smol et al., 2001).

V předložené práci popisují využití perlooček pro rekonstrukci významných změn klimatu, acidifikace, trofické oscilace a kolísání výšky jezerní hladiny. Pro správnou interpretaci dat je třeba znát ekologické nároky, optima a tolerance perlooček k různým parametrům prostředí. Jmenuji zde také nejčastější chyby, ke kterým při paleoekologických výzkumech dochází. Velmi důležitá je správná interpretace výsledků, jelikož všechny faktory ve vodním prostředí jsou navzájem provázané a je tedy nutné vyhnout se zjednodušujícím závěrům, kdy druhové složení nebo abundance je přičítána jen jedinému vysvětlujícímu faktoru (Korhola et al., 2000).

Cílem mé práce je představit vysoký potenciál perlooček, jakožto paleoekologických indikátorů a zároveň shrnout nejčastější úskalí, která se při rekonstrukcích objevují.

## 2 OBECNĚ O PERLOOČKÁCH A JEJICH POTENCIÁLU PRO PALEOEKOLOGICKÉ REKONSTRUKCE

Perloočky jsou drobní korýši, známí také pod názvem vodní blechy, patřící do třídy lupenonožců (Branchiopoda) (Taylor et al., 1999). Tělo mají uzavřeno karapaxem (krunýřem), který zčásti zakrývá končetiny sloužící k filtrování potravy. Hlava je zakryta hlavovým štítem. Nese dva páry tykadel, primární smyslové anteny a silné sekundární anteny sloužící k pohybu. Mezi významné smyslové orgány patří jedno složené a párové naupliové oko. Na spodní části je tělo zakončeno postabdomenem, ze kterého vychází drápek (Goulden, 1971; Smol et al., 2001). Velikost je druhově velmi rozdílná. Menší druhy dominují v subtropických a tropických oblastech, kde nejsou tolik omezovány vyšší teplotou a nižší koncentrací potravy (Gilbert, 1988).

Potrava perlooček představuje širokou škálu řas, bakterií a detritu. Jsou významní filtrátoři a spásací mikrobiálních nárostů (Hann & Turner, 1999). V Evropě existují i tři druhy dravých perlooček (*Leptodora kindti*, *Bythotrephes longimanus* a *Polyphemus pediculus*) (Szeroczyńska & Sarmaja-Korjonen, 2007). Perloočky zauímají klíčovou pozici uprostřed potravní sítě. Filtrací regulují biomasu fytoplanktonu (řasy a sinice) a epifytonu (přisedlý nárost žijící na rostlinném podkladě) ponořených makrofyt. Velké filtrující perloočky dokážou udržet pod kontrolou nadměrný rozvoj fytoplanktonu, který může vést k rozvoji vodního květu a zlepšovat tak vodní průhlednost (Dondajewska et al., 2017). Zároveň slouží jako potrava planktivorním rybám a bezobratlým živočichům (Hann & Zrum, 1997). Jsou schopni navracet živiny zpět k primárním producentům a bakteriím. Potravu zpracovávají a svými výměšky živiny přivádějí zpět do celkového koloběhu (Smol et al., 2001). Plní tak kritickou roli pro transport uhlíku a energie. Jejich trofická pozice v potravním řetězci je tudíž ovlivňována top-down i bottom up silami (Rautio, 2007).

Perloočky obývají většinu sladkovodních habitatů. Dokonce byly nalezeny i ve vlhkém mechu rostoucím na stromech několik metrů nad zemí. Mořských perlooček naopak moc není (Szeroczyńska & Sarmaja-Korjonen, 2007). Některé druhy mají širokou ekologickou valenci a dokážou kolonizovat většinu vodních habitatů. Jiné jsou striktně přizpůsobeny pouze určitým podmínkám (Smol et al., 2001). Existuje mnoho

planktonních druhů spadajících typicky do čeledí Daphniidae a Bosminiidae, které tvoří důležitou složku společenstva zooplanktonu. Naproti tomu jedinci čeledi Chydoridae upřednostňují oblast litorálu, kde obývají makrofytickou zónu (zóna vodní vegetace), konkrétně žijí na rostlinách, písku, kamenech a bahnu. Některé druhy (*Alona affinis*, *Alonopsis elongata*, *Bosmina coregoni*) mohou žít v profundálu (zóna dna mimo dopad slunečního záření) (Szeroczyńska & Sarmaja-Korjonen, 2007). Pro výskyt konkrétních druhů je důležitý vliv měnících se okolních podmínek. V menších, mělkých a teplejších vodách nalezneme ve větší abundanci například tyto druhy: *Alonella nana*, *Chydorus piger*, *Alona gutata* a *Graptoleberis testudinaria*. Zatímco *Daphnia longispina*, *Bosmina longispina*, *Holopedium gibberum*, *Camptocercus rectirostris* a *Acroperus harpae* preferují hlubší a studenější vody (Korhola, 1999). Pro abundanci perlooček hraje počet habitatů a jejich různorodost významnější roli, než velikost vodního prostředí (Rautio, 1998).

Perloočky se rozmnožují tzv. cyklickou partenogenezí. Po většinu sezóny se za příznivých podmínek rozmnožují asexuálně, a to partenogeneticky. Během partenogeneze se z vajíček nikdy nevylíhne sameček, partenogenetické samičky kladou diploidní vajíčka, z nichž vznikají diploidní samičky. Na podzim (nebo kdykoli jindy, když dojde ke zhoršení podmínek) zvýšený stres vzniklý zhoršením podmínek (např. snížením teploty, nedostatkem potravy a snížením intenzity slunečního záření) způsobí, že samičky začnou klást haploidní vajíčka. Z těchto vajíček se líhnou jak samičky, tak i samečkové, ti se pak rozmnožují pohlavně (Frey, 1965). Takováto haploidní oplodněná samička snáší diploidní zimní tzv. trvalá vajíčka. Ta jsou dle druhu perloočky buď odkládána do nepozměněných plodových prostorů a do vody se uvolňují při svlékání samičky (počet vajíček bývá 5 – 10), nebo jsou v plodovém prostoru chráněna pozměněnou částí skořápky a i po svlečení zůstávají modifikované části svlečky (exuvie), tzv. efípium (Brown, 1929). Počet efípií je ovlivněn mnoha environmentálními faktory, z nichž nejvýznamnější je potrava, teplota, koncentrace rozpuštěného kyslíku a populační hustota (Frey, 1966).

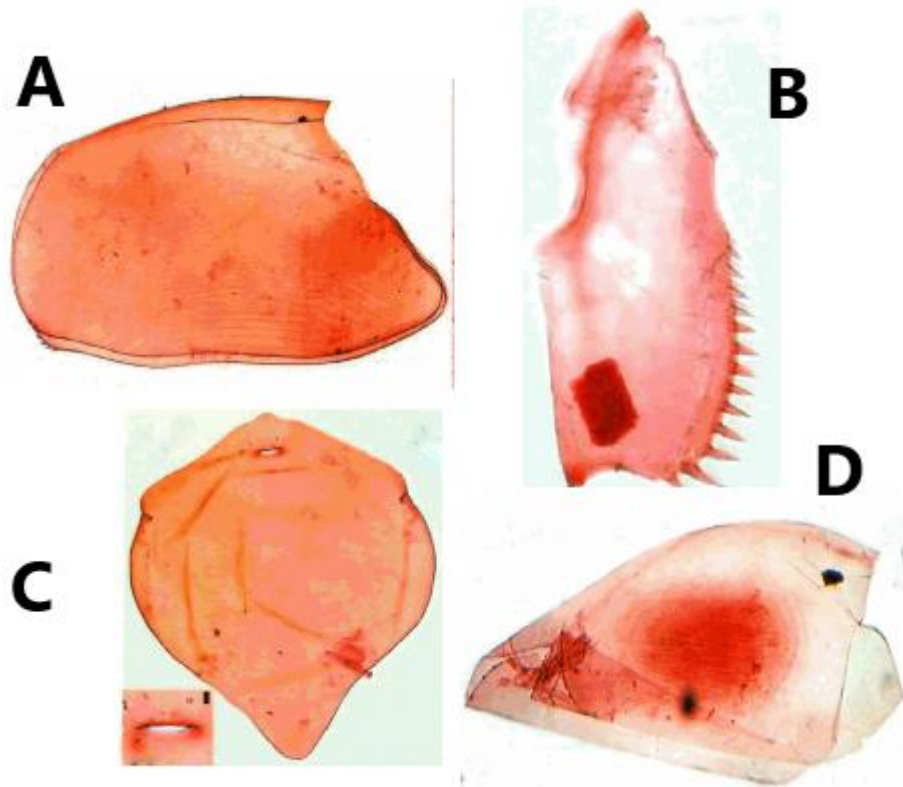
Abundance perlooček klesá v závislosti na zeměpisné šířce. V oblastech vyšších teplot s krátkým obdobím ledové pokrývky vodní hladiny jsou samičky schopny aktivně přežít, a dokonce se i partenogeneticky rozmnožit během zimy. Proto jsou také pozůstatky samečků a efípií v těchto oblastech velmi vzácné. Efípia se tvoří hlavně při výkyvech klimatu, například při období zimy a sucha, a pomáhají tak přirozeně zachovat



celé populace perlooček po mnoho desítek let až staletí (Frey, 1987). Tato dormantní vajíčka přispívají k udržování biodiverzity perlooček pomocí zadržování určitého genotypu a jeho navrácení do prostředí po zlepšení okolních podmínek. Dalším pozitivem je schopnost efípií nechat se pomocí větru, vodního proudu, ptactva a hmyzu transportovat na nové stanoviště a kolonizovat ho. Pomocí této pasivní disperze je dokonce jediné trvalé vajíčko schopno vytvořit zcela novou populaci (Szeroczyńska & Sarmaja-Korjonen, 2007).

Perloočky jsou jedny z mála organismů, jejichž zbytky těl lze v jezerních sedimentech nalézt a dostatečně identifikovat. V sedimentu se postupem času usazují zbytky těl buď mrtvých perlooček nebo jejich exuvií, svleček. Děje se tak většinou v bezprostřední blízkosti jimi osídlených habitatů. Postupem času se deponovaný tělní zbytek v sedimentu stává subfosilním. Základním rysem perlooček je jejich vysoká rezistence některých částí těla vůči postupné degradaci. Jejich schránky jsou tvořené chitinem, inertní látkou, která dokáže perloočky a s nimi i potřebné informace účinně konzervovat na dobu několika tisíciletí. Po uhynutí se tělo rozkládá, pro determinaci lze efektivně využít jen chitinizované části těl. (Rautio, 2007; Sarmaja-Korjonen & Seppä, 2007). Části exoskeletu, které se pro identifikaci čeledí a jednotlivých druhů využívají jsou zejména karapax (krunýř), hlavový štít a postabdomen. Dále lze využít efípia, která dokážou překonat extrémní podmínky, jakými mohou být zamrznutí, vyschnutí jezera či průchod trávicím traktem predátora. Je možné je i po dlouhé době nechat v laboratoři za vhodných podmínek vylíhnout a získat tak další důležitá genetická data. V menších počtech a s větší pravděpodobností fragmentace i s nekvalitní identifikací se v sedimentech dále objevují mandibuly, části antén a filtrační aparáty umístěné na končetinách. Pro ještě přesnější identifikaci se často sledují i póry na povrchu exoskeletu, ornamenty, a hlavně velikost a tvar (García-Girón et al., 1969). Další výhodou perlooček je jejich omezená disperze, která brání jejich úniku, a tudíž i ztrátě informací, které lze prostřednictvím perlooček získat (Colbourne, 1998). Z výše uvedeného tedy vyplývá, že perloočky vykazují vhodné vlastnosti, které lze uplatnit v paleolimnologii a paleoekologických rekonstrukcích (Frey, 1960). Pomocí subfosilních zbytků těl perlooček, které se postupnou sedimentací ukládají na dně jezer, lze rekonstruovat veškerý časový vývoj společenstva a podmínek formujících dané jezero. Subfosilní záznamy vysvětlují složité vztahy napříč společenstvy a jejich rozmanitou reakcí na měnící se fyzikální, chemické a biotické podmínky (Goulden,

1971). Pro zkoumání proměnlivých environmentálních podmínek se užívá specifických ekologických vlastností perlooček (Hrynowiecka et al., 2018).



Obrázek 1: Subfossilní zbytky těl perlooček. Mikroskopem se zvětšením vyfocen A - karapax (krunýř) (*Camptocercus rectirostris*), B - postabdomen (*Alona affinis*), C - hlavový štít (*Eryrcercus lamellatus*) a D - eřipium s trvalým vajíčkem (*Camptocercus fennicus*). Převzato z Szeroczyńska & Sarmaja-Korjonen, 2007.

Čeledi, které se nejlépe v sedimentech zachovávají jsou Chydoridae a Bosminidae (Frey, 1960). Chydoridae je čeleď, jejíž druhy žijí v oblasti litorálu. Některé konkrétní druhy jsou vázány na určité mikrohabitaty, jiné tolerují širokou škálu substrátu, např. ponořená makrofyta, kameny, písek štěrk, bahno a další (Pražáková et al., 2006). Druhy vázané na ponořenou vegetaci o ní mohou leccos prozradit. Pionýrské druhy jako *Chydorus sphaericus*, *Acroperus harpae* a *Alona affinis* poskytují často informace o sukcesi během prvních roků existence určitého jezera (García-Girón et al., 1969). Zástupci čeledi Bosminidae se vyskytují v pelagiálu, tudíž ve volném vodním prostoru a v pobřežních oblastech se tolik často neobjevují. Typickými zástupci jsou například *Eubosmina longispina* a *Bosmina longirostris* (Szeroczyńska & Sarmaja-Korjonen, 2007). Snad jediným opravdu závažným problémem ve využití perlooček v paleolimnologii a paleoekologii je nedostatečné, a tudíž nereprezentativní zachování

zbytků těl čeledi Daphniidae, která však v živých ekosystémech tvoří nejčastější a nejvýznamnější složku zooplanktonu. Jediným způsobem, jak lze chybějící informace o této čeledi v jezerních sedimentech nahradit, je determinace jejich efípií, která jsou tvarově a strukturálně druhově specifická (Chen et al., 2009; Nevalainen et al., 2016). Mezi konkrétní druhy čeledi Daphniidae patří *Daphnia pulex*, *D. longiremis*, *D. longispina*, *D. umbra* a *D. tenebrosa* (Davidson et al., 2010). Reprezentativnost zbytků zachovaných v jezerních sedimentech je mnohdy kritizována. Několik studií pokládá otázku, zda zachované zbytky těl perlooček v sedimentu opravdu odráží druhové složení toho, co na daném místě tehdy žilo (Korhola et al., 2000; Mezquita & Miracle, 1997; Moss crop et al., 2015). García-Girón et al. (1969) se přiklání k názoru, že subfossilní perloočky dostatečně reprezentují své soudobé uspořádání ve vodním prostředí a korelují tak s počtem živých jedinců.

Subfossilní zbytky perlooček představují takzvaná proxy data (zástupná data), což znamená, že nám zprostředkovaně poskytují informace o parametrech, které nemůžeme měřit přímo, např. různé environmentální události, změny a disturbance, které v průběhu několika tisíciletí měnily podmínky v jezerech. Pomocí subfossilních zbytků perlooček, lze například rekonstruovat klimatické změny, trofickou oscilaci, acidifikaci, změnu výšky hladiny a mnoho dalších faktorů. Pro správnou interpretaci subfossilních zbytků je potřeba dostatečně porozumět environmentálním faktorům, které ovlivňují distribuci a abundanci perlooček v současných jezerech (Korhola, 1999). Perloočky jsou evolučně velmi starou skupinou, která existuje více než 100 milionů let a za posledních 200 000 let nebyly zaznamenány žádné zásadní morfologické změny. Jedná se o velmi důležitou skutečnost, která nám umožňuje porovnávat subfossilní zbytky z dávné historie s dnešními žijícími druhy (Harmsworth, 1968; Rautio, 2007). Další velkou výhodou perlooček je vysoká abundance jejich subfossilních zbytků v sedimentech, které korelují s počtem živých jedinců (Decosta & Warren, 1967). Nicméně je důležité mít na paměti, že každý druh má jinou četnost ekdyzí (svlékání), a tudíž za svůj život vytvoří jiný počet exuvií. Někdy může být svlékání ovlivněno také vnějšími podmínky a rekonstrukce dat tak může být nepřesná. Pro snížení takové chyby se vybírá vždy nejpočetnější část těla a data se již vyhodnocují víceméně pouze pro tuto vybranou tělní část (Kerfoot, 1981).

Konkrétní druhy se mezi sebou značně liší ekologickými nároky, mohou preferovat pouze specifický typ mikrohabitatu (pouze pobřežní nárosty na kamenech) nebo jsou schopny se přizpůsobit na velkou škálu různorodých habitatů. Nejlepšími

indikátory jsou druhy, které vyžadují pouze určité mikrohabitaty (Smol et al., 2001). Perloočky mají schopnost rychle reagovat na změny svých mikrohabitátů a v rekonstruovaných datech si díky tomu můžeme všimnout různých změn ve společenstvech perlooček, a tím si interpretovat historické podmínky (Korhola et al., 2000). Rychlost odpovědi perlooček na okolní změny se pohybuje většinou v rámci dnů až týdnů a pro vysvětlení environmentálních změn je tato jejich vlastnost velmi podstatná (Rautio, 2007). Určité druhy mají nějaké konkrétní optimum daného parametru, to může být široké a umožňuje perloočce přežít i ty nejvýraznější změny životních podmínek, ke kterým se dokážou efektivně přizpůsobit, a tak je i dlouhodobě tolerovat. Jiné druhy jsou naproti tomu velmi citlivé a s úzkým optimem často nejsou schopny překonat ani ty nejmenší výkyvy. Proxy data typu subfosilních perlooček nám mohou přiblížit změny prostředí v dávných letech a pomocí srovnání s dnešními podmínkami, ve kterých žijí, i přiblížit antropogenní vliv a možné budoucí scénáře vývoje životního prostředí (Pawlowski et al., 2012).

### **3 ÚVOD KE KVANTITATIVNÍM REKONSTRUKCÍM DAT, JEJICH SBĚRU A VYHODNOCENÍ**

Potenciál perlooček, jakožto paleoekologických indikátorů je velmi vysoký. Pro správnou interpretaci dat je potřeba znát jejich ekologické nároky, optima a tolerance k různým parametrům prostředí (Bigler et al., 2006). Spolehlivé rekonstrukce takového parametru pak závisí na správném porozumění vztahů mezi současnými a subfosilními perloočkami (Kattel et al., 2007; Rautio, 2007). Velkým nebezpečím pro kvantitativní rekonstrukce obecně je narušení stratigrafického záznamu. Při odběru sedimentu pro paleorekonstrukce musíme zvážit všechny procesy, které mohly depozici sedimentu narušit. Sediment pravidelně ovlivňuje silný přítok, který dokáže jeho vrchní vrstvy dostatečně rozrušit a rozvířit. Významnější narušení sedimentu do větších hloubek nastane při sesuvu suťového pole z příkrého svahu. Při odběru sedimentu se proto snažíme vyhnout místům, kde je prudký svah, a kde se tudíž pravděpodobně původně vyskytoval hlavní přítok jezera. Správně odebraný sediment pak představuje nenarušený profil jezerního sedimentu, který slouží k získání potřebných informací o historii jezera (Luoto et al., 2011).

K informacím se dostaneme pomocí vrtů vedených přes jezerní dnové sedimenty až do hloubky několika metrů. Sediment vyjmutý z těchto vrtů se v paleoekologii označuje pojmem kór. Pro separaci biologických proxy je nutné kór rozdělit na vrstvy, které představují jednotlivá období z historie vývoje jezera, přičemž ty nejspodnější jsou těmi nejstaršími. Vrchní vrstvy kóru obsahují výrazně více vody než spodní, utužené vrstvy, a proto je důležité nejprve zjistit suchou váhu a tím tyto odlišnosti sjednotit. Pro získání suché váhy sedimentu jsou jeho jednotlivé vrstvy vysušeny a povařeny v 10 % roztoku hydroxidu draselného, který rozloží organický materiál obsažený v sedimentu a zanechá pouze anorganické částice a chitinové zbytky subfossilních organismů. Po pečlivém promíchání je vzorek přefiltrován přes síto zpravidla o velikosti ok 40 $\mu$ m a propláchnut destilovanou vodou. Promyté subfossilní části těl perlooček jsou dále obarveny a identifikovány pod mikroskopem. Fragmenty těl jsou dále sečteny a pro získání abundance je použit například Shannon - Weaverův index diverzity (Pražáková et al., 2006). Je nutné si uvědomit, že každý jedinec zanechává v sedimentu odlišný počet exuvií. Mladší perloočky se svlékají navíc s větší frekvencí, protože rostou rychleji (Shrivastava et al., 1999). Jak už bylo řečeno subfossilní zbytky jsou mnohdy fragmentované. Většinou se nesčítají všechny objevené části, ale pouze konkrétní typ, který se ve vzorku vyskytoval nejčastěji. Jedná se o hlavový štít, karapax (Chydoridae a Bosminidae) a u čeledí s nedostatečnou identifikací jsou to efípie (Daphniidae) (Brancelj & Al, 2009). U efípií však nesmíme zapomínat, že jsou jedinou formou sloužící k disperzi perlooček a je nutné počítat s tím, že se efípie mohou objevovat i na místech, kde dokonce v danou dobu jezero neexistovalo (Sarmaja-Korjonen et al., 2006).

Spolehlivá interpretace závisí na logickém výběru místa pro jezerní vrt. Oblast by měla zahrnovat nejvyšší abundanci druhů a diverzitu habitatů. Se zvýšeným počtem habitatů koreluje i zvýšení počtu druhů a jejich diverzity. Jedná se často o oblasti rozsáhlých vodních ploch a hojné litorální vegetace, která na sebe váže mnoho přítomných druhů. Nejčastěji se vrt umísťuje do středu jezera. Tento centrální vrt obsahuje dostatek informací jak o abundanci, tak o druhovém složení (Smol et al., 2001; Szeroczyńska & Sarmaja-Korjonen, 2007). Nicméně někteří autoři zpochybňují spolehlivost centrálních vrtů a poukazují na zkreslení informací způsobené nadhodnocováním pelagických druhů, které se ve středu jezera vyskytují s větší pravděpodobností, a naopak podhodnocováním druhů litorálních (Brancelj & Al, 2009;

Kattel et al., 2007). V roce 2011 se Siitonen et al. rozhodli provést srovnání centrálního a litorálního kóru v jezeře Kipojärvi na severu Finska a zjistili, že nejvíce reprezentativní zastoupení litorálních druhů bylo v centrálním vrtu, neboť litorál je zóna permanentně narušovaná a data zde získaná mohou být často nadhodnocena, jak už v roce 2001 zmiňoval Smol. Samozřejmě by nejpřesnější poznatky přinesl větší počet vrtů, ale jedná se o velmi složitý a finančně nákladný proces a neméně časově náročné je i zpracování sedimentu. Velkou podporou je v paleoekologických rekonstrukcích používání takzvaných multiproxy modelů. Tyto modely obsahují informace nejenom z perlooček, ale i z jiných dobře zachovalých subfosilních zbytků a geochemických dat. Z biologických proxy se nejčastěji se v paleoekologii aplikují perloočky, rozsivky, pakomáři a pylová zrna (Smol et al., 2001). Tímto způsobem lze získat detailní informace o změně klimatu, výšce hladiny, trofii, acidifikaci a mnoha dalších údajích.

Modely vycházející z tzv. training sets – souboru jezer na výrazném gradientu požadovaného parametru, např. teplotě. Čím větší počet jezer v tomto souboru bude, tím přesnější získáme model. Na všech jezerech jsou měřeny spolu s požadovaným parametrem (teplota) i další (např. obsah živin, koncentrace rozpuštěného kyslíku, pH atd.), tak abychom o jezerech získali co nejpřesnější informace. Z každého jezera je odebrán povrchový sediment, max. 1 cm, který představuje recentní složení zde žijících společenstev, kumulované za posledních několik let. Vyhneme se tak problémům s meziroční variabilitou biologických dat. Pomocí statistických analýz se určí vůdčí parametr, který vysvětluje největší podíl druhové variability v celém souboru jezer. Lokality, které jsou výrazně ovlivněny jiným než námi požadovaným parametrem, musí být ze souboru vyřazeny. Analýzou WA-PLS z dostupných dat o teplotě a druhovém složení vypočítáme pro každý druh jeho optimální hodnoty výskytu, což je základ celého modelu. Přesnost modelu se testuje pomocí permutačních testů s cílem získat co nejmenší chybu RMSEP (Cohen, 2003).

Mezi nejpoužívanější modely patří WA-PLS, který dokáže kvantitativně interpretovat získaná data a ukázat určité predikované chyby pomocí RMSEP. Dále se využívá broken stick model, MoBidiC climatic model, age – depth model a mezi pomocné programy patří například ZONE, CALI, CANOCO (Korhola et al., 2005; Luoto et al., 2011; Smol et al., 2001; Szeroczyńska & Sarmaja-Korjonen, 2007). Studie kvantitativních transferových funkcí výrazně pokročila v 90. letech 20. století a každým

rokem nás více přibližuje k lepšímu porozumění rozsáhlého gradientu environmentálních podmínek (Rautio, 2007).

## **4 PALEOEKOLOGICKÉ REKONSTRUKCE**

### **4.1 KLIMA A TEPLOTA**

Jedním z nejvýznamnějších faktorů, které ovlivňují abundanci, diverzitu a distribuci perlooček je teplota (Kattal et al., 2008). Nejvhodnější podmínky poskytuje mírný pás s teplotním rozpětím od 15 do 20 °C, kdy je perloočka schopna se partenogeneticky (nepohlavně) rozmnožovat (Rautio, 2007). Teplota může strukturovat společenstvo přímo, kdy působí na metabolismus a ovlivňuje reprodukci, ale také nepřímo prostřednictvím změny habitatu, predace a potravní nabídky. Zvýšením teploty se namnoží fytoplankton a zvýší se tak potravní nabídka perlooček, dále dojde k nárůstu makrofyt, které poskytují perloočkám nový habitat k osídlení, tímto se obecně zvýší koncentrace živin, což je předpoklad pro další výskyt planktivorních ryb, predátorů perlooček (Luoto et al., 2011; Nevalainen et al., 2015). Při změně teploty a klimatu dochází u perlooček k morfologickým změnám. Ochlazení společně se sněhovou/ledovou pokrývkou jezera se projeví zvětšením velikosti vajíček, ze kterých se líhnou větší jedinci, kteří jsou schopni dospět dříve, díky menšímu počtu svlékání. Protože jsou tyto morfologické změny ovlivněny environmentálními faktory (teplotou), mají velký potenciál pro paleoekologické rekonstrukce (Nevalainen et al., 2013).

Další strategií pro přečkání chladnějších období je přechod k pohlavnímu rozmnožování, který zajistí produkci efiipií. Ta pomohou perloočkám přečkat nepříznivé podmínky, proto je v jejich zájmu jich za krátkou dobu vyprodukovat co největší množství (Kulesza et al., 2011; Nevalainen et al., 2012; Sarmaja-Korjonen, 1998, 2004). Pro interpretaci změny klimatu a teploty se využívá poměru počtu efiipií k počtu karapaxů. Snížením teploty a zhoršením podmínek se tento poměr navýší ve prospěch trvalých vajíček (efiipií). Faktory, ovlivňující tvorbu efiipií, a tudíž i zvýšení poměru počtu efiipií k počtu karapaxů je společně s teplotou i dostupnost potravy, která může zapříčinit kolísání tohoto poměru beze změny teploty a snižovat tak pravdivost interpretace. Nízká teplota a nedostatek potravy jsou typické pro oblasti s vyšší

nadmořskou výškou, tudíž zde bývá poměr efípií značně vysoký (Sarmaja-Korjonen, 2004).

Jednotlivé druhy perlooček jsou přizpůsobeny určitému teplotnímu optimu, které během svého života vyhledávají. Existují druhy upřednostňující nižší teploty, jako např. *Acroperus harpae*, *Alonella nana*, a naopak *Alona tuberculata*, *Pleuroxus uncinatus* preferující teploty vyšší (Nováková et al., 2013). V oblastech, kde jsou podmínky pro život velmi omezené, se perloočky dokázaly přizpůsobit velké škále environmentálních faktorů. Mezi tyto druhy patří *Daphnia longispina*, *Chydorus sphaericus*, *Allona guttata* a *Bosmina longirostris*, přežívající i v nehostinných subarktických a arktických oblastech (Sacherová et al., 2006). Výskyt těchto druhů tak může maskovat skutečnou změnu teploty daného místa v určité době, kterou se snažíme vyčíst ze subfossilních zbytků (Stefanova et al., 2003). Pro paleoekologické rekonstrukce je proto potřeba podrobně znát optima a tolerance konkrétních druhů, aby se s jejich pomocí mohla interpretovat teplota a změna klimatu v dané době (Korhola et al., 2002).

Lotter et. al (1998) se mezi prvními pokusil kvantifikovat vztahy mezi klimatem a druhovým složením perlooček v 68 švýcarských jezerech. Metodou WA-PLS a PLS (partial least squares) byl vytvořen kvantitativní model pro průměrnou letní teplotu, tzn. že byla vypočítána letní teplotní optima recentních planktonních i bentických druhů perlooček žijících v těchto jezerech. Model vykazoval nízkou střední kvadratickou odchylku (RMSEP), nízkou střední a maximální chybu průměru (mean and maximum bias) a vysoký koeficient determinace (coefficient of determination,  $r^2$ ). Duigan a Birks (2000) tento model využili pro rekonstrukci změny klimatu v jednom norském jezeře. Pomocí informací z druhového složení a přítomnosti konkrétních druhů perlooček v kóru, mohli interpretovat změny klimatu za posledních několik tisíc let až do doby interstadiálu Allerödu 13900 cal yr BP. Průměrná letní teplota vzduchu se pohybovala mezi 8-12 °C s předpokládanou chybou 1,8-2,5 °C. Výsledky vykazují mírné ochlazení v období Mladšího Dryasu oproti teplejšímu Allerödu. Snížení teploty v období Mladšího Dryasu, a tudíž i nižší diverzita perlooček, souvisí s vlivem ledovce, který se v té době dostával do přímého kontaktu s jezerem. Tyto nevhodné podmínky byly doloženy na přítomnosti pouze druhů s širokou ekologickou valencí a vysokou tolerancí, jakým je např. *Chydorus sphaericus* a *Acroperus harpae*. Během raného Holocénu se teplota opět prudce navýšila (Obrázek č. 2).

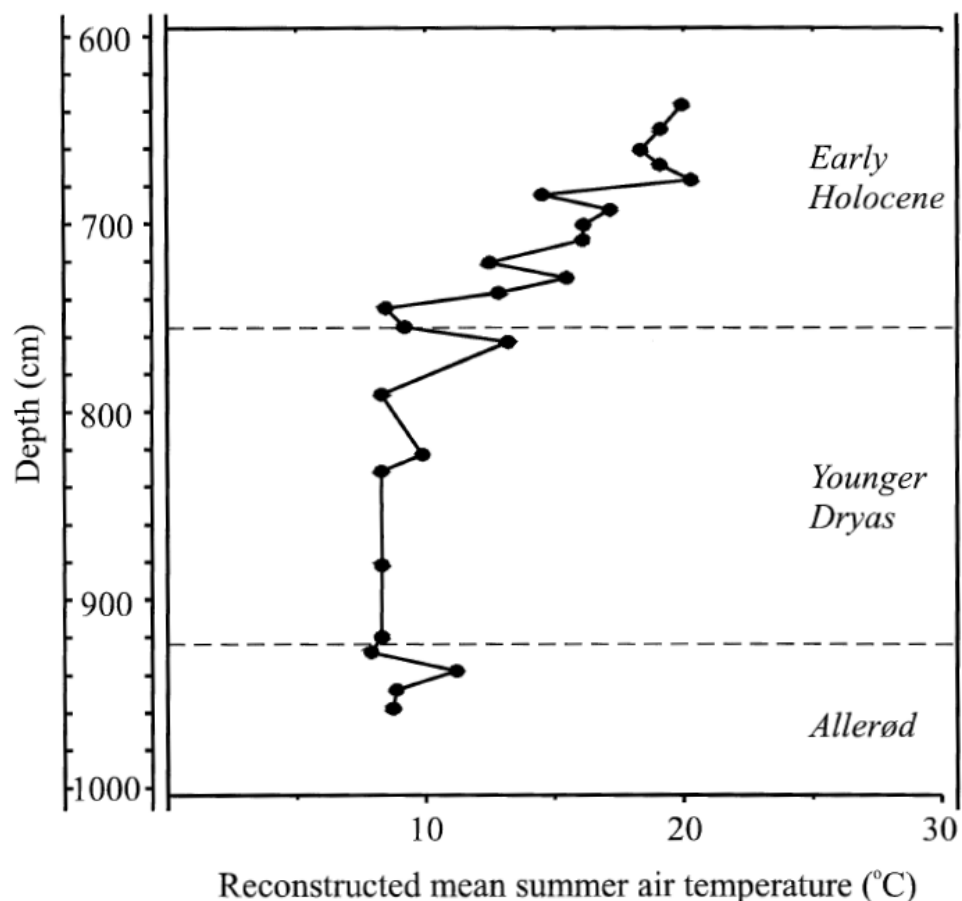


Vliv klimatu je často tlumen ostatními environmentálními faktory. Jedná se například o výšku hladiny, eutrofizaci, aciditu, predaci, abundanci makrofyt a habitatu. Pawlowski (2017) ve své studii zjistil, že rekonstruovaná teplota byla vyšší než očekával vzhledem k výsledkům z jiných proxy dat. Vysvětlil si to přítomností konkrétních teplomilnějších bentických druhů (*A. affinis*, *Ch. sphaericus*, *Al. excisa* a *A. guttata*). Výskyt zmíněných druhů bývá často určen kromě teploty i zvýšenou aciditou a přítomností makrofyt (Korosi & Smol, 2012). Zároveň uvedl, že vliv predace planktivorních ryb na modelování průměrné teploty je minimální. Došlo sice ke snížení počtu větších planktonních druhů, jako je *Daphnia pulex*, jež jsou predátory preferovány, a naopak ke zvýšení abundance menších druhů, jako je *Bosmina longirostris*, ale tento posun byl bezvýznamný, protože oba druhy mají podobná teplotní optima. Na druhou stranu mít ve vzorku pouze druhy s podobnými preferencemi je pro interpretace různorodých vnějších vlivů velice limitující (Lami et al., 2002). Přítomnost většího zastoupení efípií v poměru ke karapaxům může kromě teploty ukazovat na vyšší predaci planktivorních ryb či jiných bezobratlých živočichů (Sarmaja-Korjonen, 2004). Dalším parametrem, který může znejistit výsledky teplotní rekonstrukce je velká rozloha jezera, v němž se perloočky dokážou více pohybovat a před teplotními výkyvy snáze ukrýt a přečkat je. Zvlášť ve velkých a hlubokých jezerech je identifikace více vnějších faktorů náročná, protože perloočky často reagují na jejich kombinaci. Pro oddělení jednotlivých odpovědí na zvýšení teploty a dalších vlivů např. úživnosti se doporučuje použít multiproxy rekonstrukci (Milan, Bigler, Tolotti, & Szeroczyńska, 2017).

Multiproxy rekonstrukce využívají více proxy dat najednou. Kromě perloček se využívají i subfosilní zbytky pakomárů, rozsivek, zlativek a pylu (Milan et al., 2017). Výhodou multiproxy přístupu je věrohodnější interpretace výsledků a oddělení konkrétních vlivů environmentálních faktorů (Zawiska et al., 2014). Milan et. al (2017) tyto pozitivní vlastnosti potvrdili ve své studii. Oddělení teploty a úživnosti je složité, protože spolu úzce souvisí. Citlivé multiproxy rekonstrukce (v tomto případě nemetrické mnohorozměrné škálování) odhalily, že odpovědi na teplotu a úživnost proběhly v jinou dobu, a hlavně odlišnou silou. Pomocí tří kórů v jezeře Garda v severní Itálii pozoroval výhradní vliv teploty v období 1750 – 1850, kdy došlo k prudkému ochlazení a náhlému výskytu chladnomilných druhů (*Acroperus harpae* a *Alona affinis*). V následujícím období od roku 1960 vyzoroval nejvýraznější vliv úživnosti na

druhové složení perlooček, které se zvýšenou eutrofizací obměnilo. Objevila se *Daphnia longispina*, která je typickým indikátorem úživnosti jezer, jejíž dominance trvala až do roku 1990, kdy se podařilo zamezit přísunu odpadních vod do jezera, a tudíž i snížení eutrofizace. Pro porovnání a potvrzení daných poznatků se využily další proxy – rozsivky, řasy a fotosyntetizující pigmenty.

Přes určité výhrady, kdy subfossilní zbytky nevykazovaly vhodnou odpověď, či dostatečně silnou a rychlou odpověď (Kamenik et al., 2007; Mirosław-Grabowska et al., 2018; Nevalainen et al., 2015), jsou perloočky považovány za silný nástroj pro paleoekologické rekonstrukce změny klimatu a teploty (Cassina et al., 2013; Frolova et al., 2014; Szeroczyńska et al., 2007; Zawisza & Szeroczyńska, 2011).



Obrázek č. 2: Teploty rekonstruované podle subfossilních perlooček na norském jezeře na lokalitě Krakenes. Osa x vyznačuje rekonstruovanou průměrnou letní teplotu vzduchu (°C), osa y hloubku odebraného kóru (cm). Převzato z Duigan & Birks, 2000.

## 4.2 VÝŠKA HLADINY

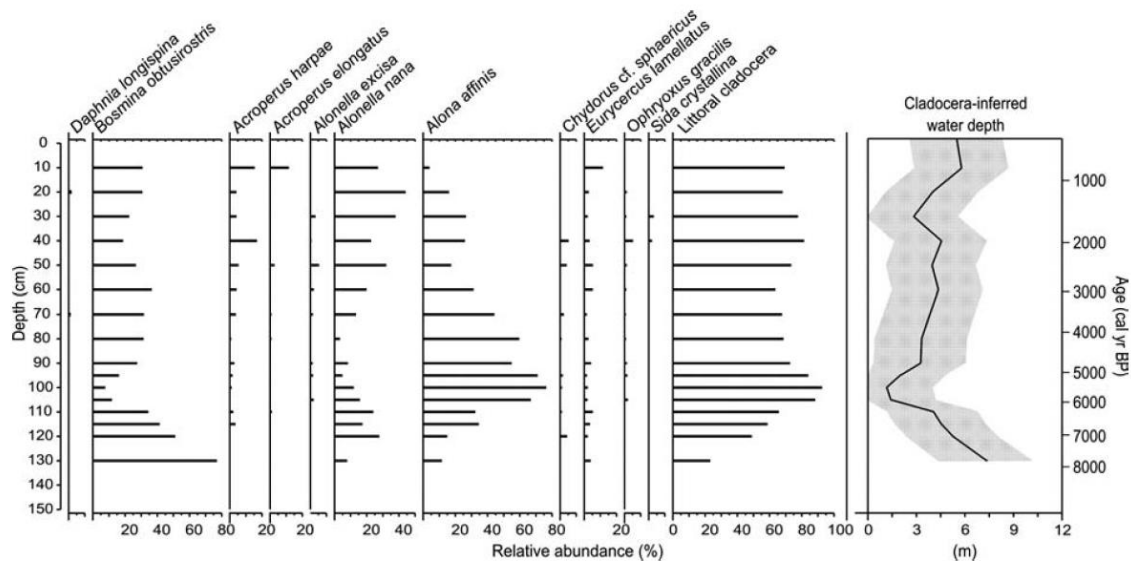
Mezi další významné faktory, ovlivňující početnost, prostorové uspořádání a druhové zastoupení perlooček, je výška hladiny (Szeroczyńska, 1998). Perloočky se vyznačují rychlou reakcí na její kolísání a mohou být využity pro rekonstrukci významných změn v historii vývoje daného jezera (Kattel et al., 2008; Płóciennik et al., 2011). Pro správnou interpretaci kolísání výšky hladiny, resp. hloubky vodního ekosystému, je důležité nejprve porozumět habitatům a preferencím perlooček k výskytu ve sledované oblasti (Kulesza et al., 2012). Rozlišujeme litorál, oblast přímo navazující na břeh jezera, který je charakterizován nejvyšší diverzitou habitatů. Vhodná útočiště mohou perloočkám utvářet ponořená makrofyta, bahnité, písčité, šterkovité dno i kamení. Typickými zástupci litorální oblasti jsou perloočky patřící do čeledi Chydoridae (Petera-Zganiacz, Borówka, Forsyjak, Miotk-Szpiganowicz, & Pawłowski, 2013; Zawisza & Szeroczyńska, 2007). Od břehů vzdálenější oblastí je pelagiál, kde je diverzita habitatů minimální a perloočky se zde pohybují v oblasti volné vody (Guilizzoni et al., 2002; Pawłowski et al., 2016; Petera-Zganiacz et al., 2013; Zawisza & Szeroczyńska, 2007).

Na změny výšky hladiny perloočky neodpovídají přímo, reagují na měnící se ekologické podmínky způsobené jejím přirozeným kolísáním. Přímý efekt je na perloočkách často viditelný pouze během velkých a prudkých událostí, kdy je dobře pozorovatelný jasný přesun ve většině společenstva. Nejvýraznější změny jsou pozorovatelné v místech, kde lze předpokládat největší vliv extrémních podmínek, a to v litorální zóně. Zvýšením vodní hladiny se zvětší plocha litorálu o nově zaplavenou část, kterou lze považovat za nový přístupný habitat. Na tento jev reagují druhotně perloočky a přesunou se výše k novému biotopu. Snížením hladiny naopak o část habitatu přijdou a jsou nuceny se posunout níže nebo mohou ztrátou svých optimálních podmínek i uhynout (Hofmann, 1998). Nejzřetelnější změny výšky hladiny nastanou dešťovými a sněhovými srážkami, táním ledu, zvýšením hladiny podzemní vody, obdobím sucha a záplavami (Mirosław-Grabowska & Zawisza, 2014). Záplavy a dlouhodobý vliv tekoucích vod na jezero mohou být ze zbytků subfosilních perlooček

vyčteny pomocí přítomnosti druhů tolerujících proudící vody (Hrynowiecka et al., 2018).

Pomocí subfosilních perlooček lze interpretovat změny ve výšce hladiny v průběhu celého historického vývoje jezera. Pro rekonstrukci kolísání hladiny se využívá dvojitý přístup, a to kvalitativní přes poměr pelagických ku litorálním druhům (P/L poměr) a kvantitativní pomocí PLS a WA-PLS regresních modelů. Tyto modely charakterizují získaná data koeficientem determinace ( $r^2$ ) a odchylkou výsledku (RMSP). Dále se využívá MAT (the modern analogue technique) model přesněji popisující průměrnou a maximální odchylku, zpřesňující tak celý výsledek. Kvantitativní modely využívají optim jednotlivých druhů v určité hloubce, a tím jsou považovány za přesnější, oproti P/L poměru popisujícímu skupiny druhů charakterizovanými jednotlivými preferencemi k habitatům (Hrynowiecka et al., 2018; Korhola et al., 2005; Siitonen et al., 2011).

V polských jezerech Szeroczyńska (1998) použitím P/L poměru zjistila, že kolísání výšky hladiny kopírovalo klimatické změny, které je vyvolaly. Pokles výšky byl zaznamenán na konci Preboreálu, v průběhu Boreálu a v menší míře i během Subboreálu a začátkem Subatlantické periody. Zvýšení hladiny nastalo ke konci Allerödu, začátkem Mladšího Dryasu, v druhé polovině Atlantiku a Subatlantické periody i současnosti. Korhola (2005) rekonstruoval změnu výšky hladiny finských jezer v období Holocénu pomocí kvantitativního modelu a identifikoval překvapivě rozsáhlé období sucha kolem cca 7500 cal yr BP (obr. 3).

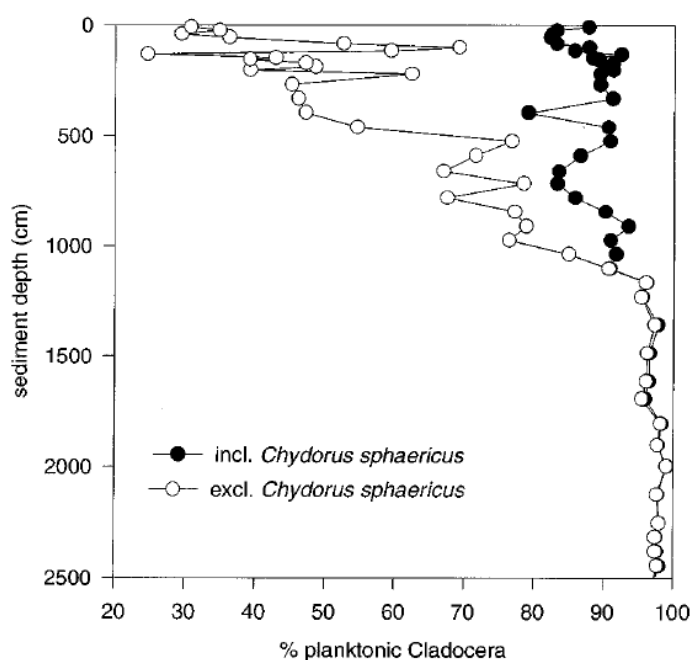


Obrázek č. 3: Vývoj perlooček v jezeře Kuttanen a kvantitativní rekonstrukce změny výšky hladiny v čase. Na ose x je relativní abundance (%) a hloubka jezera (m), osa y vystihuje hloubku jezera (cm) a dobu za kterou se výška hladiny měnila (BP). Litorální druhy obývající mělké oblasti pobřeží jsou v období sucha a mimořádného snížení hladiny dominantní. Pelagické druhy se se zvýšením hladiny pozvolna navracejí do vhodných podmínek. Převzato z Korhola et al., 2005.

Sarmaja-Korjonen a Alhonen (1999) také zkoumali změny výšky hladiny a popsali prvotní fáze vývoje jezer, které jsou obydleny typickými pionýrskými druhy, kolonizujícími nová dostupná stanoviště. Mezi tyto druhy patří *Alona affinis*, *Acroperus harpae*, *Alona intermedia*, *Alonella nana* a *Chydorus sphaericus*. Přítomností daných druhů a sedimentu, ve kterém se ještě žádné druhy nevyskytovaly, lze rekonstruovat dobu prvotního vzniku jezera a zjistit tak jeho stáří.

Rekonstrukce změn výšky hladiny se potýká s mnoha nepřesnostmi a faktory, které ovlivňují abundanci a druhové složení perlooček, což vede k chybným interpretacím. Perloočky reagují na změny teploty, koncentraci kyslíku a eutrofizaci, která se změnami výšky hladiny souvisí. Brancelj et. al (2009) poukázal na skutečnost, že posun ve výskytu druhů z čeledi Chydoridae v horských jezerech nebyl způsoben zvýšením hladiny, ale eutrofizací, která vedla k rozvoji litorálu, kdy se zvýšil počet makrofyt, poskytujících nové úkryty a habitaty pro litorální zooplankton. Se zvýšením přísunu živin souvisí i pravděpodobnější výskyt planktivorních ryb, děje se tak v důsledku nárůstu fytoplanktonu a následným namnožením zooplanktonu, který pak představuje další snadno přístupnou potravu pro dané ryby. Planktivorní ryby dokážou potlačit pelagické perloočky, kterých zvýšenou predací značně ubyde a může tak dojít k zastínění vlivu zvýšení hladiny, kde by pelagické perloočky dominovaly. Tento jev se často projevuje ve zkreslení P/L poměru (Sweetman & Smol, 2006). Obecně dojde ke

zvýšení P/L poměru pouze pokud dojde ke snížení plochy litorální oblasti ku pelagiálu. Zvýšená hladina může litorální oblasti i rozšiřovat, a to nejvýrazněji v rozsáhlých mělkých oblastech, kam se voda dokáže rozlít do velkých vzdáleností. Poměr může zkreslit i výskyt druhů s širokou ekologickou valencí, neboli schopností se přizpůsobit jak mělčinám ve vysoce diverzifikovaném litorálu, tak v otevřeném vodním prostoru pelagiálu. Jedná se zejména o druhy *Chydorus sphaericus* a *Bosmina longirostris*, které se často musí z rekonstruovaných dat vyřadit (obr. 4) (Lotter et al., 1998).



Obrázek č. 4: Ukázka vlivu druhu *Chydorus sphaericus* na procentuální zastoupení planktonních perlooček (osa x) v různých hloubkách jezera (osa y) měřena po cm. Černá křivka ukazuje abundanci planktonních perlooček zahrnující i *Chydorus sphaericus* a bílá křivka již tento druh vyčleňuje. Převzato z Hofmann, 1998.

Přímá odpověď na změnu výšky hladiny se projeví na vegetaci a struktuře substrátu neboli habitatech, na které až druhotně reagují samy perloočky. Proto je odpověď perlooček oproti habitatům slabší a může být hůře interpretována (Peters-Zganiacz et al., 2013). Důležité je vybrat správné místo pro co nejpřesnější interpretaci výsledků. Nevhodné se ukázalo získávat vzorky z kóru, kde se objevuje rašelina a mech. Tyto vegetační porosty se náhodně objevují ve shlucích v různých hloubkách jezera a tvoří tak nové habitaty na místech, kde by se perloočka, která je kolonizuje jinak neobjevovala. Může se stát, že litorální druh vázaný na ponořenou vegetaci opustí své

typické stanoviště a dostane se do oblasti pelagiálu, kde bude vyhledávat danou rašelinu a mech. Takovéto ovlivnění složení perlooček může razantně změnit poměr P/L i výsledky získané kvantitativními modely (Hofmann, 1998; Sarmaja-Korjonen & Alhonen, 1999; Sweetman & Smol, 2006). Kór, získaný ze střední nejhlubší části jezera, často vykazuje nedostatečné a zkreslené informace. Všechny zbytky těl perlooček jsou jak z litorálu, tak pelagiálu ve střední oblasti smíchány v hlubokém sedimentu. Původní vertikální distribuce společenstev nemůže být dostatečně zachována, tudíž ani ty nejvýznamnější změny výšky hladiny nemohou být z tohoto druhotného složení perlooček dostatečně vysvětleny. Navíc bylo zjištěno, že oblast litorálu na změny výšky hladiny reaguje nejvýrazněji a nejviditelněji, proto by se kór měl odebírat blíže k litorálu, nejlépe ve středních hloubkách (sublitorál). Velká blízkost odběrového místa u břehu může také vést k nepřesnostem, způsobených nedostatečným počtem sedimentovaných zbytků, resp. potřebných dat (Brancelj & Al, 2009; Lotter et al., 1998; Luoto et al., 2011; Pawłowski, 2017; Pawłowski et al., 2012). Nejvýraznější reakce perlooček na změny výšky hladiny jsou zaznamenány v malých izolovaných jezerech, které nejsou vystaveny lidskému vlivu, který může zvýšenou eutrofizací interpretaci dále pozměnit.

Pro zpřesnění rekonstrukcí kolísání hladiny během vývoje jezera se doporučuje porovnávat výsledky odvozené ze subfossilních perlooček s dalšími proxy formami. Multiproxy analýza zahrnuje využití např. lasturnatek, rozsivek, pakomárů, pylu, a hlavně přímo změnou výšky hladiny ovlivněných vodních makrofyt a složení sedimentů. Pokles hladiny se projeví např. dominancí bentických druhů rozsivek, které se striktně vyskytují v oblasti litorálu, a naopak ztrátou na makrofyta vázaných pakomárů, které tímto poklesem ztratí ponořenou vegetaci, potřebnou pro svůj další vývoj. Snížení hladiny se může prokázat i přítomností měkkýšů (resp. jejich zachovalými ulitami), kteří se začali usídlivat v litorální zóně a byly typicky pobřežními druhy s vysokou rezistencí k periodickému vysychání (Kulesza et al., 2012). Využití subfossilních perlooček k rekonstrukci změny výšky hladiny v historii jezera zůstává i přes určitou kritiku významným paleoekologickým nástrojem. (Korhola et al., 2005; Sarmaja-Korjonen & Alhonen, 1999; Siitonen et al., 2011; Szeroczyńska et al., 2007).

### 4.3 ACIDIFIKACE A VLIV pH

Změny pH a zvýšené okyselení jezer je často v přirozeném prostředí způsobeno prudkým přívalem srážek, táním sněhu, mokrou a suchou depozicí. Z půd se zvýšeným přísunem vodíkových iontů uvolňují toxické ionty kovů ( $Al^{3+}$ ), které se srážkami dostanou do jezera, kde ovlivňují rostlinná i živočišná společenstva (Cammarano & Manca, 1997). Okyselené jezero většinou získává oligotrofní charakter v důsledku vysrážení fosforu, tím se mění celá potravní síť a charakteristika jezera (Hann & Turner, 1999; Płóciennik et al., 2011; Szeroczyńska, 1998). Na změny v pH a chemickém složení vody dokážou perloočky velmi rychle zareagovat, zejména druhovým složením a reprodukční strategií. Citlivé druhy při náhlém zhoršení podmínek dokážou vytvořit efíria, většinou ale dochází k jejich vytlačení tolerantnějšími druhy, které dané podmínky mohou i preferovat (Rumes et al., 2011). Odpověď perlooček na okyselení je přímá pouze v případě náhlého prudkého poklesu pH, například při ekologické katastrofě. Většinou jsou odpovědi na acidifikaci a pokles pH nepřímé přes změny v biotických interakcích (Locke & Sprules, 2000). Okyselením vod je přímo ovlivněn fytoplankton, který představuje pro perloočky potravní nabídku, a tím jsou změnou pH druhotně zasažena i společenstva perlooček. V rozmezí pH mezi 5,2 - 6,2 se fosfor, sráží s kationty kovů a stává se tak pro fytoplankton nedostupným. Fytoplankton postupně s nedostatkem potravy mizí, což ovlivní i zooplankton, který je na výskytu fytoplanktonu závislý. Jeden z hlavních faktorů přímo zasahující do diverzity a relativní abundance perlooček jsou prediční vztahy. Při prudkém snížení pH dojde pozvolna k vymizení i těch nejtolerantnějších planktivorních ryb, a tím se zvýší abundance bezobratlých predátorů. Perloočky jsou nuceny měnit svou životní strategii. Protože jsou tyto bezobratlí predátoři oproti rybám menšího věku, dochází hlavně u planktonních perlooček, žijících v pelagiálu, ke zvětšení velikosti těla a strategickým posunům v prostoru mimo dosah predátora (Labaj et al., 2016; Sarmaja-Korjonen, 2004).

Perloočky patří mezi obecně nejtolerantnější koryše vůči acidifikaci. Dokážou kolonizovat i jezera s hodnotou pH 3 (Belyaeva & Deneke, 2007). Krátce po vzniku jezera, které se vytváří na kyselém podloží, jsou pionýrské druhy schopny osídlit habitaty s velmi nízkým pH (Hann & Turner, 1999). Konkrétní druhy dokážou včas reagovat na změnu chemického složení a pro další generaci se vyselektují klony, které



jsou dostatečně rezistentní vůči kyselým podmínkám a jsou schopny růst a rozmnožovat se i za nízkých hodnot pH (Hann & Zrum, 1997). Mezi druhy, které vyhledávají kyselější podmínky, například mělkých bažin, patří *Alonella excisa*, *A. nana*, *Alona affinis* a *Chydorus sphaericus*. Obecně zde budou dominovat druhy z čeledi Chydoridae (Hann & Turner, 1999; Słowiński et al., 2016). Při zvýšení srážek a jarním tání ledů se perloočka na zvýšení kyselosti dokáže pravidelnou sezónní změnou připravit a vytvořit si dormantní stádia formou trvalých vajíček (efípií). Čeleď Daphniidae je oproti Chydoridae naopak často velmi citlivá na jakékoli změny pH, v kyselém prostředí téměř nikdy nedominuje. Acidifikace navíc reguluje i kalcifikaci, která je při vyšší kyselosti nižší, na což doplácí hlavně větší druhy s většími nároky na Ca z čeledi Daphniidae, které mají větší podíl Ca v chitinovém exoskeletu a u nichž dochází ke ztrátám při pravidelném svlékání (Bjerring et al., 2009; Leppänen et al., 2017; Moss crop et al., 2015; Shapiera et al., 2011).

Další reakcí na snížení pH je zmenšení velikosti těla, které Korosi et al. (2008) pozorovali u rodu *Bosmina*. Není však zřejmé, zda šlo o přímou reakci, neboť ke zmenšení těla *Bosmina* mohlo ale dojít i kvůli zmenšení velikosti fytoplanktonu. Proto se při rekonstrukci acidifikace a změn pH musí brát zřetel na vztahy uvnitř potravní sítě a zahrnout možný vliv eutrofizace, který je s acidifikací velmi blízce spjatý. Rekonstrukce acidifikace může být tlumena vlivem koncentrace živin, která dokáže u perlooček vyvolat podobnou odpověď. Jiným příkladem, kdy došlo ke společné interakci okyselení a změny dostupnosti potravy pro zooplankton je studie Cammarano & Manca (1997). Pozorovali úplné vymizení některých druhů perlooček, nicméně toto vymizení nesouviselo s okyselením. Druhy pravděpodobně zmizely v důsledku nedostatku potravy a prudkého posunu k silně oligotrofnímu charakteru jezera. V několika studiích se ukázal být vliv acidifikace na abundanci a druhové složení perlooček nižší, než se zpočátku předpokládalo. Locke & Sprules (2000) zjistili, že náhlý výskyt druhu *Bosmina* nebyl způsoben vyšší acidifikací, ale snížením kompetice o habitaty a potravu mezi přítomným zooplanktonem.

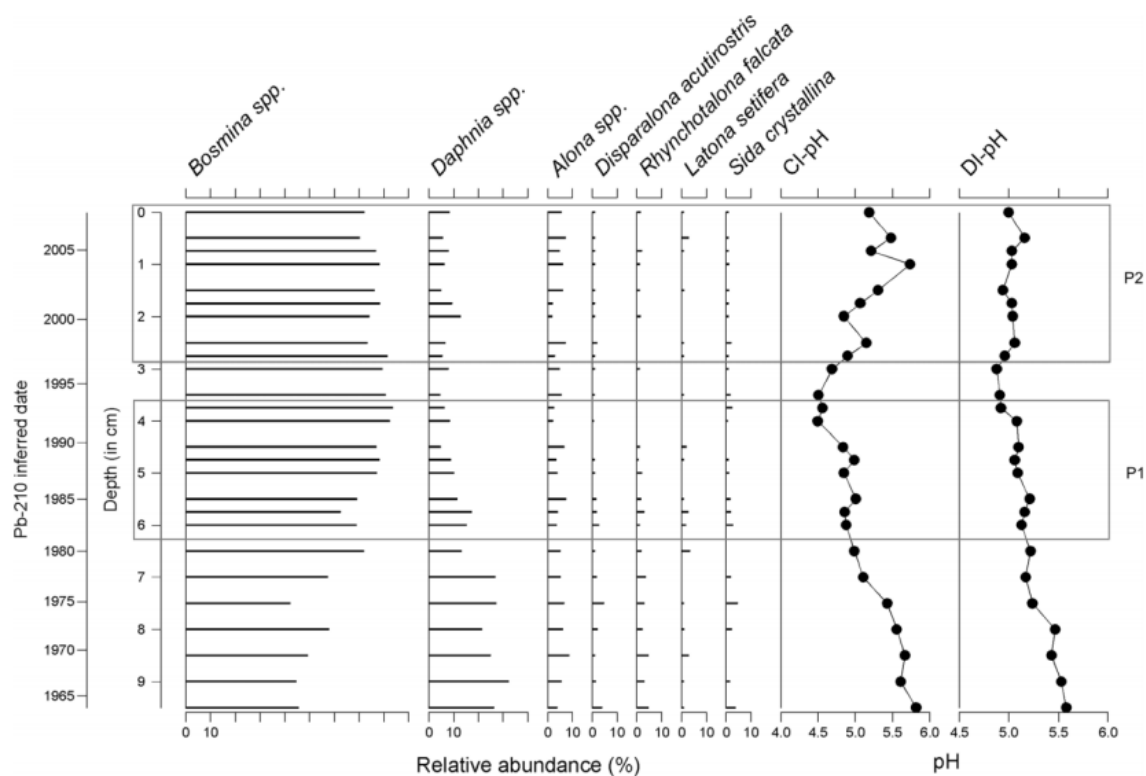
Pro lepší porozumění výskytu daných druhů v určitém rozhraní pH je důležité znát ekologii perlooček. Nejlepší skupinou pro identifikaci acidifikace je čeleď Chydoridae, která se nejlépe zachovává v sedimentech a zahrnuje mnoho druhů, které mohou být jak striktně acidofilní, tak velmi citlivé k nízkým hodnotám pH. Naopak druhy s širší ekologickou valencí, které se objevují v široké škále pH, mohou výrazně

zkreslit výsledný vliv acidifikace, který jsme vhodnou rekonstrukcí zjistili. Jako příklad takového ubikvistického taxonu je acidofilní druh *Alonella excisa*, který byl objeven jak v kyselém, tak i v alkalickém prostředí (Belyaeva & Deneke, 2007; Wachecka-Kotkowska et al., 2018).

Shapiera et al. (2012) zkoumali postupnou acidifikaci kanadských jezer. Pozorovali období před průmyslovou revolucí až do současnosti a zjistili tak významný dopad lidské aktivity na vývoj daných jezer. Rok 1950 byl charakteristický náhlou změnou v druhové dominanci, dominující *Daphnia longispina* byla nahrazena tolerantnějším druhem, *Daphnia pulex*. Na podobné změny v dominanci poukázali i Korosi & Smol (2012) v jezerech Nového Skotska. Zde bylo okyselení vod způsobeno dlouhodobou depozicí zvýšením sulfátových emisí z průmyslových aktivit v Severní Americe. Sienkiewicz et al., (2006) se zaměřili na oblast tzv. Černého trojúhelníku, kam patří i severovýchod České republiky, kde byla zátěž z průmyslu největší a krajina včetně jezer do 90. let dlouhodobě vystavena kyselým dešťům. Tento jev byl díky informacím odvozeným ze subfosilních perlooček a dominancí acidofilních druhů (*C. sphaericus*, *A. harpae*) v době vrcholné acidifikace (70. a 80. léta) ve dvou jezerech Krkonošsko-jesenické subprovincie potvrzen. Většina zasažených jezer již vykazuje jisté zotavení po acidifikaci. Jedním z nich je i Černé jezero, které splňuje optimálnější podmínky pro návrat citlivějších druhů, jakým je i *Ceriodaphnia quadrangula*, která by v kyselejších vodách nedokázala dlouho přežít (Vrba et al., 2003). Dopad znečištění a atmosférické depozice, které mění pH jezer, je nejlépe pozorovatelný v citlivých jezerech (alpských), které jsou situované na kyselých horninách, jež zvyšují citlivost vůči acidifikaci. Tyto horniny, např. žuly, mají nedostatečnou pufrací kapacitu, pomalu zvětrávají a nedodávají do jezera uhličitany v potřebné koncentraci (Cammaraano & Manca, 1997).

Pro lepší porozumění vývoje jezera a přesnější interpretace vlivu acidifikace a změn pH je vždy lepší využít multiproxy výzkum. Silnými indikátory změn pH a acidifikace jsou kromě perlooček rozsivky, zlativky, lasturnatky a měkkýši (Gałka, Tobolski, Zawisza, & Goslar, 2014; Sarmaja-Korjonen, 2002; Wachecka-Kotkowska et al., 2018). Arseneau et al. (2011) tak kromě analýzy perlooček vytvořil kvantitativní WA model pH pro rozsivky a zlativky a podařilo se mu detailně a lépe interpretovat proces acidifikace od roku 1965 do roku 2007 (obr. č. 5).

Perloočky lze, i přes určité výhrady, považovat za významné indikátory změn pH. Díky podobným studiím si můžeme přiblížit vliv lidské činnosti na vodní ekosystém a jejich přirozený vývoj již od dob jejich vzniku (Belyaeva & Deneke, 2007; Cammarano & Manca, 1997; Vrba et al., 2003; Wachecka-Kotkowska et al., 2018).



Obrázek 5: Krátkodobé změny (1965-2007) v relativní abundanci dominantních druhů perlooček (%) v jezeře Moose. Změny pH byly kvantitativně rekonstruované pomocí zlatívek (CI-pH) a rozsívek (DI-pH). Na ose x je zaznamenána relativní abundance a pH, osa y vystihuje hloubku a časový průběh změn acidifikace v daném jezeře. Převzato z Arseneau et al., 2011.

#### 4.4 TROFIE

Podle trofie, která je určena obsahem živin, lze rozdělit jezera na oligotrofní, ochuzené o živiny, a eutrofní, na živiny bohaté vody. Jezero se postupem svého vývoje stává eutrofnějším v důsledku postupného vývoje půdy a vegetace v povodí, kdy dochází k přísunu živin pomocí spadu z okolní vegetace, splachů z půdy a sedimentů a atmosférické depozice, která obohatí vodu hlavně o dusík a fosfor (Brancelj & Al, 2009). Trofický stav je jedním z hlavních faktorů ovlivňujících druhové složení vodních společenstev, zejména pak citlivých perlooček, které výrazně reagují na jakékoliv změny spojené s obsahem živin. Dostupnost živin, formou potravy perlooček, může

přímo měnit druhové složení a relativní abundanci celých zooplanktonních společenstev. Obsah živin však může ovlivňovat složení zooplanktonu i nepřímo např. snížení trofie má za následek ochuzení o habitaty litorálních makrofyt, na které jsou vázány litorální a bentické druhy. Ty se ztrátou svého habitatu přirozeně vymizí a jako výsledek můžeme sledovat zvýšení relativní abundance pelagiálních druhů (Chen et al., 2010). Jako další nepřímý vliv se může projevit zvýšení/snížení predačního tlaku, neboť dodání živin podpoří růst planktivorních ryb, a naopak nedostatek živin jejich růst oslabí. Většina perlooček preferuje oligotrofní vody (Korhola et al., 2000). Druhy, preferující na živiny chudé vody jsou např. *Daphnia pulicaria*, *Acroperus harpae*, *Alonella nana*, *Alonella excisa*, *Chydorus piger*, *Daphnia cf. dentifera* a *Eubosmina sp* (Cumming, 2003). Výzkumy sledující vztah trofie a druhového složení zooplanktonu patří k těm nejstarším (Frey, 1987; Goulden, 1971; Lotter et al., 1998), z těch současných lze například uvést práci Frolova et al. (2014), ve které byla trofie jednoho sibiřského jezera stanovena pomocí koncentrace celkového fosforu (TP). Studie potvrdila výskyt druhů s vysokou tolerancí k nedostatku živin (*Eubosmina longispina*, *Alona affinis*, *Alona harpae* a *Eurycerus lamellatus*) při TP pod 0,10 µg/l.

Současným trendem se stává zvýšená eutrofizace jezer spojená s obohacením živinami z půdní eroze a z hnojených zemědělských ploch. Dochází ke zvýšení produktivity jezera, ztrátě diverzity vodních organismů a celkové změně v druhovém složení společenstev zooplanktonu, ryb a makrofyt (Lotter et al., 1998). Přísun živin je dnes zvýšen také v důsledku globálního oteplování, které ovlivňuje tání ledu a sněhu, a tudíž i přísun nového materiálu do vodního prostředí. Na zvýšení eutrofizace reagují perloočky vyšším P/L poměrem ve prospěch planktonních druhů obývajících pelagiál, v důsledku ztráty litorálních habitatů, zejména pak makrofyt. Celková biomasa perlooček se u eutrofizace může projevit jako nárůst celkové abundance perlooček, se zastoupením typických druhů, preferující živinově bohaté vody – v evropských jezerech mírného pásu například: *Bosmina coregoni*, *Bosmina longirostris*, *Chydorus sphaericus*, *Chydorus brevilabris*, *Daphnia ambigua*, *Daphnia cf. pulex* a *Graptoleberis testudinaria* (Mirosław-Grabowska & Niska, 2007; Niska & Mirosław-Grabowska, 2014; Rumes et al., 2011). Dostupnost potravy může u perlooček ovlivnit velikost těla. V oligotrofních jezerech převládají obecně druhy dorůstající větších velikostí, které zvětšují plochu svého filtračního aparátu tak, aby v živinově chudých jezerech procedily co největší objem vody a zajistily si tak dostatečný přísun potravy. Eutrofní jezera jsou

oproti oligotrofním plná živin a dostupné potraviny, tudíž perloočkám stačí vyrůst společně s filtračním aparátem do znatelně menší velikosti (Jeppesen et al., 2011; Manca et al., 2007; Vijverberg & Boersma, 1997). Při nedostatku živin dominují naopak velké formy efektivnějších spásáčů (grazers) z čeledí Bosminidae a Daphniidae, které mohou malé jedince, pro které je vysoká koncentrace potravních částic podmínkou k životu, zcela vyloučit ze společenstev (Korosi et al., 2008).

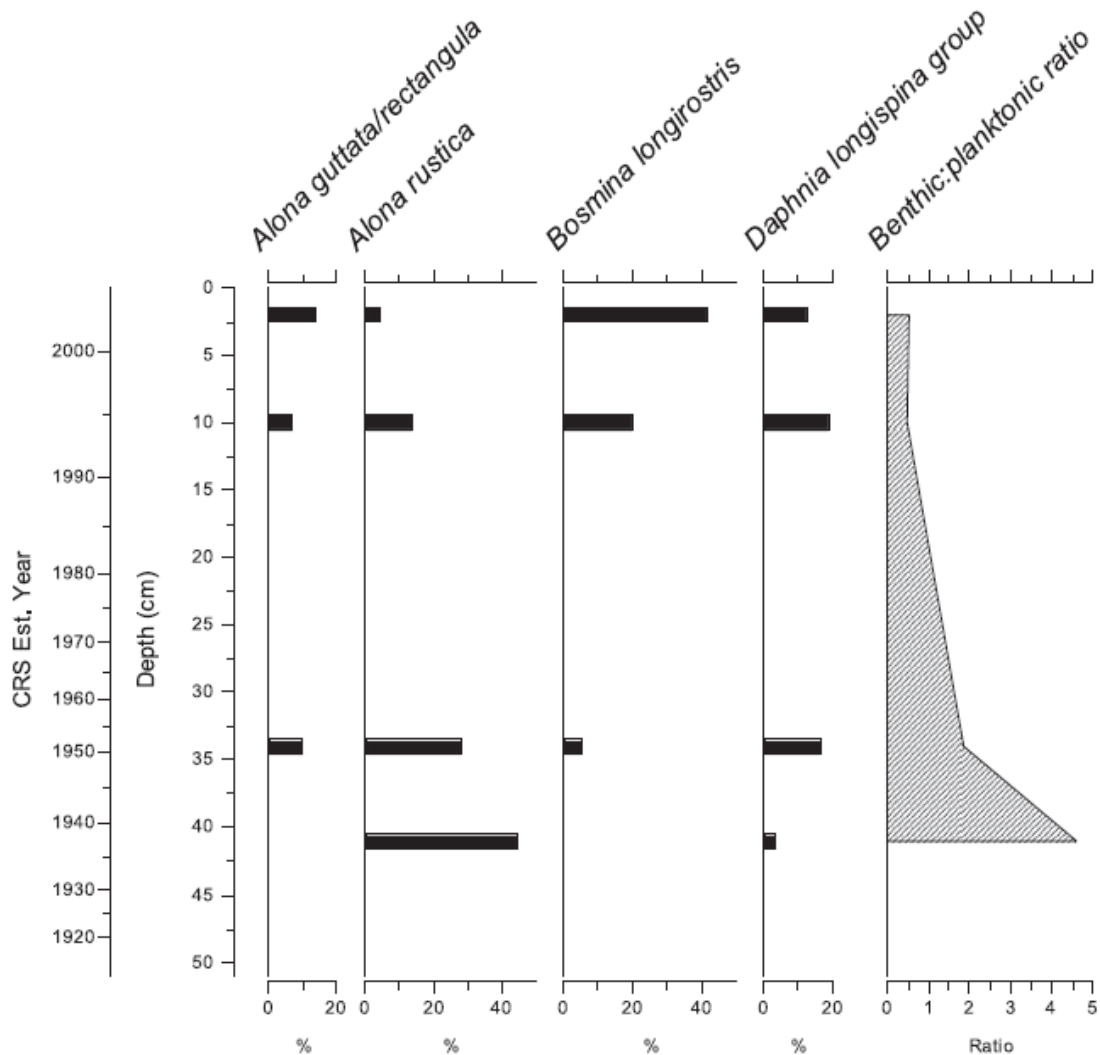
Pomocí perlooček a jejich subfosilních zbytků uložených v jezerních sedimentech lze sledovat vývoj trofického stavu jezera po celou dobu jeho existence a zhodnotit tak dnešní neúnosnou míru dopadu eutrofizace. Model pro rekonstrukci trofie ze zbytků perlooček byl postupně vytvořen pro oblast Aljašky (Sweetman & Smol, 2006), Kanady (Korosi et al., 2008) a nedávno také pro Skandinávii (Luoto et al., 2013). Výsledky rekonstrukcí ukazují, že ve 20. století došlo v mnoha oblastech světa v důsledku lidské činnosti k výrazné eutrofizaci. Zvýšené koncentrace dusíku, síry, fosforu a dalších živin byly způsobené vlivem atmosférické depozice, kyselých dešťů a vysazováním ryb na místa, kde se v minulosti nevyskytovaly, které svými výkaly navrací živiny do svého prostředí (Hakala et al., 2004; Korponai et al., 2011; Zawisza et al., 2016). Další příčinou eutrofizace může být např. odlesnění. Dalton et al. (2014) dokládají zvýšenou úživnost jezera dominancí pelagických druhů perlooček právě v době spojené s rozsáhlým odlesněním, kdy v důsledku zvýšeného přísunu živin došlo ke ztrátě litorálních habitatů (obr. č. 6). Perloočky reagují na znečištění a výskyt látek, spojených se zvýšenou eutrofizací. Piscia et al. (2012) pozoroval zvýšený počet efiipií při velkém znečištění z důvodu obohacení vody o živiny a následným výskytem mědi ve vysokých koncentracích. Pomocí perlooček byl v polském jezeře Gosciarz rekonstruován počátek zemědělské činnosti pomocí přítomnosti *Bosmina longirostris* (1850-1920) a dále *Bosmina coregoni* (1910-1950) indikující zvýšenou eutrofizaci (Goslar et al., 1999).

Konkrétním druhovým složením a početností perlooček v jednotlivých vrstvách kóru lze konstruovat postupný vývoj jezera. V prvotních fázích jezera jsou perloočky kromě konkurence nejvíce zasaženy dostupnými živinami (Sarmaja-Korjonen & Seppä, 2007). Niska & Mirosław-Grabowska (2014) rekonstruovali v polském jezeře Charzykowskie změnu v koloběhu živin během přechodu z pozdního Glaciálu k ranému Holocénu. Mezi lety 11700–1160 BP si všimli zvýšení abundance arktických a planktonních druhů, které dominují studeným, oligotrofním jezerům.

Nenadálý výskyt pelagických druhů, preferujících hlubší a rozsáhlejší vodní tělesa, spolu s novým přísunem živin, vypovídá o průbězích záplav, které lze pomocí zbytků perlooček také dají sledovat (Peters-Zganiacz et al., 2015). Dále lze ze subfossilních perlooček identifikovat vliv predace, a to velikostí jednotlivých druhů. Perloočky ovlivňuje i koncentrace chlorofylu-*a*, který popisuje trofický stav a určuje kvantitu potravy ovlivňující další seskupení společenstev. Dnes se díky toxickým účinkům věnuje velká pozornost sinicím, ty lze také lépe poznat přes výzkum perlooček. Mezi spásáče sinic patří *Daphnia*, která je schopna sinice filtrovat přes velké filtrační aparáty. Perloočky si vlivem pevných vláken sinic často zahltí své filtrační aparáty, navíc jsou ohroženy i toxiny, které jsou sinicemi produkovány (Smol et al., 2001).

Na trofický stav má vliv mnoho dalších environmentálních faktorů, které jsou schopny výsledek paleoekologických rekonstrukcí značně zkreslit. Je důležité znát dopad konkrétních faktorů na společenstva perlooček a také konkrétní odpovědi na úrovni druhů i celých společenstev (Chen et al., 2010; Manca et al., 2007). Trofii ovlivňuje nejvýrazněji změna klimatu, která dokáže zdůraznit, či utlumit vliv koncentrace živin v jednotlivých jezerech. Pro oddělení jednotlivých faktorů je potřeba další výzkum v tomto oboru (Nevalainen et al., 2013). Nejsilnější reakce perlooček na změny dostupnosti potravy vykazují pelagické druhy. Litorální druhy jsou v litorálu mají k dispozici sediment a makrofyta, z kterých lze případné potravní částice snadno získat. V jedné ze svých studií se Szeroczyńska (1998) zabývá vhodnou volbou místa odběru kóru, kde by bylo zastoupení pelagických druhů dostatečně vysoké a naopak pro litorální druhy nízké. Bohužel je známo, že se pelagické druhy špatně zachovávají. Navíc velmi hluboká jezera mají díky své velikosti mnohem pomalejší odezvu na změnu podmínek, proto je jejich paleozáznam méně vhodný pro rekonstrukce trofie (Korponai et al., 2011; Milan et al., 2017). Jako u většiny rekonstruovaných parametrů i v případě rekonstrukce trofie je vhodný multiproxy přístup. Velmi vhodná je rekonstrukce TP pomocí pelagických rozsivek, kde bývají modely velmi přesné. Další proxy (pyl, pakomáři, lasturnatky a klanonožci) zpřesní vývoj např. litorálních oblastí. Geochemické analýzy (celkový uhlík, C/N poměr) pomůžou definovat zdroj a množství organické hmoty, neboli materiálu, ze kterého postupným rozkladem vznikají potřebné živiny (Hrynowiecka et al., 2018; Lotter et al., 1998). Navzdory několika kritickým studiím je využití perlooček pro rekonstrukci trofického stavu dostatečně přesné,

zejména pak při studiu rozsahu a intenzity eutrofizace v nedávné historii (Korosi & Smol, 2012; Sweetman & Smol, 2006).



Obrázek 6: Relativní abundance (%; osa x) vybraných taxonomických skupin za posledních přibližně 1000 let (osa y), v dané hloubce (osa y), jezero Bunaveela, Irsko. V pravé části je vyobrazen poměr bentických a planktonních druhů, popisující preference a přizpůsobení k postupně se zvyšující eutrofizaci doprovázené úbytkem litorálních taxonů. Převzato z Dalton et al., 2014.

## 5 NOVÉ TRENDY V PALEOEKOLOGII PERLOOČEK

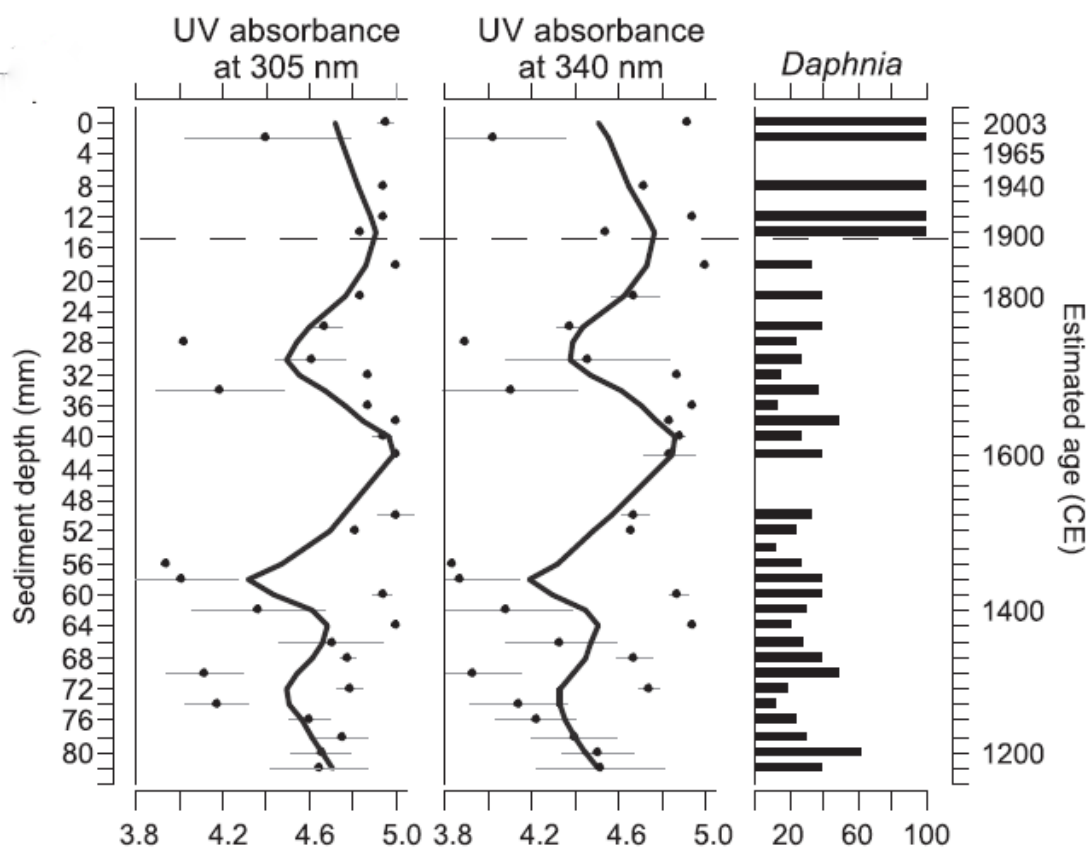
Perloočky představují účinný nástroj pro paleoekologické rekonstrukce díky své klíčové pozici v potravní síti, která nám dokáže prozradit jednotlivé vztahy mezi vodními organismy na různých trofických úrovních (Leppänen et al., 2017). S rozvojem genetických metod se nabízí využití DNA ze zbytků karapaxu, případně z vajíček

z efiíí. Mohou nám pomoci k přesnější identifikaci druhů, případně k analýze rozšíření partenogenetických klonů v čase. Trvalá vajíčka lze z neporušených efiíí, odebraných z největších hloubek jezerního sedimentu nechat vylíhnout a lépe prostudovat. Dnes se zatím podařilo vylíhnout vajíčka stará pár století, ze starších je zatím možné odebrat pouze DNA (Smol et al., 2001).

## 5.1 PRŮHLEDNOST VODY

V současné době nabývá čím dál většího významu studium průhlednosti vody. Subfosilní perloočky jsou schopny vypovídat o změnách průhlednosti jezera díky informacím o intenzitě UV záření. Toto intenzivní záření proniká jezerní hladinou a významně ovlivňuje vodní ekosystémy. Perloočky jsou na UV záření velmi citlivé, a proto se u nich vyvinulo několik ochranných mechanismů (Nevalainen & Rautio, 2014). Dokážou si vytvořit foto-ochranné pigmenty, z nichž nejvýznamnějším je melanin, který se projeví typickým ztmavnutím karapaxu. Melanin je stejně jako chitin v subfosilních perloočkách dobře zachovávan, nabízí se tedy jeho širší využití jako proxy vypovídající o změnách v průhlednosti vody napříč jezerním vývojem. Nevalainen, Lami, Luoto, & Manca (2014) provedli pilotní studii v jezerním sedimentu himalájského jezera, kde velmi zřetelně zaznamenali na počátku Holocénu výměnu původně dominantního druhu *Daphnia dentifera* s nedostatečnou pigmentací za druh *D. fusca*, která obsahovala velké množství melaninu. Množství melaninu bylo stanoveno spektrofotometricky, jako absorbance UV subfosilních efiíí čeledi Daphniidae. Jako vysvětlení pro tuto druhovou výměnu uvádějí, že postupným oteplením pravděpodobně docházelo k výraznému tání sněhu a ledu na hladině jezera, čímž mohlo dojít k intenzivnějšímu pronikání UV pod hladinu a vymizení nepigmentovaného druhu (obr. č. 7). Pochybnosti k dané paleoekologické rekonstrukci stojí zejména na faktu, že perloočky změnou pigmentace odpovídají na různé environmentální faktory, ne pouze na intenzitu UV záření. Pigmentace může zesílit např. i vlivem snížení hladiny, kdy paprsky pronikají mělčím jezerem hlouběji, či naopak může být pigmentace menší v důsledku zvýšení predančního tlaku. Predátoři loví kořist lépe viditelnou a perloočky jsou, v době přemnožení planktivorních ryb, snížením své pigmentace lépe chráněny proti predaci (Nevalainen et al., 2016).





Obrázek 7: Rekonstrukce pronikajícího UV záření na základě měření UV absorbance subfosilních efípií (*Daphnia*). Osa x popisuje UV absorbanci efípií při vlnové délce 305 a 340 nm (využití dvou vlnových délek pro standardizaci absorpční škály UV záření) (AU - relativní absorpční jednotky) a dále relativní abundanci efípií (*Daphnia*), osa y vyznačuje hloubku sedimentačního kóru (mm) a zároveň časovou osu (CE – náš letopočet). Převzato z Nevalainen et al., 2016.

## 5.2 SALINITA A KONDUKTIVITA

Perloočky reagují na zvýšení salinity, a tudíž i konduktivity (měrná vodivost) různou intenzitou. Při vysoké salinitě většinou dochází ke snížení diverzity perlooček, k vytvoření menších forem a vymizení méně tolerantních druhů (Amsinck et al., 2003; Çakıroğlu et al., 2016). Na druhové složení a relativní abundanci perlooček se fyziologický stres značně projeví při konduktivitě nad 3  $\mu\text{S}/\text{cm}$ , kterou již většina perlooček nedokáže tolerovat (Rumes et al., 2011). Amsinck et al. (2005) vyzorovali v 36 dánských brakických jezerech snížení diverzity v důsledku vyšší salinity a záměnu citlivějších forem *Ceriodaphnia spp.*, *A. rectangula/guttata*, *C. sphaericus* a *B. longirostris*, za ty slanomilnější, např. *Leydigia acanthocercoides* a *L. leydigi*. Pro kvantitativní rekonstrukci byly použity WA modely. Identifikovat salinitu

(konduktivitu) jako klíčový parametr, který způsobil změny ve společenstvu perlooček, je dnes stále poměrně složité (Tóth et al., 2014; Yu et al., 2014).

## 6 ZÁVĚR

V této práci jsem se zabývala využitím subfosilních perlooček v paleoekologických rekonstrukcích. Perloočky jsou silnými indikátory mnoha environmentálních faktorů, které mají významný vliv na vodní ekosystémy. Díky znalosti jejich ekologických nároků a jejich rychlé reakci na měnící se podmínky dokážeme interpretovat vývoj jezera již od jeho samotného vzniku. Získaný subfosilní záznam – jak druhové složení, tak relativní abundance perlooček – je však výsledkem mnoha faktorů, které se v přírodě přirozeně překrývají a někdy je velice těžké je rozeznat a od sebe oddělit. Právě souběh těchto faktorů je nejčastějším úskalím, se kterým se při analýze perlooček v jezerních sedimentech setkáváme. Velká pozornost se musí věnovat již odbírání kóru, neboť nevhodné místo odběru profilu může vést k nadhodnocení, nebo naopak podhodnocení některých druhů, či faktorů. Například pro rekonstrukci kolísání hladiny se doporučují kóry získané ze sublitorálu, které obsahují dostatečný počet litorálních druhů, které jsou pro rekonstrukci výšky hladiny klíčové. Odběry z oblasti litorálu a největších hloubek často nadhodnocovaly/podhodnocovaly výskyt některých druhů. Některé parametry (kolísání hladiny, teplota) se ukázaly natolik silné, že mohl vzniknout kvantitativní model pro jejich rekonstrukci, nicméně jeho použití na námi vybranou lokalitu vždy musí předcházet úvaha, zda naše jezero spadá v daném parametru do rozsahu určeného training setem a zda zde recentně nacházíme analogické druhy. Velká většina výše zmíněných studií se shoduje na co největším počtu proxy dat použitých pro paleoenvironmentální rekonstrukce, tzn. multiproxy přístup. Velmi vhodné je také srovnání rekonstrukcí z konkrétních jezer s co největším počtem jezer v daném či odlišném regionu a samozřejmě analýza co největšího počtu kórů z daného jezera. Oba požadavky jsou však nereálné, vzhledem k velké časové náročnosti odběru a zejména samotného zpracování sedimentu, nemluvě o náročnosti finanční. To je pochopitelně také důvod, proč je paleoekologických studií relativně málo, například na území ČR zatím z několika lokalit: Plešného jezera (Pražáková et al., 2006), Komořanského jezera (Houfková et al., 2006) a jezera Vladař (Pokorný et al., 2006).

## 7 SEZNAM LITERÁRNÍCH ZDROJŮ

- 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, 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.  
<http://doi.org/10.1023/A:1024470329314>
- Arseneau, K. M. A., Driscoll, C. T., Brager, L. M., Ross, K. A., Cumming, B. F., & Weyhenmeyer, G. A. (2011). Recent evidence of biological recovery from acidification in the Adirondacks (New York, USA): a multiproxy paleolimnological investigation of Big Moose Lake. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 68(4), 575–592.  
<http://doi.org/10.1139/f2011-003>
- Belyaeva, M., & Deneke, R. (2007). Colonization of acidic mining lakes: *Chydorus sphaericus* and other Cladocera within a dynamic horizontal pH gradient (pH 3–7) in Lake Senftenberger See (Germany). *Hydrobiologia*, 594(1), 97–108.  
<http://doi.org/10.1007/s10750-007-9082-5>
- Bigler, C., Heiri, O., Krškova, R., Lotter, A. F., & Sturm, M. (2006). Distribution of diatoms, chironomids and cladocera in surface sediments of thirty mountain lakes in south-eastern Switzerland. *Aquatic Sciences*, 68(2), 154–171. <http://doi.org/10.1007/s00027-006-0813-x>
- Bjerring, R., Becares, E., Declerck, S., Gross, E. M., Hansson, L. A., Kairesalo, T., ... Jeppesen, E. (2009). Subfossil Cladocera in relation to contemporary environmental variables in 54 Pan-European lakes. *Freshwater Biology*, 54(11), 2401–2417.  
<http://doi.org/10.1111/j.1365-2427.2009.02252.x>
- Brancelj, A., & Al, E. (2009). Cladocera remains... *Advances in Limnology Volume 62*.
- Brown, L. A. (1929). The Natural History of Cladocerans in Relation to Temperature-III. Preadaptation and Dispersal Author (s): L. A. Brown Source: *The American Naturalist*, Vol. 63, No. 688 (Sep. - Oct., 1929), pp. 443–454 Published by: The University of Chicago, 63(688), 443–454.
- Çakıroğlu, A. İ., Levi, E. E., Tavşanoğlu, N., Bezirci, G., Erdoğan, Ş., Filiz, N., ... Beklioğlu, M. (2016). Inferring past environmental changes in three Turkish lakes from sub-fossil Cladocera. *Hydrobiologia*, 778(1), 295–312. <http://doi.org/10.1007/s10750-015-2581-x>
- Cammarano, P., & Manca, M. (1997). Studies on Zooplankton in 2 Acidified High-Mountain Lakes in the Alps. *Hydrobiologia*, Vol 356(Iss OCT), 97–109.  
<http://doi.org/10.1023/A:1003179314456>
- Cassina, F., Dalton, C., Dillane, M., de Eyto, E., Poole, R., & Sparber, K. (2013). A multi-proxy palaeolimnological study to reconstruct the evolution of a coastal brackish lake (Lough Furnace, Ireland) during the late Holocene. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 383–384, 1–15. <http://doi.org/10.1016/j.palaeo.2013.04.016>

- Colbourne, K. (1998). Phylogenetics and evolution of a circumpolar species complex (Cladocera : *Daphnia pulex* ), (1998), 347–365.
- Cumming, D. G. B. F. Sedimentary Cladoceran remains and their relationship to nutrients and other limnological variables in 53 lakes from British Columbia, Canada (2003).
- Dalton, C., O'Dwyer, B., Taylor, D., De Eyto, E., Jennings, E., Chen, G., ... McGinnity, P. (2014). Anthropocene environmental change in an internationally important oligotrophic catchment on the Atlantic seaboard of western Europe. *Anthropocene*, 5, 9–21. <http://doi.org/10.1016/j.ancene.2014.06.003>
- 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. <http://doi.org/10.1111/j.1365-2427.2008.02124.x>
- Decosta, J., & Warren, C. N. (1967). Paleolimnology and Prehistory Author (s): John DeCosta and Claude N. Warren Published by: Cambridge University Press Stable URL : <http://www.jstor.org/stable/278776>, 32(1), 31–35.
- Dondajewska, R., Kozak, A., Kowalczywska-Madura, K., Budzyńska, A., Gołdyn, R., Podsiadłowski, S., & Tomkowiak, A. (2017). The response of a shallow hypertrophic lake to innovative restoration measures - Uzarzewskie Lake case study. *Ecological Engineering*. <http://doi.org/10.1016/j.ecoleng.2017.07.010>
- Duigan, C. A., & Birks, H. H. (2000). The late-glacial and early-Holocene palaeoecology of cladoceran microfossil assemblages at Krakenes, western Norway, with a quantitative reconstruction of temperature changes. *Journal of Paleolimnology*, 23(1), 67–76. <http://doi.org/10.1023/A:1008004513301>
- Frey, D. G. (1965). Gynandromorphism in the Chydorid Cladocera Author (s): David G. Frey Source : Limnology and Oceanography , Vol . 10 , Supplement : Alfred C. Redfield 75th Anniversary Volume ( Nov . , 1965 ), pp . 103-114 Stable URL : <http://www.jstor.org/stable/283354>, 10, 103–114.
- Frey, D. G. (1960). On the Occurrence of Cladoceran Remains in Lake Sediments Author (s): David G. Frey Source : Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America , Published by : National Academy of Sciences Stable URL : <http://www.jstor.org>, 46(6), 917–920.
- Frey, D. G. (1966). Contrasting Strategies of Gamogenesis in Northern and Southern Populations of Cladocera Author (s): David G. Frey Published by : Ecological Society of America Stable URL : <http://www.jstor.org/stable/1937046> Your use of the JSTOR archive indicates your, 63(1), 223–241.
- Frey, D. G. (1987). The North American Chydorus faviformis (Cladocera, Chydoridae) and the Honeycombed Taxa of Other Continents Author (s): D. G. Frey Source : Philosophical Transactions of the Royal Society of London . Series B , Biological Published by : The Royal Society, 315(1175), 353–402.
- Frolova, L., Nazarova, L., Pestryakova, L., & Herzschuh, U. (2014). Subfossil Cladocera from surface sediment in thermokarst lakes in northeastern Siberia, Russia, in relation to limnological and climatic variables. *Journal of Paleolimnology*, 52(1–2), 107–119. <http://doi.org/10.1007/s10933-014-9781-7>

- Gałka, M., Tobolski, K., Zawisza, E., & Goslar, T. (2014). Postglacial history of vegetation, human activity and lake-level changes at Jezioro Linówek in northeast Poland, based on multi-proxy data. *Vegetation History and Archaeobotany*, 23(2), 123–152. <http://doi.org/10.1007/s00334-013-0401-7>
- García-Girón, J., Fernández-Aláez, C., Fernández-Aláez, M., & Luis, B. (1969). Subfossil Cladocera from surface sediment reflect contemporary assemblages and their environmental controls in Iberian flatland ponds. *Ecological Indicators*, 87(November 2017), 33–42. <http://doi.org/10.1016/j.ecolind.2017.12.007>
- Gilbert, J. J. J. (1988). Suppression of rotifer population by *Daphnia* : A review of the evidence, the mechanisms, and the effects on zooplankton community structure. *Limnology and Oceanography*, 33(6), 1286–1303. Retrieved from <http://www.jstor.org/stable/10.2307/2837290>
- Goslar, T., Ralska-Jasiewiczowa, M., Van Geel, B., Łacka, B., Szeroczyńska, K., Chróst, L., & Walanus, A. (1999). Anthropogenic changes in the sediment composition of Lake Gosciaz (central Poland), during the last 330 yrs. *Journal of Paleolimnology*, 22(2), 171–185. <http://doi.org/10.1023/A:1008096032117>
- Goulden, C. E. (1971). Distribution Control of the of the Chydorid Abundance, 16(2), 320–331.
- Guilizzoni, P., Lami, A., Marchetto, A., Jones, V., Manca, M., & Bettinetti, R. (2002). Palaeoproductivity and environmental changes during the Holocene in central Italy as recorded in two crater lakes (Albano and Nemi). *Quaternary International*, 88, 57–68. [http://doi.org/10.1016/S1040-6182\(01\)00073-8](http://doi.org/10.1016/S1040-6182(01)00073-8)
- Hakala, A., Sarmaja-Korjonen, K., & Miettinen, A. (2004). The origin and evolution of Lake Vähä-Pitkusta, SW Finland - A multi-proxy study of a meromictic lake. *Hydrobiologia*, 527(1), 85–97. <http://doi.org/10.1023/B:HYDR.0000043186.21835.20>
- Hann, B. J., & Turner, M. A. (1999). Exploitation by microcrustacea of a new littoral habitat in an acidified lake. *Hydrobiologia*, 416, 65–75. <http://doi.org/10.1023/A:1003894511586>
- Hann, B. J., & Zrum, L. (1997). Littoral microcrustaceans (Cladocera, Copepoda) in a prairie coastal wetland: Seasonal abundance and community structure. *Hydrobiologia*, 357, 37–52. <http://doi.org/10.1023/A:1003170416487>
- Harmsworth, R. V. (1968). The Developmental History of Blelham Tarn ( England ) as Shown by Animal Microfossils , with Special Reference to the Cladocera Author ( s ): Rodney V . Harmsworth Published by : Wiley on behalf of the Ecological Society of America Stable URL : <http://www>, 38(3), 223–241.
- Hofmann, W. (1998). Cladocerans and chironomids as indicators of lake level changes in north temperate lakes. *Journal of Paleolimnology*, 19(1), 55–62. <http://doi.org/10.1023/A:1007999419765>
- Houfková, P., Bešta, T., Bernardová, A., Vondrák, D., Pokorný, P., & Novák, J. (2006). Holocene climatic events linked to environmental changes at Lake Komořany Basin, Czech Republic. *Holocene*, 27(8), 1132–1145. <http://doi.org/10.1177/0959683616683250>
- Hrynowiecka, A., Źarski, M., Jakubowski, G., Nadachowski, A., Pawłowska, K., Pawłowski, D., ... Nast, D. (2018). Eemian and Vistulian (Weichselian) paleoenvironmental changes: A multi-proxy study of sediments and mammal remains from the Ławy paleolake (Eastern Poland). *Quaternary International*, 467, 131–146.

<http://doi.org/10.1016/j.quaint.2016.10.033>

- Chen, G., Dalton, C., & Taylor, D. (2010). Cladocera as indicators of trophic state in Irish lakes. *Journal of Paleolimnology*, 44(2), 465–481. <http://doi.org/10.1007/s10933-010-9428-2>
- Chen, M., Chen, F., Li, J., & Zhao, B. (2009). Effect of temperature and food on development and growth of daphnia similoides (cladocera: Daphniidae) from lake donghu. *Journal of Freshwater Ecology*, 24(4), 545–551. <http://doi.org/10.1080/02705060.2009.9664331>
- Jeppesen, E., Nöges, P., Davidson, T. A., Haberman, J., Nöges, T., Blank, K., ... 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. <http://doi.org/10.1007/s10750-011-0831-0>
- 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. <http://doi.org/10.1007/s10750-007-9083-4>
- 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. <http://doi.org/10.1007/s10933-006-9073-y>
- Kattel, G. R., Battarbee, R. W., Mackay, A. W., & Birks, H. J. B. (2008). Recent ecological change in a remote Scottish mountain loch: An evaluation of a Cladocera-based temperature transfer-function. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 259(1), 51–76. <http://doi.org/10.1016/j.palaeo.2007.03.052>
- Kerfoot, W. C. (1981). Long-Term Replacement Cycles in Cladoceran Communities : A History of Predation Author ( s ): W . Charles Kerfoot Published by : Wiley on behalf of the Ecological Society of America Stable URL : <http://www.jstor.org/stable/1936683> REFERENCES Linked refere, 62(1), 216–233.
- Korhola, A. (1999). Distribution Patterns of Cladocera in Subarctic Fennoscandian Lakes and Their Potential in Distribution patterns of Cladocera in subarctic Fennoscandian reconstruction lakes and their potential in environmental, 22(4), 357–373.
- Korhola, A., Olander, H., & Blom, T. (2000). Cladoceran and chironomid assemblages as quantitative indicators of water depth in subarctic Fennoscandian lakes. *Journal of Paleolimnology*, 24(1), 43–54. <http://doi.org/10.1023/A:1008165732542>
- Korhola, A., Sorvari, S., Rautio, M., & Appleby, P. G. (2002). A multi-proxy analysis of climate impacts on the recent development of subarctic Lake Sannajarvi in Finnish Lapland. *Journal of Paleolimnology*, 28, 59–77.
- 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. <http://doi.org/10.1007/s10933-005-1839-0>
- Korosi, J. B., Paterson, A. M., Desellas, A. M., & Smol, J. P. (2008). Linking mean body size of pelagic Cladocera to environmental variables in Precambrian Shield lakes: A paleolimnological approach. *Journal of Limnology*, 67(1), 22–34. <http://doi.org/10.4081/jlimnol.2008.22>

- Korosi, J. B., & Smol, J. P. (2012). Examining the effects of climate change, acidic deposition, and copper sulphate poisoning on long-term changes in cladoceran assemblages. *Aquatic Sciences*, 74(4), 781–792. <http://doi.org/10.1007/s00027-012-0261-8>
- Korponai, J., Varga, K. A., Lengré, T., Papp, I., Tóth, A., & Braun, M. (2011). Paleolimnological reconstruction of the trophic state in Lake Balaton (Hungary) using Cladocera remains. *Hydrobiologia*, 676(1), 237–248. <http://doi.org/10.1007/s10750-011-0898-7>
- Kulesza, P., Suchora, M., Pidek, I. A., & Alexandrowicz, W. P. (2011). Chronology and directions of Late Glacial paleoenvironmental changes: A multi-proxy study on sediments of Lake Słone (SE Poland). *Quaternary International*, 238(1–2), 89–106. <http://doi.org/10.1016/j.quaint.2010.12.024>
- Kulesza, P., Suchora, M., Pidek, I. A., Dobrowolski, R., & Alexandrowicz, W. P. (2012). The Holocene palaeoenvironmental changes reflected in the multi-proxy studies of Lake Słone sediments (SE Poland). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 363–364, 79–98. <http://doi.org/10.1016/j.palaeo.2012.08.016>
- Labaj, A. L., Korosi, J. B., Kurek, J., Jeziorski, A., Keller, W. B., & Smol, J. P. (2016). Response of *Bosmina* size structure to the acidification and recovery of lakes near Sudbury, Canada. *Journal of Limnology*, 75(2S), 22–29. <http://doi.org/10.4081/jlimnol.2016.1183>
- Lami, A., Prazakova, M., Rose, N., Schnell, Ø. A., Tessadri, R., & Thompson, R. (2002). Temperature on Biological Parameters. *Journal of Paleolimnology*, 147–160.
- Leppänen, J. J., Weckström, J., & Korhola, A. (2017). Paleolimnological Fingerprinting of the Impact of Acid Mine Drainage After 50 Years of Chronic Pollution in a Southern Finnish Lake. *Water, Air, and Soil Pollution*, 228(6). <http://doi.org/10.1007/s11270-017-3417-2>
- Locke, A., & Sprules, W. G. (2000). Effects of acidic pH and phytoplankton on survival and condition of *bosmina longirostris* and *daphnia pulex*. *Hydrobiologia*, 437, 187–196. <http://doi.org/10.1023/A:1026563109217>
- 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. <http://doi.org/10.1023/A:1007994206432>
- 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. <http://doi.org/10.1007/s10750-011-0801-6>
- 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. <http://doi.org/10.1007/s10750-012-1422-4>
- Manca, M., Torretta, B., Comoli, P., Amsinck, S. L., & Jeppesen, E. (2007). Major changes in trophic dynamics in large, deep sub-alpine Lake Maggiore from 1940s to 2002: A high resolution comparative palaeo-neolimnological study. *Freshwater Biology*, 52(11), 2256–2269. <http://doi.org/10.1111/j.1365-2427.2007.01827.x>

- Mezquita, F., & Miracle, M. R. (1997). Chydorid assemblages in the sedimentary sequence of Lake La Cruz (Spain) subject to water level changes. *Hydrobiologia*, 360, 277–285. <http://doi.org/10.1023/A:1003185824027>
- Milan, M., Bigler, C., Tolotti, M., & Szeroczyńska, K. (2017). Effects of long term nutrient and climate variability on subfossil Cladocera in a deep, subalpine lake (Lake Garda, northern Italy). *Journal of Paleolimnology*, 58(3), 335–351. <http://doi.org/10.1007/s10933-017-9981-z>
- Mirosław-Grabowska, J., & Niska, M. (2007). Reconstruction of environmental conditions of Eemian palaeolake at Studzieniec (Central Poland) on the basis of stable isotope and Cladocera analyses. *Quaternary International*, 162–163, 195–204. <http://doi.org/10.1016/j.quaint.2006.08.003>
- Mirosław-Grabowska, J., Niska, M., & Roman, M. (2018). Long (MIS 5e – 3) environmental history of a paleolake in central Poland recorded in the succession from Kubłowo. *Quaternary International*, 467, 26–42. <http://doi.org/10.1016/j.quaint.2016.06.027>
- Mirosław-Grabowska, J., & Zawisza, E. (2014). Late Glacial-early Holocene environmental changes in Charzykowskie Lake (northern Poland) based on oxygen and carbon isotopes and Cladocera data. *Quaternary International*, 328–329(1), 156–166. <http://doi.org/10.1016/j.quaint.2013.07.019>
- Moss crop, L. E., Paterson, A. M., DeSellas, A. M., Kurek, J., Weeber, R., & Smol, J. P. (2015). Long-term stability of cladoceran assemblages in small, shallow, Canadian Shield lakes experiencing marked calcium declines. *Aquatic Sciences*, 77(4), 547–561. <http://doi.org/10.1007/s00027-015-0402-y>
- Nevalainen, L., Helama, S., & Luoto, T. P. (2013). Hydroclimatic variations over the last millennium in eastern Finland disentangled by fossil Cladocera. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 378, 13–21. <http://doi.org/10.1016/j.palaeo.2013.03.016>
- Nevalainen, L., Lami, A., Luoto, T. P., & Manca, M. (2014). Fossil cladoceran record from Lake Píramide Inferiore (5067 m asl) in the Nepalese Himalayas: Biogeographical and paleoecological implications. *Journal of Limnology*, 73(2), 158–166. <http://doi.org/10.4081/jlimnol.2014.864>
- Nevalainen, L., Luoto, T. P., Kultti, S., & Sarmaja-Korjonen, K. (2012). Do subfossil Cladocera and chydorid ephippia disentangle Holocene climate trends? *Holocene*, 22(3), 291–299. <http://doi.org/10.1177/0959683611423691>
- Nevalainen, L., Luoto, T. P., Rantala, M. V., Galkin, A., & Rautio, M. (2015). Role of terrestrial carbon in aquatic UV exposure and photoprotective pigmentation of meiofauna in subarctic lakes. *Freshwater Biology*, 60(11), 2435–2444. <http://doi.org/10.1111/fw.b.12670>
- Nevalainen, L., Rantala, M. V., & Luoto, T. P. (2015). Sedimentary cladoceran assemblages and their functional attributes record late Holocene climate variability in southern Finland. *Journal of Paleolimnology*, 54(2–3), 239–252. <http://doi.org/10.1007/s10933-015-9849-z>
- Nevalainen, L., Rantala, M. V., Luoto, T. P., Ojala, A. E. K., & Rautio, M. (2016). Long-term changes in pigmentation of arctic Daphnia provide potential for reconstructing aquatic UV exposure. *Quaternary Science Reviews*, 144, 44–50. <http://doi.org/10.1016/j.quascirev.2016.05.022>



- Nevalainen, L., & Rautio, M. (2014). Spectral absorbance of benthic cladoceran carapaces as a new method for inferring past UV exposure of aquatic biota. *Quaternary Science Reviews*, 84, 109–115. <http://doi.org/10.1016/j.quascirev.2013.11.020>
- Niska, M., & Mirosław-Grabowska, J. (2014). Eemian environmental changes recorded in lake deposits from Rzecino (NW Poland): Cladocera, isotopic and selected geochemical data. *Journal of Paleolimnology*, 53(1), 89–105. <http://doi.org/10.1007/s10933-014-9810-6>
- Nováková, K., Van Hardenbroek, M., & van der Knaap, W. O. (2013). Response of subfossil cladocera in Gerzensee (Swiss Plateau) to early late glacial environmental change. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 391, 84–89. <http://doi.org/10.1016/j.palaeo.2012.10.021>
- Pawłowski, D. (2017). The usefulness of subfossil Cladocera remains in Younger Dryas climatic reconstructions in central Poland. *Acta Geologica Polonica*, 67(4), 567–584. <http://doi.org/10.1515/agp-2017-0026>
- Pawłowski, D., Borówka, R. K., Kowalewski, G., Luoto, T. P., Milecka, K., Nevalainen, L., ... Zieliński, T. (2016). The response of flood-plain ecosystems to the Late Glacial and Early Holocene hydrological changes: A case study from a small Central European river valley. *Catena*, 147, 411–428. <http://doi.org/10.1016/j.catena.2016.07.034>
- Pawłowski, D., Kloss, M., Obremaska, M., Szymanowski, M., & Zurek, S. (2012). Evolution of small valley mire in central Poland as a result of hydroclimatic oscillations. *Geochronometria*, 39(2), 133–148. <http://doi.org/10.2478/s13386-012-0004-6>
- Petera-Zganiacz, J., Borówka, R. K., Forysiak, J., Miotk-Szpiganowicz, G., & Pawłowski, D. (2013). Palaeogeographical significance of the Eemian biogenic sediments at the Bór site (Warta river valley, central Poland). *Geological Quarterly*, 57(4), 687–700. <http://doi.org/10.7306/gq.1122>
- Petera-Zganiacz, J., Dzieduszyńska, D. A., Twardy, J., Pawłowski, D., Płociennik, M., Lutyńska, M., & Kittel, P. (2015). Younger Dryas flood events: A case study from the middle Warta River valley (Central Poland). *Quaternary International*, 386, 55–69. <http://doi.org/10.1016/j.quaint.2014.09.074>
- Piscia, R., Guilizzoni, P., Fontaneto, D., Vignati, D. A. L., Appleby, P. G., & Manca, M. (2012). Dynamics of rotifer and cladoceran resting stages during copper pollution and recovery in a subalpine lake. *Annales de Limnologie - International Journal of Limnology*, 48(2), 151–160. <http://doi.org/10.1051/limn/2012006>
- Płociennik, M., Self, A., Birks, H. J. B., & Brooks, S. J. (2011). Chironomidae (Insecta: Diptera) succession in Zabieniec bog and its palaeo-lake (central Poland) through the Late Weichselian and Holocene. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 307(1–4), 150–167. <http://doi.org/10.1016/j.palaeo.2011.05.010>
- Pokorný, P., Boenke, N., Chytráček, M., Nováková, K., Sádlo, J., Veselý, J., ... Jankovská, V. (2006). Insight into the environment of a pre-Roman Iron Age hillfort at Vladař, Czech Republic, using a multi-proxy approach. *Vegetation History and Archaeobotany*, 15(4), 419–433. <http://doi.org/10.1007/s00334-006-0064-8>
- Pražák, M., Fott, J., Veselý, J., Majer, V., & Kopáček, J. (2006). The long-term succession of cladoceran fauna and palaeoclimate forcing: A 14,600-year record from Plešné Lake, the Bohemian Forest. *Biologia (Poland)*, 61(20). <http://doi.org/10.2478/s11756-007-0072-x>

- Rautio, M. (1998). Community structure of crustacean zooplankton in subarctic ponds - Effects of altitude and physical heterogeneity. *Ecography*, 21(3), 327–335. <http://doi.org/10.1111/j.1600-0587.1998.tb00570.x>
- Rautio, M. (2007). PALEOLIMNOLOGY/Cladocera. *Encyclopedia of Quaternary Science*, 2029–2038. <http://doi.org/10.1016/B0-44-452747-8/00246-5>
- Rumes, B., Eggermont, H., & Verschuren, D. (2011). Distribution and faunal richness of Cladocera in western Uganda crater lakes. *Hydrobiologia*, 676(1), 39–56. <http://doi.org/10.1007/s10750-011-0829-7>
- 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, S109–S119. <http://doi.org/10.2478/s11756-006-0124-7>
- Sarmaja-Korjonen, K. (1998). Headshields of ehippial Chydorus piger sars (Cladocera, Chydoridae) females from northern Finnish Lapland: A long period of gamogenesis? *Hydrobiologia*, 390(201238), 11–18. <http://doi.org/10.1023/A:1003507300981>
- Sarmaja-Korjonen, K. (2002). Multi-proxy data from Kaksoislammi Lake in Finland: Dramatic changes in the late Holocene cladoceran assemblages. *Journal of Paleolimnology*, 28(3), 287–296. <http://doi.org/10.1023/A:1021611225821>
- Sarmaja-Korjonen, K. (2004). Chydorid ehippia as indicators of past environmental changes - A new method. *Hydrobiologia*, 526(1 SPEC. ISS.), 129–136. <http://doi.org/10.1023/B:HYDR.0000041595.08121.ab>
- Sarmaja-Korjonen, K., & Alhonen, P. (1999). Cladoceran and diatom evidence of lake-level fluctuations from a Finnish lake and the effect of aquatic-moss layers on microfossil assemblages. *Journal of Paleolimnology*, 22(3), 277–290. <http://doi.org/10.1023/A:1008061702639>
- Sarmaja-Korjonen, K., Nyman, M., Kultti, S., & Väiliranta, M. (2006). Palaeolimnological development of Lake Njargajavri, northern Finnish Lapland, in a changing Holocene climate and environment. *Journal of Paleolimnology*, 35(1), 65–81. <http://doi.org/10.1007/s10933-005-7337-6>
- Sarmaja-Korjonen, K., & Seppä, H. (2007). Abrupt and consistent responses of aquatic and terrestrial ecosystems to the 8200 cal. yr cold event: A lacustrine record from Lake Arapisto, Finland. *Holocene*, 17(4), 457–467. <http://doi.org/10.1177/0959683607077020>
- Shapiera, M., Jeziorski, A., Paterson, A. M., & Smol, J. P. (2012). Cladoceran response to calcium decline and the subsequent inadvertent liming of a softwater canadian lake. *Water, Air, and Soil Pollution*, 223(5), 2437–2446. <http://doi.org/10.1007/s11270-011-1035-y>
- 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. <http://doi.org/10.1007/s10750-011-0824-z>
- Shrivastava, Y., Mahambre, G. G., Achuthankutty, C. T., Fernandes, B., Goswami, S. C., & Madhupratap, M. (1999). Parthenogenetic reproduction of Diaphanosoma celebensis (Crustacea: Cladocera). Effect of algae and algal density on survival, growth, life span and neonate production. *Marine Biology*, 135(4), 663–670. <http://doi.org/10.1007/s002270050667>

- Sienkiewicz, E., Gasiorowski, M., & Hercman, H. (2006). Is acid rain impacting the Sudetic lakes? *Science of the Total Environment*, 369(1–3), 139–149. <http://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2006.05.001>
- Siitonen, S., Väiliranta, M., Weckström, J., Juutinen, S., & Korhola, A. (2011). Comparison of Cladocera-based water-depth reconstruction against other types of proxy data in Finnish Lapland. *Hydrobiologia*, 676(1), 155–172. <http://doi.org/10.1007/s10750-011-0885-z>
- Słowiński, M., Marcisz, K., Pliżciennik, M., Obremska, M., Pawłowski, D., Okupny, D., ... Lamentowicz, M. (2016). Drought as a stress driver of ecological changes in peatland - A palaeoecological study of peatland development between 3500 $\pm$ 1/2BCE and 200 $\pm$ 1/2BCE in central Poland. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 461, 272–291. <http://doi.org/10.1016/j.palaeo.2016.08.038>
- Smol, J. P. (John P. ., Birks, H. J. B. (Harry J. B., & Last, W. M. (2001). *Tracking environmental change using lake sediments. Volume 4, Zoological indicators*. Kluwer Academic Publishers.
- Stefanova, I., Ognjanova-Rumenova, N., Hofmann, W., & Ammann, B. (2003). Late Glacial and Holocene environmental history of the Pirin Mountains (SW Bulgaria): A paleolimnological study of Lake Dalgoto (2310 m). *Journal of Paleolimnology*, 30(1), 95–111. <http://doi.org/10.1023/A:1024746818627>
- 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. <http://doi.org/10.1007/s10750-005-1333-8>
- Szeroczyńska, Krystyna, & Sarmaja-Korjonen, K. (2007). Atlas of subfossil cladocera from central and northern Europe, (June), 84.
- Szeroczyńska, K. (1998). Palaeolimnological investigations in Poland based on Cladocera (Crustacea). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 140(1–4), 335–345. [http://doi.org/10.1016/S0031-0182\(98\)00028-5](http://doi.org/10.1016/S0031-0182(98)00028-5)
- Szeroczyńska, K., Tatur, A., Weckström, J., Gasiorowski, M., Noryskiewicz, A. M., & Sienkiewicz, E. (2007). Holocene environmental history in northwest Finnish Lapland reflected in the multi-proxy record of a small subarctic lake. *Journal of Paleolimnology*, 38(1), 25–47. <http://doi.org/10.1007/s10933-006-9062-1>
- Taylor, D. J., Crease, T. J., & Brown, W. M. (1999). Phylogenetic evidence for a single long-lived clade of crustacean cyclic parthenogens and its implications for the evolution of sex. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 266(1421), 791–797. <http://doi.org/10.1098/rspb.1999.0707>
- Tóth, A., Horváth, Z., Vad, C. F., Zsuga, K., Nagy, S. A., & Boros, E. (2014). Zooplankton of the european soda pans: Fauna and conservation of a unique habitat type. *International Review of Hydrobiology*, 99(3), 255–276. <http://doi.org/10.1002/iroh.201301646>
- Vijverberg, J., & Boersma, M. (1997). Long-term dynamics of small-bodied and large-bodied cladocerans during the eutrophication of a shallow reservoir, with special attention for *Chydorus sphaericus*. *Hydrobiologia*, 360(2336), 233–242. <http://doi.org/10.1023/A:1003148600983>
- Vrba, J., Kopáček, J., Fott, J., Kohout, L., Nedbalová, L., Pražáková, M., ... Schaumburg, J. (2003). Long-term studies (1871–2000) on acidification and recovery of lakes in the

- Bohemian Forest (central Europe). *Science of the Total Environment*, 310(1–3), 73–85.  
[http://doi.org/10.1016/S0048-9697\(02\)00624-1](http://doi.org/10.1016/S0048-9697(02)00624-1)
- Wachecka-Kotkowska, L., Krzyszkowski, D., Malkiewicz, M., Mirosław-Grabowska, J., Niska, M., Krzymińska, J., ... Rządziejewicz, M. (2018). An attempt to reconstruct the late Saalian to Plenivistulian (MIS6-MIS3) natural lake environment from the “Parchliny 2014” section, central Poland. *Quaternary International*, 467, 5–25.  
<http://doi.org/10.1016/j.quaint.2016.06.013>
- Yu, N., Li, E., Feng, D., Xiao, B., Wei, C., Zhang, M., & Chen, L. (2014). Correlations between zooplankton assemblages and environmental factors in the downtown rivers of Shanghai, China. *Chinese Journal of Oceanology and Limnology*, 32(6), 1352–1363.  
<http://doi.org/10.1007/s00343-014-3325-x>
- Zawiska, I., Słowiński, M., Correa-Metrio, A., Obremska, M., Luoto, T., Nevalainen, L., ... Milecka, K. (2014). The response of a shallow lake and its catchment to Late Glacial climate changes - A case study from eastern Poland. *Catena*, 126, 1–10.  
<http://doi.org/10.1016/j.catena.2014.10.007>
- ZAWISZA, E., CUNA, E., CABALLERO, M., RUIZ-FERNANDEZ, A. C., SZEROCZYŃSKA, K., WOSZCZYK, M., & ZAWISKA, I. (2016). Environmental changes during the last millennium recorded in subfossil Cladocera, diatoms and sediment geochemistry from Lake El Sol (Central Mexico). *Geological Quarterly*, 61(1), 81–90.  
<http://doi.org/10.7306/gq.1311>
- Zawisza, E., & Szeroczyńska, K. (2007). The development history of Wigry lake as shown by subfossil Cladocera. *Geochronometria*, 27(1), 67–74. <http://doi.org/10.2478/v10003-007-0021-2>
- 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), 4. <http://doi.org/10.1051/kmae/2011020>