

**Jihočeská univerzita v Českých Budějovicích**

**Přírodovědecká fakulta**

**Kombinované účinky rybí predace a dostupnosti potravních zdrojů různé kvality na růst a reprodukci zooplanktonu**

**Bakalářská práce**

**Marie Egnerová**

Školitel: prof. RNDr. Jaroslav Vrba, CSc.

Konzultant: RNDr. Michal Šorf, PhD.

České Budějovice

2022

## **Anotace**

Egnerová, M., 2022: Kombinované účinky rybí predace a dostupnosti potravních zdrojů různé kvality na růst a reprodukci zooplanktonu [Combined effects of fish predation and availability of food resources of different quality on zooplankton growth and reproduction. Bc. Thesis, In Czech] – 34 p., Faculty of Science, University of South Bohemia, České Budějovice, Czech Republic.

## **Annotation**

This bachelor thesis discusses fish predation and the availability and quality of different food resources for zooplankton. It focuses on various ecological effects related to zooplankton growth and reproduction. It highlights the importance of various abiotic and biotic factors in shallow lakes, e.g. stoichiometry, water temperature, food webs, kairomones or fatty acids (PUFA) in food resources. It also alerts the problem of excessive fish breeding and its effects on the zooplankton community.

## **Prohlášení**

Prohlašuji, že jsem autorem této kvalifikační práce a že jsem ji vypracovala pouze s použitím pramenů a literatury uvedených v seznamu použitých zdrojů.

V Českých Budějovicích dne 7.12.2022.

.....

Marie Egnerová

## **Poděkování**

Velké poděkování patří především mému školiteli, prof. RNDr. Jaroslavu Vrbovi, CSc. za jeho velkorysou trpělivost, podporu a cenné rady během psaní této práce. Ráda bych také poděkovala RNDr. Michalu Šorfovi, PhD. za odbornou konzultaci k tématu této práce. Děkuji také své rodině a blízkým za morální podporu během studia.

## Obsah

1 Úvod.....	1
1.1 Cíle práce.....	2
2 Plankton mělkých stojatých vod .....	3
2.1 Charakteristika stojatých vod .....	3
2.2 Mělká jezera .....	3
2.3 Sezónní dynamika planktonu .....	4
2.4 Živiny ve vodách a eutrofizace vod .....	5
2.4.1 Vegetace.....	6
2.4.2 Turbidita (zákal) vod .....	7
2.5 Dostupnost kyslíku .....	8
3 Zooplankton .....	9
3.1 Životní cykly zooplanktonu.....	9
3.1.1 Dormance.....	11
3.1.1.1 Dormance u perlooček .....	11
3.1.1.2 Dormance u klanonožců.....	12
4 Potravní sítě.....	13
4.1 Přenos živin a energie.....	14
4.2 Ryby a způsoby predace.....	15
4.3 Kairomony .....	17
4.3.1 Projevy přítomnosti kairomonů v prostředí .....	18
4.3.1.1 Změna morfologie (cyklomorfóza).....	18
4.3.1.2 Denní migrace .....	19
4.3.1.3 Změna ve vývoji a rozmnožování .....	20
5 Potrava zooplanktonu.....	21
5.1 Složení potravy .....	22
5.2 Lipidy .....	23
5.2.1 PUFA a ryby .....	26
6 Závěr .....	28

7 Seznam použité literatury.....	30
----------------------------------	----

# 1 Úvod

Na zooplankton působí ve vodním prostředí spousta vlivů, a to jak abiotických, tak biotických. Neustále však přibývá řada dalších poznatků a jedním z nich je vliv rybí predace prostřednictvím tzv. vyžíracího tlaku (včetně vizuálně selektivní predace a velikostně-selektivní filtrace). Daný způsob a míra vyžírání poté ovlivňuje složení společenstva zooplanktonu (např. Hambright & Hall, 1992; Zemanová et al., 2020). Avšak i samotná přítomnost ryb ovlivňuje chování a přežívání zooplanktonu (Folt & Burns, 1999; Gyllström & Hansson, 2004; Lass et al., 2005; Loose & Dawidowicz, 1994; Weber, 2003; Weiss, 2019).

Změny ve složení rybí obsádky a způsobu chovu tržních ryb (včetně využívání příkrmování) také často negativně ovlivňují zooplankton (Anton-Pardo & Adámek, 2015, Duras et al., 2015; Sommer et al., 2012). Mění se nejen struktura zooplanktonního společenstva, ale také jejich způsob života a přežívání (Gyllström & Hansson, 2004).

Nové poznatky jsou dále také o významu kvalitativního složení potravy. Roli hraje poměr jednotlivých živin (tj. stechiometrie C:N:P sestonu, obsah esenciálních mastných kyselin apod.). Navíc, se zvyšující se eutrofizací vod a probíhající klimatickou změnou nastávají různé změny ve fungování vodních systémů, a to včetně změn v potravních sítích (Elser et al., 2010; Karpowicz et al., 2021; Mitra & Flynn, 2006; Rothhaupt, 2000; Saikia & Nandi, 2010; Scheffer, 2004).

Mastné kyseliny mají velký význam ve vývoji a přežívání zooplanktonu sladkých stojatých vod a hrají významnou roli v potravě zooplanktonu i ryb (Gladyshev et al., 2014; Karpowicz et al., 2021; Kolanowski et al., 2007; Werbrouck et al., 2016). Proto je vhodné sledovat, jak se vývoj a reprodukce zooplanktonu mění vzhledem k měnícím se podmínkám prostředí.

Poslední dobou je také důležité brát v potaz klimatickou změnu. Jedním z jejích důsledků je i zvýšení teplota vody, která ovlivňuje spousta biologických procesů, např. dochází ke zrychlení metabolismu zooplanktonu, a tedy i rychlejšímu dýchání (Werbrouck et al., 2016), ale i rychlejšímu růstu (Anton-Pardo & Adámek, 2015). Vyšší teplota vody také souvisí s výskytem různého typu zdrojů (potravy), například snižuje obsah mastných kyselin (Gladyshev et al., 2014).

Změna klimatu také působí na tzv. fenologii zooplanktonu. Jde o změny v načasování sezónního vývoje, které mohou ovlivnit fungování a strukturu populace organismů v daném

prostředí, a tím také negativně ovlivnit vybalancované trofické interakce. Fenologii ovlivňují biotické i abiotické vlivy prostředí a působí tak na zdatnost, reprodukci a přežívání zooplanktonu (Vadadi-Fülöp & Hufnagel, 2014; Woods et al., 2022).

Práce se zaměřuje pouze na mělká sladkovodní jezera a zooplankton ze skupiny korýšů (Crustacea; dále v práci označován jako „zooplankton“), kteří představují hlavní přirozený trofický článek pro produkci ryb v rybnících.

### **1.1 Cíle práce**

Cílem literární rešerše je shromáždit a kriticky vyhodnotit dílčí poznatky ze současné literatury, které by pomohly vysvětlit zákonitosti různého výskytu planktonních korýšů pozorovaného v rybnících s různou rybí obsádkou, případně v souvislosti s klimatickou změnou.

Předpokládala jsem, že vyšší obsah fosforu v potravě zooplanktonu zvýší jejich odolnost proti vyžírání (rybí predaci). Dále jsem předpokládala, že obsah mastných kyselin v těle zooplanktonu silně ovlivňuje jejich reprodukci a zdatnost. Cílem práce bylo také zjistit, jakým způsobem může oba mechanismy (příjem a ukládání si fosforu a mastných kyselin) ovlivnit klimatická změna.



## **2 Plankton mělkých stojatých vod**

### **2.1 Charakteristika stojatých vod**

Stojaté vody mají své specifické znaky, kterými se odlišují od tekoucích vod. Díky tomu, že se stojaté vody nepohybují pomocí proudu, je jedním z jejich znaků rozvrstvení vody v letním období. Tyto vrstvy se označují jako epilimnion a hypolimnion.

Epilimnion je míchaná vrstva ohřívána slunečním zářením, které dopadá na hladinu. Hypolimnion je vrstva spodní a má nižší teplotou vody. Od hladiny vody směrem ke dnu tedy teplota jednotlivých vrstev klesá. Mezi nimi je hranice označovaná jako tzv. termoklina a má specifické vlastnosti, kterými je zejména prudká změna teploty (Ptak & Nowak, 2016; Scheffer, 2004).

Se změnou ročních období se mění i vlastnosti jednotlivých vrstev stojatých vod, což zapříčiní jak další abiotické změny, ale i změny ve fungování života živočichů, které se ve stojatých vodách nacházejí. Mělké stojaté vody však nemají trvalou stratifikaci (Scheffer, 2004).

### **2.2 Mělká jezera**

Mělká jezera představují různé typy stojatých vod s charakteristickým ekosystémem (Scheffer & van Nes, 2007). Jsou jimi například vodní nádrže, jezera či rybníky. Tyto typy mělkých stojatých vod se v krajině vyskytují hojně (Baxa et al., 2021; Scheffer, 2004).

Pod označením „malé vodní nádrže“ se v české legislativě skrývají uměle vybudované systémy se stojatou vodou, které nejsou hlubší než 9 m. Spadají sem tedy i rybníky (Pokorný, 2015). Většina rybníků na území České republiky jsou dnes eutrofní až hypertrofní (Duras et al., 2015).

Dle Pokorného (2015) je v České republice přibližně 24 tisíc rybníků, na kterých probíhá chov ryb, zaujímajících přibližně 52 tisíc hektarů. V České republice má rybníkářství poměrně dlouhou a pestrou historii. Význam rybníků je často pro chov ryb (a tedy i jako potencionální zdroj potravin), mají také např. funkci meliorační, zavlažovací, sedimentační, krajinytvornou či funkci udržování biodiverzity. Hrají také roli v koloběhu vody v krajině.

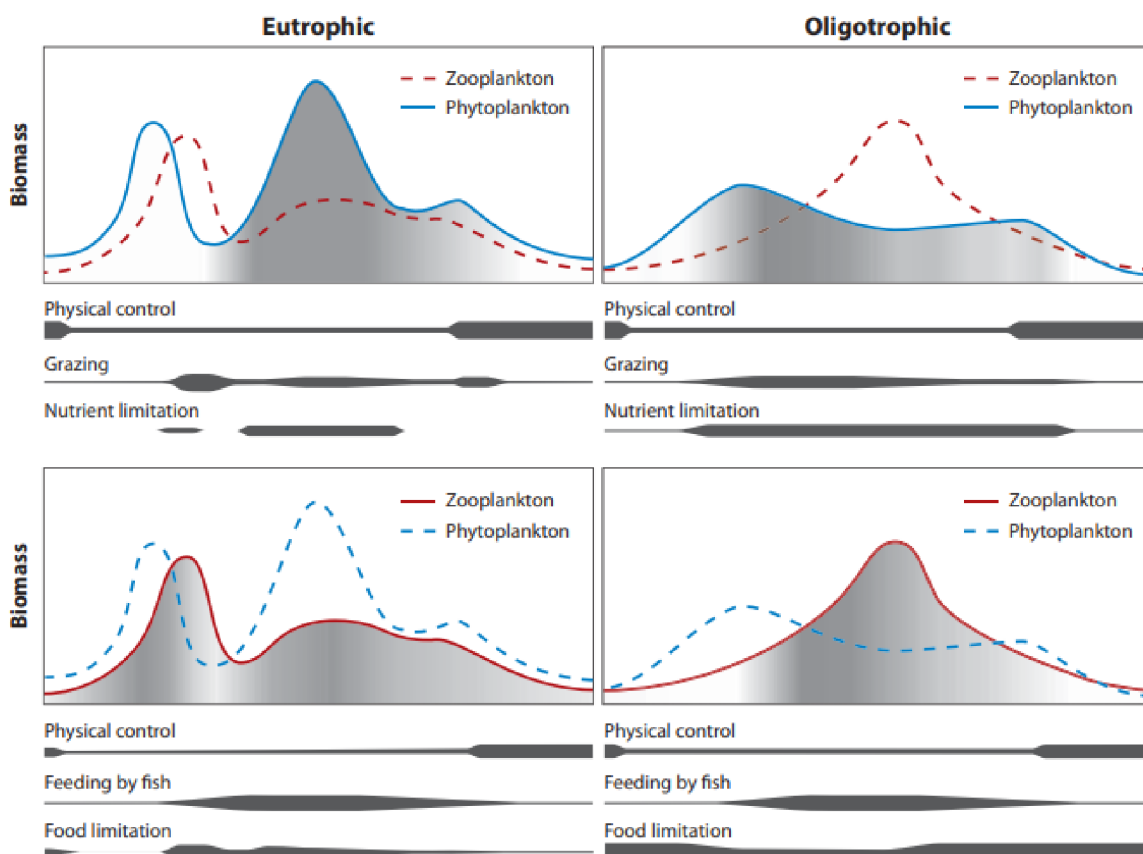
### **2.3 Sezónní dynamika planktonu**

V létě je sluneční záření nejvydatnější a v eutrofních vodách tak často dochází k navýšení biomasy fytoplanktonu. Vyžírání fytoplanktonu zooplanktonem vede k průhlednější, čiré vodě, a zároveň zde hrají významnou roli živiny. Limitace potravy omezuje výskyt zooplanktonu a míra rybí predace má vliv na velikostní (a tím i druhové) složení zooplanktonu (Sommer et al., 2012). Vyšší průhlednost vody v nádrži poté může signalizovat výskyt větších planktonních zástupců, a tedy také slabý vyžírací tlak ze strany rybí obsádky. Větší výskyt drobných forem snižuje průhlednost vody (Pechar, 2015).

Jedním z faktorů, který ovlivňuje výskyt zooplanktonu, je tedy přítomnost ryb. Složení rybí obsádky má souvislost například i s velikostí těl zooplanktonu, či zastoupení jejich druhů. Na zooplankton působí ryby prostřednictvím tzv. vyžíracího tlaku (viz kapitola 4.2). Změna ve složení zooplanktonu ovlivňuje vyžírání fytoplanktonu a následně i na to, jaké podmínky bude mít fytoplankton pro své rozmnožování (Mitra & Flynn, 2006).

V roce 1986 byl publikován tzv. PEG model (Sommer et al., 1986). Jde o slovní popis sezónních změn vývoje planktonu v dimiktických vodních nádržích (viz Obr. 1). Tento PEG model byl později rozšířen o nové poznatky, jako je například mikrobiální potravní síť, parazitismus či limitace kvalitou potravy (Huisman et al., 2005; Sommer et al., 2012).

Ve vodním prostředí je mnoho faktorů, které mají vliv na zooplankton. Různé faktory (roční období a stratifikace vod, teplota vody, koncentrace živin, predace, dostupnost potravy apod.), ale především jejich společné interakce a důsledky, následně vytvoří podmínky daného systému (Scheffer & van Nes, 2007; Vrba et al., 2018). Stav vod v mělkých nádržích (zejména rybníků) se ale za poslední století dosti změnil, a to především v důsledku nárůstu živin v těchto vodních systémech a také důsledkem intenzivního chovu ryb (Pechar, 2015; Scheffer, 2004; Vrba et al., 2018).



Obr. 1: Základní PEG model sezónního vývoje planktonu. Nalevo jsou uvedeny modely pro vývoj planktonu v eutrofních jezerech, vpravo v oligotrofních jezerech. Horní řádek modelů se zaměřuje na výskyt fytoplanktonu, kdy tmavě šedé zbarvení označuje koryši nevyžíráný fytoplankton, světlý odstín označuje vyžíráný fytoplankton. Dolní řádek modelů se zaměřuje na zooplankton, kdy tmavě šedé zbarvení označuje malé herbivory a světlý odstín označuje herbivory velké. Tloušťka horizontálních úseček označuje míru působení daného vlivu v daném období (zdroj: Sommer et al., 2012).

## 2.4 Živiny ve vodách a eutrofizace vod

Důležitým faktorem nejen pro zooplankton je množství živin v daném prostředí, především dusíku (N) a fosforu (P). Jejich nedostatek či nadbytek pak může ovlivnit celé fungování daného ekosystému. Pokud se vyskytují ve vodách ve vysoké míře, dochází k tzv. eutrofizaci. Míra zastoupení N a P může přímo limitovat zooplankton, respektive rychlost růstu fytoplanktonu. Nikdy ale nelze vzít v potaz vliv pouze jedné živiny. Co je mnohem přínosnější informací o stavu daného prostředí jsou poměry mezi jednotlivými živinami (např. N:P) (Mitra & Flynn, 2006; Pechar, 2015; Rose et al., 2017; Scheffer & van Nes, 2007). Eutrofizace sice může nastat důsledkem přírodních procesů, ale může být také zapříčiněna lidskou činností (např. splaškové vody, zemědělství). Jednou z nich je právě nadměrně rybí hospodaření a všechny

faktory, které zahrnuje (Pechar, 2015). Také oteplování klimatu způsobuje také zatížení jezer živinami (Scheffer & van Nes, 2007).

Jednotlivé důsledky eutrofizace vod jsou spolu spjaté, jeden ovlivňuje druhý a může dojít až k takovému stavu vody, který je pro daný vodní ekosystém a společenstva v něm nadále neúnosný. Každé obhospodařování rybníka či jiného vodního systému je zásahem do přirozené struktury. Vždy to nese určitá rizika, kterým by se mělo co nejvíce předcházet (Pechar, 2015; Potužák & Duras, 2015). I přes to, že jsou dnes snahy o snížení přísunu živin do vod, návrat k oligotrofnějšímu stavu vod není téměř možný (Scheffer & van Nes, 2007).

K navýšení množství dusíku se do vod přidává také organické hnojivo, což ale není vhodný hospodářský postup, neboť přispívá procesu eutrofizace vod. Velké množství přidaných živin narušuje živinovou rovnováhu, jde tedy o zásah do vybalancovaných potravních sítí. Výsledek není nic jiného než narušení fungující struktury a koloběhu živin. Potravní kaskádou (podrobněji v kapitole 4) se tímto ovlivní i další stupně potravní sítě (Duras et al., 2015; Pechar, 2015; Potužák & Duras, 2015; Sommer et al., 2012). Kupříkladu přísun živin a nižší zastoupení zooplanktonu umožňuje to, že se fytoplankton začne rozvíjet (Scheffer, 2004).

Dnešní snaha produkčních rybářů je udržovat vysoké obsádky tržních ryb. Jednou z možností, jak toho docílit, je využívání příkrmování – a to buďto granulemi, či obilím (Duras et al., 2015; Pechar, 2015; Potužák & Duras, 2015; Sommer et al., 2012). „Přirozeně se vyskytující potrava ve vodním systému je bohatá na proteiny i lipidy, ale je chudá na sacharidy. Na sacharidy jsou naopak bohatá uměle přidávaná krmiva,“ uvádí studie Anton-Pardo & Adámek (2015). Ryby, jako je například kapr, ale mohou přesměrovat svou potravu z přirozených zdrojů k potravě uměle přidávané do systému, což nemá dobrý důsledek na fungování ekosystému (Anton-Pardo & Adámek, 2015; Rahman, 2015).

#### **2.4.1 Vegetace**

Eutrofizace také nepřímo ovlivňuje hodnotu pH a koncentraci rozpuštěného kyslíku, díky čemuž dochází k destabilizaci daného vodního ekosystému (Potužák & Duras, 2015). Sinice a řasy se při nárůstu živin namnoží a mohou vytvářet tzv. vodní květy (Baxa et al., 2021; Huisman et al., 2005; Mitra & Flynn, 2006; Rose et al., 2017). Zooplankton si poté raději vybírá potravu, která se jeví jako snáze stravitelná (fytoplankton, který není součástí velké kolonie). I důsledkem toho nejsou vodní květy tolik vyžírány. Fytoplankton tvořící vodní květ je také

schopný měnit svou strukturu či vytvářet jiné obranné látky (například sliz) (Mitra & Flynn, 2006).

Při velmi vysokém množství živin mohou v systému začít převládat sinice (Huisman et al., 2005). Sinice však představují pro zooplankton málo výživnou potravu (chudou například na mastné kyseliny) či tvoří nežratelné kolonie (Saikia & Nandi, 2010).

Pro snížení eutrofizace rybníků je tedy nutné eliminovat neustále rostoucí biomasu fytoplanktonu, k čemuž je nutná přítomnost zooplanktonu o adekvátní velikosti a složení. Snížení eutrofizace samozřejmě není možné bez snížení vstupů živin do nádrže (nadměrné živiny působí zdola na fytoplankton, viz kapitola 4) (Duras et al., 2015; Pechar, 2015).

Makrofytní vegetace ve vodě má také velký význam. Nejenže svým působením dokáže stabilizovat vodní systém, udržovat vyšší průhlednost vod, ale také vychytává živiny z vody a tím snižuje jejich koncentraci (jde například o N). Pokud je ale výskyt živin v systému nadměrný, je prakticky nemožné, aby se tato vegetace udržela. Fytoplankton naopak prosperuje z nadbytku živin v systému, a tak má skvělé podmínky pro růst, zvyšuje také zákal vody a znemožní růst submerzních rostlin (Scheffer & van Nes, 2007).

#### **2.4.2 Turbidita (zákal) vod**

Zákal vody označuje velmi sníženou průhlednost vody. Zákal vody může znamenat zátěž pro fungování celého daného ekosystému. Tvoří ho suspendované částice, detrit a anorganické částice (Scheffer, 2004; Scheffer & van Nes, 2007). Vliv mají také abiotické jevy, jako je hloubka vodního systému, jeho rozloha či klima. Biotické jevy ale mají také nezanedbatelný vliv a je jím například interakce mezi živočichy (například kompetice) (Scheffer & van Nes, 2007).

Vysoká turbidita je často spojována s velkou rybí obsádkou společně s nadměrným výskytem fytoplanktonu i živin (Baxa et al., 2021), a to například v létě, kdy navíc mohou v systému převažovat sinice (tvořící sinicové květy) (Duras et al., 2015). Navíc mělké stojaté vody jsou náchylné k vyšší turbiditě než hluboké stojaté vody (Scheffer & van Nes, 2007).

Samotná přítomnost ryb také zvyšuje zákal vody, neboť dokáží sedimenty rozvířit (tzv. bioturbací). Ryby jsou ale také součástí řetězce recyklace živin a zákal vody ovlivňují rovněž tím, že požírají zooplankton, který jinak udržuje vodu čistou prostřednictvím vyžírání fytoplanktonu (Rahman, 2015; Scheffer & van Nes, 2007). Také makrofytní vegetace pomáhá snižovat zákal vody v daném prostředí (viz kapitola 2.4.1).

## 2.5 Dostupnost kyslíku

Kyslík (O<sub>2</sub>) je jeden z velice důležitých plynů ve vodním prostředí. Mnoho organismů ho využívá pro respiraci (Ptak & Nowak, 2016). Důležitými faktory, které ovlivňují stav kyslíku ve vodě, je nepochybně respirace a fotosyntéza (Baxa et al., 2021).

Fytoplankton dodává do vodního systému kyslík pomocí fotosyntézy. Ta ale probíhá pouze za dne, a tak pokračující rozkladné procesy a respirace v noci spotřebovávají kyslík ze systému (Baxa et al., 2021; Duras et al., 2015; Ptak & Nowak, 2016), což může být nebezpečné především pro přítomné ryby – může totiž dojít k vyčerpání kyslíku až anoxii (Baxa et al., 2021; Elser et al., 2010; Klumb et al., 2004; Ptak & Nowak, 2016).

Koncentrace rozpuštěného kyslíku (angl. dissolved oxygen, z čehož zkratka DO) v daném prostředí záleží ale na stavu celého daného ekosystému. Souvislost má také s teplotou vody. S tím, jak se zvyšuje teplota vody, se snižuje rozpustnost kyslíku. Při vyšších teplotách pak může nastat i kyslíkový deficit (Baxa et al., 2021; Ptak & Nowak, 2016). Vliv mají také i další podmínky, kterými jsou například tlak či světlo (Hernández-León & Ikeda, 2005).

V období letní stratifikace vod představuje termoklina i hranici pro přesun kyslíku mezi danými vrstvami vod. V horní vrstvě vod je tedy určité množství kyslíku, které bude spotřebováno zde se nacházejícími organismy. Současně je tím i omezen přísun kyslíku do hypolimnia (Klumb et al., 2004; Ptak & Nowak, 2016).

V mělkých eutrofních nádržích je koncentrace DO vysoce ovlivňována také dýcháním sedimentů. V mělkých nádržích (především rybnících) je pak velmi obtížné odhadnout vliv sedimentů na respiraci, neboť sedimenty mají neustálý kontakt s vodním sloupcem, kde probíhá míchání vody. Navíc prostřednictvím bioturbulence, způsobené například bentickými rybami, může také dojít k okysličení sedimentů (Baxa et al., 2021).

U zooplanktonu závisí rychlost respirace na velikosti jejich těla. Jednotliví zástupci zooplanktonu mají odlišnou stavbu a velikost těla, a proto se používá tzv. přizpůsobená rychlost metabolismu (zkr. AMR z anglického termínu adjusted metabolic rate) pro usnadnění porovnání metabolismu zástupců zooplanktonu s různou hmotností (Hernández-León & Ikeda, 2005; Wagner et al., 2017). Studie Klumb et. al (2004) uvádí: „Koncentrace kyslíku menší než 2 mg/l negativně ovlivňuje respiraci zooplanktonu a také může zpříčiňovat produkci hemoglobinu v jejich těle.“

### 3 Zooplankton

Za zooplankton lze jednoduše označit vodní živočichy malých rozměrů (Rothhaupt, 2000), kteří nemají schopnost pohybovat se proti vodním proudům, a jsou jimi tedy v prostředí unášeni. Tvoří zásadní složku mnoha potravních sítí, neboť jsou důležitým článkem v přenosu živin a energie do rybí produkce.

Významnou skupinou zooplanktonu sladkých stojatých vod jsou korýši (Crustacea) či také vířníci (Rotifera). Tato práce se ale zaměřuje pouze na zooplankton ze skupiny korýšů (v této práci nese označení „zooplankton“), do které patří mj. řád perlooček (Cladocera) a také řád buchanek (Copepoda) (Cyr & Curtis, 1999). Do skupiny perlooček spadají například tyto rody: *Bosmina*, *Chydorus*, *Daphnia*, *Leptodora*, *Alona*, *Leydigia*, *Ceriodaphnia*, *Simocephalus* a další. Do skupiny klanonožců spadají například tyto rody: *Acanthocyclops*, *Cyclops*, *Diacyclops*, *Macrocyclus*, *Eucyclops*, *Eudiaptomus* a další (Witty, 2004).

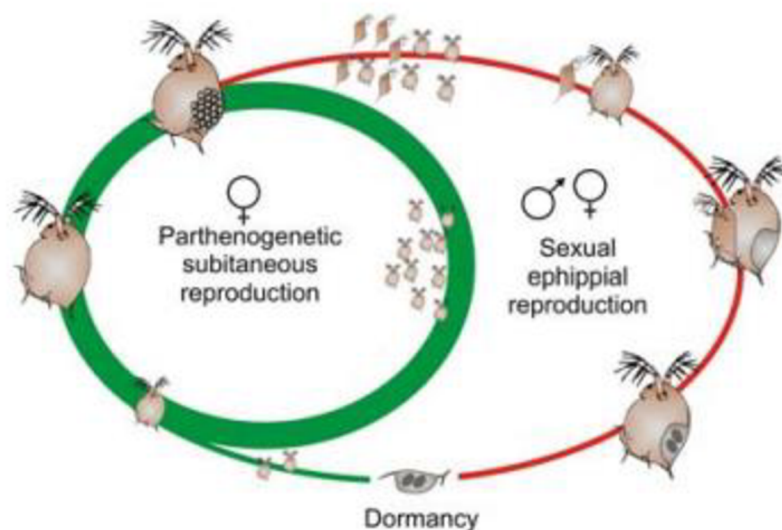
Zástupci perlooček jsou malé organismy schopné rychle odpovídat na změny prostředí. Využívají rychlejší a častější tvorby potomků (r-strategie), v tomto případě prostřednictvím cyklické rodozměny (viz další kapitola) (Rothhaupt, 2000; Schminke, 2007; Vandekerkhove et al., 2004).

#### 3.1 Životní cykly zooplanktonu

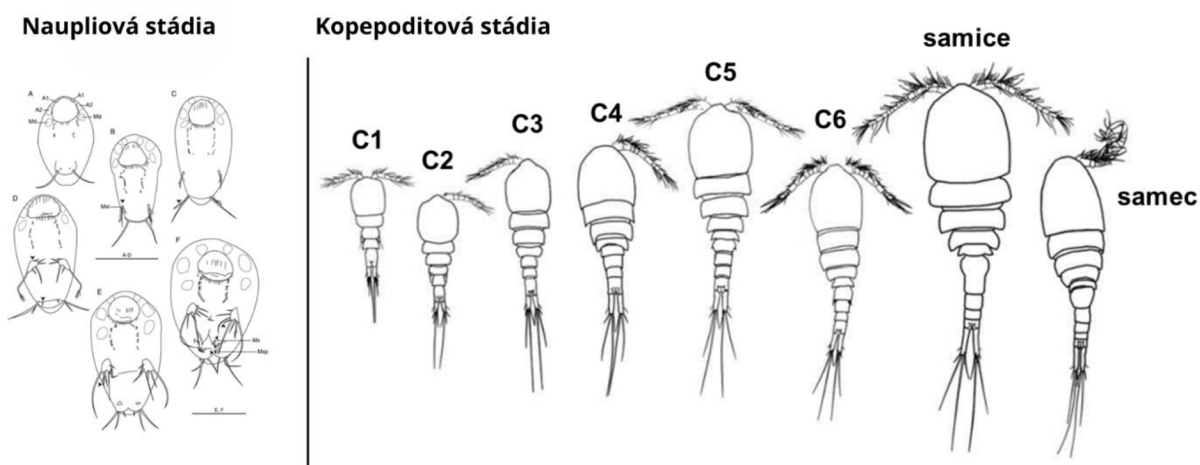
Životní cyklus zooplanktonu záleží na taxonomické skupině. Perloočky se rozmnožují prostřednictvím tzv. cyklické rodozměny (viz Obr. 2). Ta spočívá v tom, že perloočky se ve vhodných podmínkách prostředí rozmnožují pomocí partenogeneze, tedy samice produkuje geneticky identické potomky. V situaci, kdy jsou podmínky prostředí nevýhodné či bylo asexuální rozmnožování provedeno již mnohokrát, začíná u perlooček sexuální rozmnožování. Důsledkem toho vzniká trvalé vajíčko. Samci perlooček mají tak v populaci nezbytné zastoupení, a to pro oplození samice a následného vytvoření trvalého vajíčka (Decaestecker et al., 2009).

Na rozdíl od toho jsou klanonožci schopni se rozmnožovat pouze sexuálně. Vývojová stádia klanonožců jsou ukázána na Obr. 3. Prvních 5 až 6 vývojových stádií (záleží na rodu) se nazývají naupliová stádia. Poté následuje 5 kopepoditových stádií a pátým svlečením karapaxu se jedinec stává dospělým, schopným se rozmnožovat (Gyllström & Hansson, 2004).

Vyšší teplota vody v systému má vliv na metabolismus organismů – je rychlejší, což u zooplanktonu souvisí s rychlejším růstem a dřívější reprodukcí (Anton-Pardo & Adámek, 2015).



Obr. 2: Rozmnožovací cyklus (cyklická rodozměna) rodu Daphnia. Ve vhodných podmínkách se rozmnožují samice pomocí partenogeneze. Sexuální rozmnožování nastává při nevhodných podmínkách prostředí a důsledkem je trvalé vajíčko (zdroj: Decaestecker et al., 2009).



Obr. 3: Postembryonální vývoj klanonožce na ukázce Acanthocyclops robustus. Naupliová stádia jsou ukázána vlevo. Vpravo na obrázku jsou vyobrazena kopepoditová stádia, včetně dospělé samice a dospělého samce. Upraveno dle Bláhy, 2010 a Turki et al., 2002.



### 3.1.1 Dormance

Zooplankton má schopnost tvořit klidová stádia (trvalá vajíčka), která jim umožňují přežít nepříznivé období. Nepříznivými podmínkami může být například vysychání daného vodního prostředí, nedostatek zdrojů či vysoká predace, u perlooček navíc také jejich vysoká populace (tzv. crowding) (Decaestecker et al., 2009; Gyllström & Hansson, 2004; Lass et al., 2005; Vandekerkhove et al., 2004).

Termín dormance zahrnuje jak tvorbu klidových stádií, tak diapausu. Rozdíl je v tom, že diapausa je zastavení ve vývoji jedince, a to především v raném vývojovém stádiu. Klidové stádium je sice podobný jev, ale k pozastavení vývoje může dojít v jakémkoli vývojovém stádiu (Gyllström & Hansson, 2004).

Důvody vzniku klidového stádia jsou různé. Pro buchanky jsou to hlavně abiotické podmínky, zatímco pro perloočky jsou to jak abiotické (např. teplota, pH, kyslík), tak biotické vlivy (např. kvalita a kvantita potravy, kompetice) (Decaestecker et al., 2009; Gyllström & Hansson, 2004).

Kombinace podmínek kyslíku, světla a teploty je důležitá pro vytvoření trvalého vajíčka (Lampert, 1995; Vandekerkhove et al., 2004). Světla a teploty proto, že jsou hlavními identifikátory ročních období (Gyllström & Hansson, 2004). Podobné podmínky jako jsou pro tvorbu trvalého vajíčka, jsou důležité i pro jeho ukončení a k znovuobnovení metabolismu daného jedince (Gyllström & Hansson, 2004; Lampert, 1995; Vandekerkhove et al., 2004).

Trvalá vajíčka často přežívají v sedimentech. Doba, po kterou jsou schopny v této formě zůstat, může být v řádech desetiletí až staletí (Decaestecker et al., 2009; Lampert, 1995). Pokud se tak dormantní stádium nachází v prostoru, kde je celkový nedostatek světla (či jiných podmínek, které indukují konec klidového stádia), dormance nemusí být ukončena. Tímto místem jsou právě sedimenty na dně vod (Gyllström & Hansson, 2004).

#### 3.1.1.1 Dormance u perlooček

Z vajíčka v diapause se líhnou samice. Trvalá vajíčka jsou velmi často v tzv. efípiu. Efípium, nebo-li pouzdro s vajíčkem v klidovém stádiu, se vyskytuje např. u rodu *Daphnia* (viz Obr. 2). Obal trvalého vajíčka je tvořen z modifikovaného karapaxu. Obal je pevný, vícevrstvý a odolný. Díky této struktuře dokáží přežít nepříznivé podmínky prostředí (např. extrémní teplota, chlad či sucho) a dokonce i průchod rybím střevem (Gyllström & Hansson, 2004).

Efípiia pak mohou být vypuštěny volně do vody či je samice pokládají na jakýsi podklad (např. rostlinu), případně se na dané místo dostanou vlivem vnějších sil (Gyllström & Hansson, 2004).

Samice skupiny *Daphnia* mají v momentě, kdy začnou vytvářet trvalá vajíčka, kompetiční nevýhodu oproti těm, které se nadále rozmnožují pomocí partenogeneze. I zde mj. hraje roli výživa a dostatek potravy. Například v situaci, kdy dobře vyživení zástupci rodu *Daphnia* vycítí nebezpečí predace, začnou produkovat méně efípií než jedinci, kteří jsou vyhladovělí (Gyllström & Hansson, 2004).

Avšak v případě, že se podmínky prostředí náhle začnou jevit jakkoli nepříznivě, jedinci s trvalými vajíčky mají naopak větší evoluční výhodu (mají již potomstvo ve stádiu, které je schopné přečkat nepříznivé období). Úspěšnost dormance poté záleží na tom, kdy začne a kdy skončí (Gyllström & Hansson, 2004; Lampert, 1995).

### **3.1.1.2 Dormance u klanonožců**

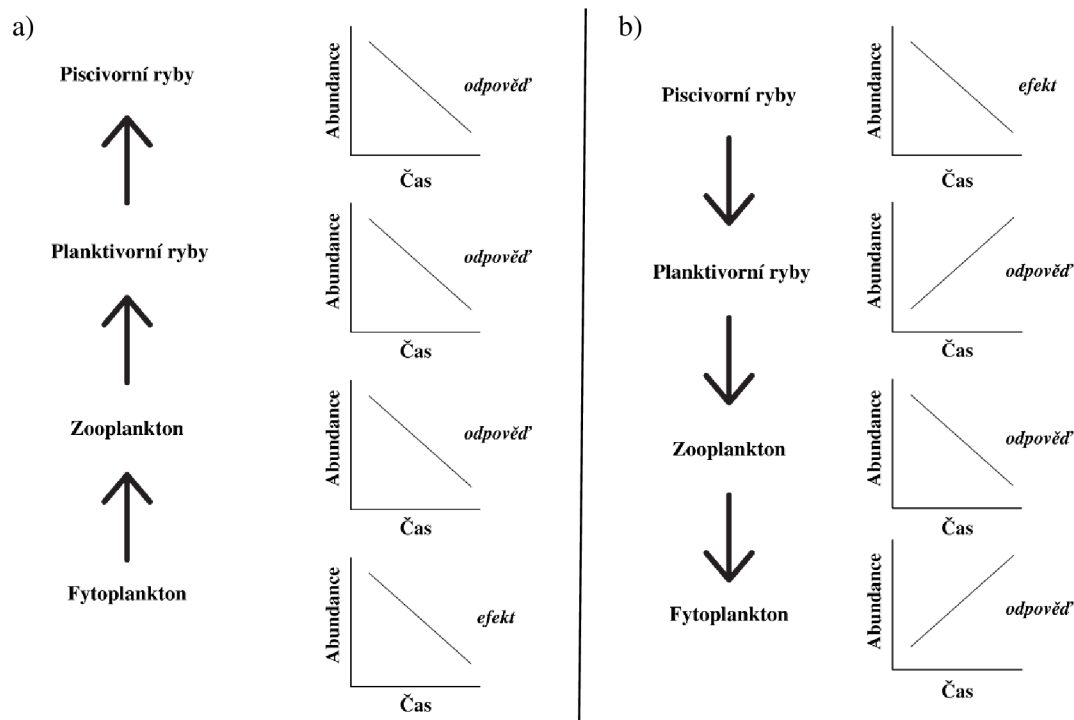
U klanonožců existují klidová stádia, které jsou tvořena dospělci (či kopepodity, kteří ale bývají v klidovém stádiu povětšinou jen na jedno roční období) (Gyllström & Hansson, 2004). V našich podmínkách vytváří čtvrtý kopepodit koncem léta klidové stádium, setrvává v sedimentech a dalšího roku na jaře dojde k znovuoobnovení jeho metabolismu (Dahms, 1995).

Dospělci a kopepoditi si předtím, než se dostanou do klidového stádia, mohou vybrat, na jakém místě v sedimentu chtějí v diapause setrvat. Vzhledem k jejich vyspělosti mají také schopnost se zahrabat do sedimentů poměrně hluboko, kam se predátor obtížněji dostane. Pokud se ale nedostanou do dostatečné hloubky, jsou vzhledem ke své větší velikosti více vystaveni predaci než-li trvalá vajíčka, a tak je jejich mortalita větší. Rybí predátor klidových stádií ve sladkých vodách je například cejn velký (*Abramis brama*) (Gyllström & Hansson, 2004).

## 4 Potravní sítě

Potravní síť představuje strukturu různých trofických úrovní, mezi kterými dochází k přenosu živin a energie. Jde o zjednodušený model potravních vztahů. Z ekologického hlediska je důležitá souhra řízení ekosystému zdola (bottom-up control; viz Obr. 4a), které může představovat například množství dostupných živin, a řízení shoda (top-down control, viz Obr. 4b), které působí přes predaci vrcholových predátorů. U řízení zdola nezáleží až tak na absolutní koncentraci živin, ale především na jejich vzájemných poměrech (Rothhaupt, 2000). Tento faktor následně ovlivní vyšší trofické úrovně. Za působení shora si lze představit například vyžírací tlak, který jedna skupina organismů vyvíjí na jinou (např. predace ryb na zooplankton), a tím mění druhové složení vyžírané skupiny (Mitra & Flynn, 2006; Potužák & Duras, 2015; Rose et al., 2017). Zpravidla též působí kaskádový efekt – pokud má určitý jev vliv ve vyšší úrovni, projevuje se i na úrovně nižší (Sommer et al., 2012).

Produkty metabolismu fytoplanktonu jsou využívány heterotrofními organismy a postupně jsou přenášeny k vyšším trofickým úrovním. To utváří základ potravního řetězce. Vhodnější výraz je však potravní síť (Elser et al., 2010; Saikia & Nandi, 2010; Sommer et al., 2012), neboť jednotlivé trofické dráhy jsou často nepřímocará a značně složitější než jednoduchý řetězec. Vzhledem k tomu, že zooplankton je klíčovým přenašečem (transformačním prvkem) živin a energie mezi primárními producenty k vyšším potravním úrovním, jednotlivé vlivy na nižší úrovni mají vliv i na úrovně vyšší (Elser et al., 2010; Sommer et al., 2012).



Obr. 4: a) Schéma vlivů působících zdola. Vlivy jsou pozitivně korelovány – např. čím více je živin, tím více je fytoplanktonu, a tím více je i zooplanktonu apod. b) Schéma vlivů působících shora. Vlivy nejsou pozitivně korelovány – např. čím je více zooplanktonu, tím méně je fytoplanktonu apod. – avšak působí kaskádově (tj. ob jednu trofickou hladinu). Upraveno podle: Ramanan & Karthick, 2006.

#### 4.1 Přenos živin a energie

Živiny jsou přenášeny v potravním řetězci z nižších do vyšších potravních úrovní. Většina uhlíku (C) je přenášena z řas, avšak i mikrobi napomáhají přenosu C v rámci potravní sítě. Na bakterie nebyl vždy brán značný zřetel, neboť se zprvu nevědělo, jaký mají ve vodě význam a jakou roli hrají (Jürgens & Stolpe, 1995; Rothhaupt, 2000; Saikia & Nandi, 2010).

Bakterie představují jednu z dalších trofických úrovní díky tzv. mikrobiální smyčce (angl. microbial loop) – bakterie mohou zvýšit přísun C do potravní sítě jeho odebráním z vody, kde se nachází ve formě rozpuštěného organického uhlíku (zkr. DOC). Bakterie jsou následně požírány prvoky (a ty následně dalšími organismy) a díky tomu se postupně dostává C z bakterií do vyšších trofických úrovní (Jürgens & Stolpe, 1995; Saikia & Nandi, 2010). Dle studie Saikia & Nandi (2010) někteří herbivorní predátoři, jako jsou perloočky, zřejmě mohou požírat detritus i bakterie, a tím se stávají více efektivní v přenosu C prostřednictvím mikrobiální smyčky.

S přenosem živin přes trofické úrovně je také úzce spojen přenos energie. Fytoplankton fotosyntetizuje, čímž vytváří energii vázanou chemickými vazbami do organických sloučenin

uhlíku. Zooplankton následně vyžírá fytoplankton, a tím se tato energie přenáší na další trofickou úroveň. V případě, kdy má fytoplankton málo C, znamená to pro zooplankton nižší přísun energie (Saikia & Nandi, 2010).

Obdobný princip platí při vyžírání zooplanktonu rybami. Tímto způsobem je jednoduše popsán přenos energie mezi různými trofickými úrovněmi. V rámci potravní sítě je však více trofických úrovních podílejících se na přenosu energie v systému (Saikia & Nandi, 2010).

Důležitá je také rychlost a efektivnost přenosu energie. V potravních sítích s více úrovněmi trofie lze tento jev vyjádřit prostřednictvím tzv. TTE (zkratka z angl. Trophic Transfer Efficiency) (Karpowicz et al., 2021).

Pokud nastane limitace živinami, je si zooplankton schopen udržet stabilní podmínky, a to například mobilizací P v těle. Tato strategie je energeticky náročná a zapříčiňuje i zvýšenou respiraci a tím také vyšší ztráty C ve formě CO<sub>2</sub> (Teurlincx et al., 2017).

## 4.2 Ryby a způsoby predace

Ryby vychytávající větší zástupce zooplanktonu jsou tzv. velikostně selektivní predátoři. Jejich predací tak dochází postupně k vyššímu výskytu menších forem zooplanktonu. To má dopad i na fytoplankton – přestává být totiž omezován predací ze strany většího zooplanktonu, a tak má vhodné podmínky pro své množení (Mitra & Flynn, 2006; Potužák & Duras, 2015; Scheffer, 2004).

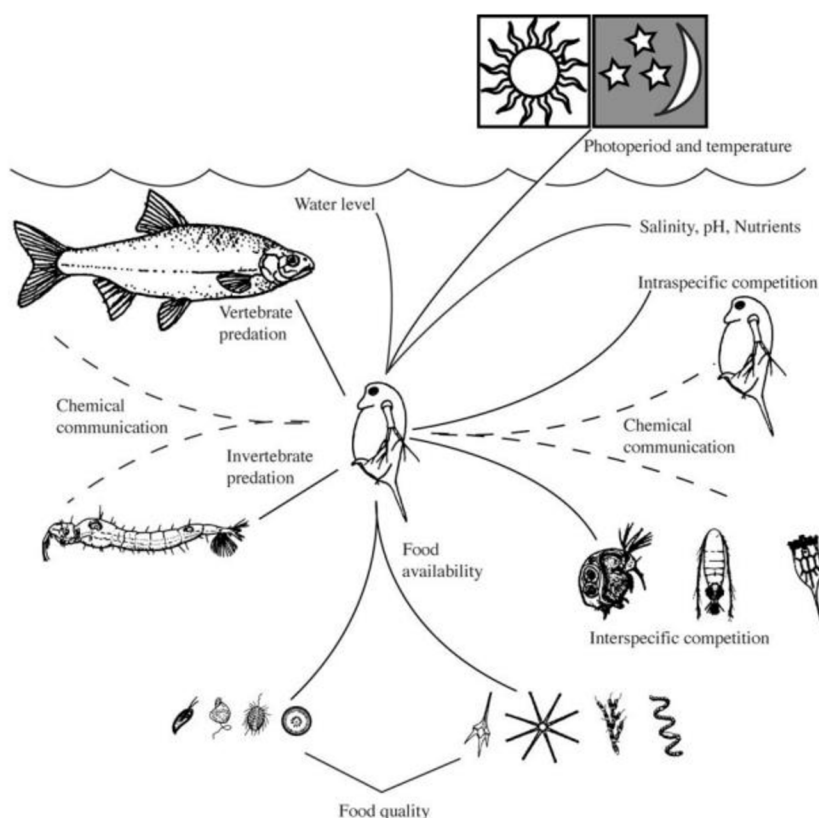
Kapři jsou dle studie Anton-Pardo & Adámek (2015) velikostně selektivní a i přes to, že jsou v dospělosti spíše bentofágní, je pro ně v jejich potravě důležitý i zooplankton. Kapři nejsou schopni pozřít potravu o velikosti menší než 0,25 mm, neboť při takto malé velikosti se jim nezachytí na žábrech, a tedy jednoduše proplují skřelemi společně s vodou.

Některé planktivorní ryby si vybírají potravu, která je pro ně nejvíce nápadná, a to především svou velikostí či zbarvením. Takovéto ryby lze označit jako tzv. vizuálně selektivní predátory (particulate feeders). Jejich potravou jsou pak například zástupci skupiny *Daphnia*, kteří obecně dominují většími velikostmi těl (Anton-Pardo & Adámek, 2015; Gyllström & Hansson, 2004; Hambright & Hall, 1992; Zemanová et al., 2020). Jsou to pak především samice rodu *Daphnia* s již pigmentovanými embryi či s efipiem (Zemanová et al., 2020). Příkladem takto lovicích ryb je slunečnice pestrá (*Lepomis gibbosus*) (Hambright & Hall, 1992) či slunka obecná (*Leucaspius delineatus*) (Zemanová et al., 2020).

Jiné ryby ale svou potravu neselektují dle velikosti či nápadné pigmentace, ale vychytávají takovou potravu, která je lehce chytitelná – tedy nejlépe menších velikostí a pomalu se pohybující. Lze je označit jako tzv. účinné filtrátory (někdy také označované jako tzv. pump-filter feeders) (Hambright & Hall, 1992). Některé ryby mají dokonce schopnost lovit potravu obojím způsobem. To představuje výhodu v nevýhodných podmínkách v dostupnosti potravy. Znamená to, že jsou schopni filtrovat malé formy zooplanktonu, pokud jsou početní, a zároveň vyžít větší zooplankton, pokud je zrovna hojný. Těmito rybami je například jeleček velkohlavý (*Pimephales promelas*) či jeleček zlatý (*Notemigonus crysoleucas*) (Anton-Pardo & Adámek, 2015; Hambright & Hall, 1992).

Z tohoto důvodu je nejen přítomnost ryb, ale i jejich způsob vyžírání potravy důležitým faktorem v potravní síti daného systému, neboť mají vliv na složení společenstva zooplanktonu (Anton-Pardo & Adámek, 2015; Hambright & Hall, 1992; Mitra & Flynn, 2006). Manipulace s rybí obsádkou může vést k zlepšení kvality vod (Scheffer, 2004), právě díky principu kaskádového efektu.

Faktory ovlivňující růst, vývoj a mortalitu zooplanktonu jsou ukázány na Obr. 5. Predátoři signalizují o své přítomnosti prostřednictvím tzv. kairomonů, na které je zooplankton schopen zareagovat různými způsoby (Folt & Burns, 1999; Weber, 2003).



Obr. 5: Faktory ovlivňující růst, vývoj a mortalitu zooplanktonu (zdroj: Gyllström & Hansson, 2004).

### 4.3 Kairomony

Kairomony jsou chemické látky produkované predátory. Tyto látky je zooplankton schopný registrovat (Folt & Burns, 1999; Weber, 2003) a následně změnit své chování či morfologii, aby co nejučinněji unikli třeba právě rybí predaci. Kairomony tak informují zooplankton o přítomnosti rybích predátorů. Avšak také někteří bezobratlí predátoři zooplanktonu vylučují kairomony do prostředí. Jde například o koretru (*Chaoborus*) či znakoplavku (*Notonecta*) (Weber, 2003; Weiss, 2019). Ne všechny druhy zooplanktonu ale reagují na určité kairamony stejně (Folt & Burns, 1999), avšak pro zooplankton je zásadní, že musí reagovat včas, tedy předtím, než by byli rybami či jiným predátorem sežráni (Weber, 2003).

Rybí predátoři tak kromě přímého vyžírání zooplanktonu mohou snížit jejich aktuální výskyt i působením kairomonů (Folt & Burns, 1999). Samy ryby ale neumí ovlivnit produkci kairomonů (Loose & Dawidowicz, 1994; Weber, 2003).

Dle studie Weber (2003) je možné, že rybí kairomony jsou spíše jakousi směsí chemických látek, na kterou jednotlivé druhy zooplanktonu různě reagují. Pravděpodobně totiž

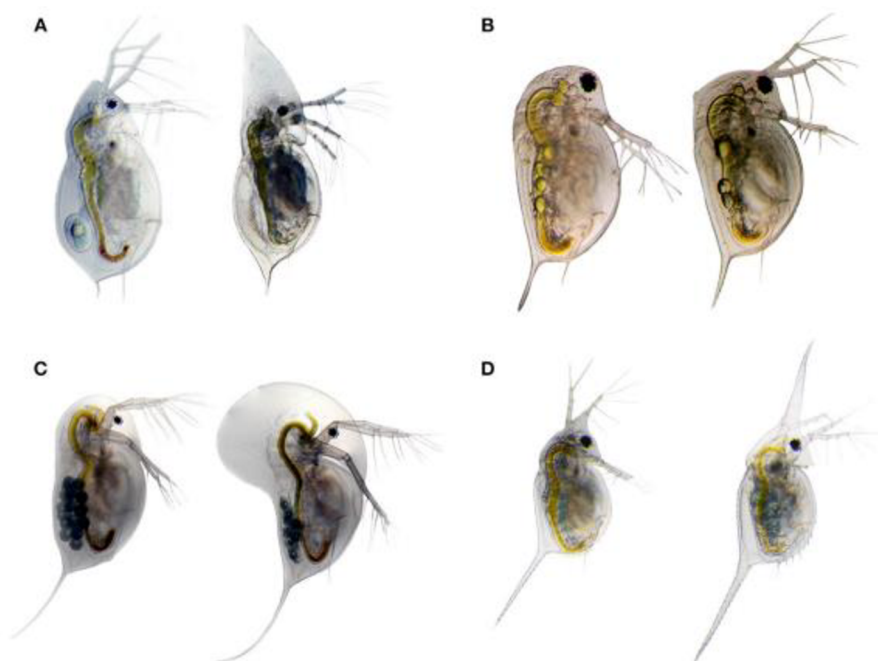
různé druhy ryb produkují podobné až stejné kairomony, které spolu následně vytvoří směs. Tato směs je potom to, co ovlivňuje fenotyp a zdatnost zooplanktonu (Weber, 2003). Obsádka ryb se ale samozřejmě mění dle ročního období (Loose & Dawidowicz, 1994) a s ním i působení kairomonů.

Princip podobný kairomonům funguje u řas, které v přítomnosti vyžiračů (zooplanktonu) si jsou schopny modifikovat a zpevnit buněčnou stěnu, aby se staly pro zooplankton méně požitelnými, čímž zvýší svou zdatnost (angl. fitness) (Weber, 2003).

### 4.3.1 Projevy přítomnosti kairomonů v prostředí

#### 4.3.1.1 Změna morfologie (cyklomorfóza)

Zástupci rodu *Daphnia* odpovídají na kairomony nejen změnou svého chování (viz kapitoly 4.3.1.2 a 4.3.1.3), ale také z hlediska morfologického (např. vytvořením výběžku na karapaxu) (Gyllström & Hansson, 2004; Lass et al., 2005). Tato morfologická změna se označuje jako fenotypová plasticita (cyklomorfóza). Je evolučně výhodná při vysoké predaci bezobratlých predátorů, neboť změna morfologie zvyšuje šanci daných zástupců *Daphnia* na přežití (Laforsch & Tollrian, 2009; Weiss, 2019). Podoby morfologické změny (fenotypové plasticity) na těle zooplanktonu jsou různé, několik z nich je ukázáno na Obr. 6.



Obr. 6: Fenotypová plasticita u *Daphnia cucullata* (A), *Daphnia pulex* (B), *Daphnia longicephala* (C) a *Daphnia lumholtzi* (D). Takovéto změny morfologie těla nastávají především v přítomnosti působení kairomonů bezobratlých predátorů – např. koretra, znakoplavka (zdroj: Weiss, 2019).



#### 4.3.1.2 Denní migrace

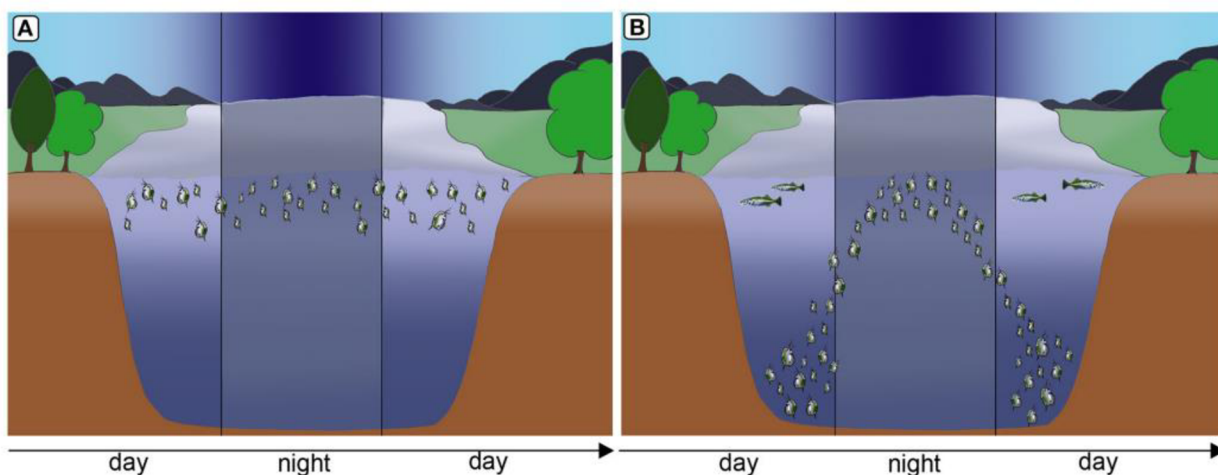
Denní vertikální migrace zooplanktonu (ze zkratky také tzv. DVM) je jedním z důsledků působení kairomonů (Folt & Burns, 1999). Pokud jsou predátoři (ryby) přítomny, je pro zooplankton výhodné migrovat v rámci daného vodního systému do různých hloubek (Klumb et al., 2004; Loose & Dawidowicz, 1994).

DVM spočívá v tom, že se zástupci zooplanktonu během noci ocitají v horních vrstvách vody, zatímco přes den migrují do nižších vrstev vod. To proto, aby se ukryli před predací (Folt & Burns, 1999; Klumb et al., 2004), to platí například o úniku před predací rybami, neboť ryby potřebují k lovu své potravy dostatek světla (Klumb et al., 2004; Loose & Dawidowicz, 1994). DVM probíhá pravidelně. To, jak přesně DVM probíhá, záleží na druhu zooplanktonu a na vývojovém stádiu daných jedinců. Rychlost migrace pak závisí na tom, jak zooplankton odpovídá na faktory prostředí, kterými jsou: přítomnost predátorů, dostupnost potravy, světlo, teplota, hladina kyslíku a také jejich endogenní rytmy (Folt & Burns, 1999).

Dle experimentu Loose & Dawidowicz (1994) se ukázalo, že v nádrži bez přítomnosti ryb zůstával zooplankton před den i noc v horních vrstvách vody. Přidáním ryb ale začala DVM (viz Obr. 7). Čím více vylučovaných kairomonů bylo, tím hlouběji se zooplankton v nádrži nacházel, a to jak ve dne, tak i v noci.

DVM je pro zooplankton poměrně vysoce energeticky náročný proces. To proto, že se v rámci vertikální migrace (mezi hypolimniem a epilimniem) musí překonávat určité překážky, kterými jsou např. změny teploty a změny obsahu potravy (Loose & Dawidowicz, 1994). Zooplankton se totiž nachází část dne v oblasti, kde je potravy málo, či žádná, nebo výživově nedostatečná (Folt & Burns, 1999). Avšak proces DMV je stále výhodný, protože je lepší nějakou část dne hladovět v nižší vrstvě vod, než být pozřen predátorem ve vrstvě horní (Samanta et al., 2011)

S pobýváním v nižších vrstvách vody bez světla ale s sebou nese další nevýhody, kterými jsou redukce růstu a reprodukce. Překročení termokliny při DVM způsobuje změny metabolismu, což se projevuje tím, že migrující zooplankton má nižší porodnost (Loose & Dawidowicz, 1994).



Obr. 7: Schéma DVM v nádrži bez přítomnosti ryb (A) a v přítomnosti ryb (B) (zdroj: Weiss, 2019).

#### 4.3.1.3 Změna ve vývoji a rozmnožování

Vliv kairomonů není nikdy nezávislý, vždy hrají roli i jiné vlivy, jako je teplota nebo světlo. Všechny tyto tři faktory mají velký vliv na líhnutí trvalých vajíček, a to nejvíce na jaře a v létě (Lass et al., 2005).

Již výše zmíněný experiment Loose & Dawidowicz (1994) také ukázal, že i přes to, že se zooplankton nacházel v prostředí s rybami a s dostatkem své potravy (tedy v horní vrstvě vody), jejich růst byl pomalejší, než když se nacházel v prostředí s nedostatkem potravy ale bez ryb.

Obrana proti predaci není ale triviální záležitost a má své kompromisy (např. to, že následná generace přijde později, než by měla; viz diapausa), a proto by měla být aktivována pouze tehdy, kdy nebezpečí predace přesáhne určitou hranici (Loose & Dawidowicz, 1994).

## 5 Potrava zooplanktonu

Pro růst, vývoj a rozmnožování zooplanktonu je důležitá potrava, a to především fytoplankton, nálevníci, heterotrofní bičíkovci, bakterie a detrit, dále také další suspendované částice, které se nachází volně ve vodním prostředí. Z potravy získávají živiny. Zároveň si jednotlivé druhy zooplanktonu navzájem konkurují spotřebou živin, které se v prostředí zrovna nachází (Huisman et al., 2005). Značnou roli také hraje velikost těla zooplanktonu, neboť má souvislost s tím, jak velkou potravu jsou schopni pozřít (Cyr & Curtis, 1999).

Jednou ze složek potravy pro zooplankton jsou řasy a sinice. Sinice mohou tvořit velké kolonie, a tak se svou velikostí stávají pro zooplankton nestravitelné (Huisman et al., 2005). Jednotliví zástupci zooplanktonu mají danou maximální velikost potravy, kterou jsou schopni pozřít. Ta je druhově specifická. Za běžných podmínek ale vyžirají tak velkou potravu, která je v jejich optimu – tedy ani ne tu maximálně velkou, ani ne velice malou (Cyr & Curtis, 1999). Celkově ale platí, že větší filtrující zooplankton má kompetiční výhodu, neboť je schopen více potravy vyfiltrovat (Gliwicz, 2009).

Zástupci zooplanktonu se ale žíví různými způsoby. Například rody *Daphia* a *Bosmina* jsou filtátoři. Perloočky mají k filtraci přímo modifikované nohy. Jejich pohybem si přihání okolní vodu směrem dovnitř jejich dvouchlopňové schránky, kde se nachází jejich tělo (Cyr & Curtis, 1999, Jiang et al., 1999; Lewis & Pedley, 2001). Avšak někteří zástupci zooplanktonu se žíví predací. Klanonožci obecně vyžirají potravu o větší velikosti než perloočky. Rod *Cyclops* se žíví omnivorně (Cyr & Curtis, 1999). Způsob výživy u zooplanktonu je tedy velice diverzifikovaný.

K lepšímu pochopení může pomoci například tzv. teorie optimální výživy (neboli anglicky Optimal foraging theory), která se soustřeďuje na to, při jakých podmínkách prostředí je pro daný organismus při hledání své potravy výhodné určité chování (Lewis & Pedley, 2001).

Co navíc hraje velkou roli, je také změna morfologie těla během ontogeneze. To je značné u klanonožců, neboť jejich vývojová stádia se v mnoha ohledech liší (Gyllström & Hansson, 2004; Schminke, 2007). „Jednotlivá vývojová stádia mají rozdílné adaptace na prostředí, a tedy i rozdílný způsob života (mohou přijímat rozdílnou potravu, či mít různé predátory). Postupným růstem se také mění jejich morfologie, která má vliv i na to, čím se žíví,“ uvádí studie Schminke (2007). U perlooček není rozdíl mezi tvarem těla mezi juvenilem a dospělcem tak značný, jako je tomu u klanonožců (Gyllström & Hansson, 2004).

Zooplankton si nejenže vybírá vhodnou velikost (příp. i tvar) potravy, ale také selektuje potravu s vysokou kvalitou (Cyr & Curtis, 1999; Sierszen & Frost, 1992). Kvalita potravy označuje především její výhodné nutriční složení (především sloučeniny prvků C, N a P). Navíc bylo dokázáno, že kvalita potravy má také vliv na zásoby lipidů, přežití a reprodukci zooplanktonu (Sierszen & Frost, 1992).

### 5.1 Složení potravy

Po přijetí potravy je nutné rozložit získané látky na jednodušší sloučeniny. K tomu napomáhají enzymy. Díky nim vzniknou jednodušší látky jako jsou peptidy, aminokyseliny, mastné kyseliny a další, které jsou vhodné pro další zpracování (Steinberg, 2018). Určité látky je důležité si udržet v těle. To je pro existenci organismů nezbytné, neboť uložené látky v těle jsou podstatou pro další fungování organismu.

Důležité jsou živiny, kterými jsou pro zooplankton i pro primární producenty hlavně dusík (N), fosfor (P) a také uhlík (C). U prvků je důležité nejen jejich množství, ale také vzájemné poměry. Pro tok látek mezi trofickými úrovněmi se tedy využívají hlavně poměry mezi živinami (např. C:N, C:P, C:N:P) (Elser et al., 2010). A zatímco fytoplankton získává živiny v minerální formě, zooplankton je získává z organického materiálu.

Perloočky se oproti klanonožcům rozmnožují častěji, a tak vyžadují vysoký podíl P ve své potravě. To kvůli tomu, že P je důležitou součástí nukleových kyselin, buněčných jader a ribozomů, a tak je při intenzivním růstu potřeba více P (Johnson & Luecke, 2012; Saikia & Nandi, 2010). Tím si však zapříčiní nižší poměr N:P ve svých tělech (Johnson & Luecke, 2012).

Kvalita potravy je vysoce dynamická, liší se například dle sezóny (viz PEG model). Zooplankton musí zohlednit variabilitu zrovna přítomné potravy a v tomto ohledu přizpůsobit svůj metabolismus (Hernández-León & Ikeda, 2005; Wagner et al., 2017). Jednou z možností, jak uchovávat v těle P, je v dočasných zásobách P známé u rodu *Daphnia*. Zásoby P přinášejí jedincům výhodu v takovém prostředí, které má proměnlivou dostupnost živin. Jejich výhoda spočívá v tom, že v těle zooplanktonu se oddělí určité množství P od toho, který je potřeba např. k růstu, a tak si vytváří zásobu na období, kdy bude P v systému nedostatek (Saikia & Nandi, 2010; Wagner et al., 2017).

Ribozomy jsou jedním ze způsobů, jak si je zooplankton schopen dlouhodobě udržet P v těle, avšak je nutné, aby došlo k přeměně vnitřního obsahu ribozomů. Takováto změna ale není triviální záležitost a je to energeticky náročný proces. Na ribozomech závisí proteosyntéza

a nachází se v nich velké množství RNA. Snížení množství P z potravy by pak mohlo vést až k rozkladu ribozomů a také k uvolnění P (Wagner et al., 2017).

Dalším typem zásob P je adenosintrifosfát (neboli ATP), který je pro organismus velmi důležitý. Ukládá v sobě velké množství energie. P prochází střevy zooplanktonu ve formě fosfátu. Ten může být přeměněn na fosfátové sacharidy, jako je např.  $\alpha$ -glycerol-fosfát, nebo na molekuly typu ATP. ATP dokáže případně vyrovnávat stav P v metabolismu při krátkodobých nedostatcích P v okolí (Wagner et al., 2017).

Procento zastoupení P, RNA a ATP v těle zooplanktonu je ovlivňováno délkou trvání P-limitace a její intenzitou. Rod *Daphnia* má v juvenilním období zastoupení těchto molekul nižší (Wagner et al., 2017).

Značné množství P se nachází také v zooplanktonním karapaxu. Dostatek P je tak zásadní pro tvorbu a následné svléknutí karapaxu. Svlékáním karapaxu tak ztrácí část zásob P. „Zástupci rodu *Daphnia*, kteří se živilí fytoplanktonem chudým na P, mohou mít problém se svlékáním. Nový karapax je se starším karapaxem totiž spojen, a to až do svléknutí staršího,“ uvádí studie Vrede et al. (1999).

Také pro ryby je důležité přijímat potravu s dostatečným obsahem P. Fosfor je pro ně totiž důležitý pro vývoj kostí (Saikia & Nandi, 2010).

## 5.2 Lipidy

Zooplankton je bohatý na proteiny a lipidy, včetně nenasycených mastných kyselin. Zastoupení těchto molekul se ale může lišit v rámci změny ročních období. U klanonožců se dokonce liší i dle vývojového stádia (Anton-Pardo & Adámek, 2015).

Nejvhodnější látkou pro uchování energie v těle jsou tuky, čehož využívají i perloočky a klanonožci. Ukládání lipidů v těle organismu je proto důležité pro přežití v obdobích, kdy je potravy nedostatek (Werbrouck et al., 2016). Případné využití energie z uložených látek se mezi jednotlivými druhy zooplanktonu liší nejen na základě jejich odlišných metabolických procesů, ale také má vliv prostředí, ve kterém se nachází (Werbrouck et al., 2016).

V dospělosti je potřeba velké množství lipidů bohatých na C, které jsou esenciální pro reprodukci (Wagner et al., 2017). Inkorporace C z potravy do proteinů, lipidů a polysacharidů v těle zooplanktonu je důležitým krokem (Hernández-León & Ikeda, 2005). Proto je vhodné sledovat hodnoty organického uhlíku ( $C_{org}$ ), mj. i pro zjištění efektivity přenosu energie

a koloběhu C v daném vodním ekosystému (viz TTE) (Hernández-León & Ikeda, 2005; Potužák & Duras, 2015).

PUFA je označení pro polynenasycené mastné kyseliny, u kterých se ukázalo, že jsou v potravních sítích vod velice zásadními látkami. Syntetizuje je fytoplankton, jehož druhy se liší nejen v různém zastoupení PUFA látek, ale také v poměrech mezi jejich jednotlivými prvky, kterými jsou C, N, P (v poměrech C:P, C:N, N:P) (Karpowicz et al., 2021). Fytoplanktonní skupiny bohaté na PUFA jsou například skrytěnky (Cryptophyta) či rozsivky (*Bacillariophyceae*), zatímco sinice jsou na sloučeniny PUFA velice chudé (Saikia & Nandi, 2010).

Za esenciální PUFA sloučeniny pro zooplankton lze považovat kyselinu linolovou a kyselinu  $\alpha$ -linolenovou (zkr. ALA). Tyto dvě sloučeniny jsou označovány jako esenciální, neboť mnoho PUFA s delšími řetězci jsou následně od nich odvozeny. Na rozdíl od řas si zooplankton neumí syntetizovat esenciální PUFA sloučeniny. Získávají je tedy prostřednictvím vyžírání fytoplanktonu (Karpowicz et al., 2021; Williams & Burdge, 2006).

U esenciálních PUFA je TTE vyšší v oligotrofních jezerech a nižší v dystrofních a eutrofních. Tedy celkové množství živin v daném prostředí zdatelně ovlivňuje TTE živin mezi fytoplanktonem a zooplanktonem (Karpowicz et al., 2021). Mezi fytoplanktonem a zooplanktonem mají tedy PUFA také významnou roli v přenosu uhlíku (Werbrouck et al., 2016).

To, které mastné kyseliny se nachází v těle zooplanktonu, je především ovlivňováno tím, co je jejich potravou (Werbrouck et al., 2016). Jednotlivé druhy zooplanktonu mají dokonce preferenci toho, které látky si v těle udržet, což jsou například  $\omega$ -3 PUFA (Gladyshev et al., 2014). Navíc esenciální  $\omega$ -3 PUFA mohou být přenášeny z fytoplanktonu k zooplanktonu až 10x efektivněji než je tomu právě u celkového uhlíku (Karpowicz et al., 2021).

Do skupiny  $\omega$ -3 PUFA patří například kyselina eikosapentaenová (zkr. EPA), kyselina dokosaheptaenová (zkr. DHA) a kyselina dokosapentaenová (zkr. DPA) (Kolanowski et al., 2007). Především EPA a DHA jsou pro zooplankton zásadní, neboť jsou velice důležité pro jejich růst, vývoj a reprodukci (Gladyshev et al., 2014; Karpowicz et al., 2021), proto řasy s vysokým obsahem EPA a DHA představují pro zooplankton potravu o vysoké kvalitě (Saikia & Nandi, 2010).

EPA a DHA hrají také důležitou roli v situaci, kdy zooplanktonní druhy nemají dostatek potravy. Pokud k tomuto dojde, vyskytne u zooplanktonu preference k ukládání DHA v buněčných membránách. Avšak dlouhodobé vystavení se nutričnímu stresu, navíc pokud je vyšší teplota okolí, může potencionálně vést k vyčerpání DHA v membránách buněk, a tedy i zvýšit mortalitu zooplanktonu (Werbrouck et al., 2016).

Složení  $\omega$ -3 PUFA se liší mezi jednotlivými skupinami zooplanktonu. Perloočky vyžadují potravu s obsahem EPA a tuto látku si následně udržují v těle. Klanonožci mají naopak vyšší obsah DHA než EPA (Anton-Pardo & Adámek, 2015; Gladyshev et al., 2014).

Důsledkem toho, že je zooplankton odkázán žít v určitém prostředí, ze kterého nemůže aktivně migrovat, jsou pro jeho zástupce důležité adaptace na dané prostředí. Jedním z vlivů prostředí je teplota vody. Ta může ovlivňovat výskyt různých mastných kyselin v prostředí a také jejich akumulaci v tělech organismů. Teplota má totiž vliv na rychlost rozkladu lipidů a na preferenci organismu, kterou mastnou kyselinu budou upřednostňovat během nedostatku potravy (Gladyshev et al., 2014; Werbrouck et al., 2016).

Ryby jsou poikilotermní živočichové, nejsou tedy schopny si udržet svou stabilní teplotu těla. I u nich se ale vytvořily různé adaptace vůči teplotám prostředí, a jednou z nich je schopnost změny uspořádání lipidů v membráně buněk. Změnou uspořádání těchto lipidů, PUFA, se nadále udrží tekutost membrán, která je pro fungování organismu nezbytná. Tato schopnost se označuje jako tzv. homoviskozita membrán (Ernst et al., 2016). Pro tekutost membrány je důležitý počet dvojitých vazeb v molekulách mastných kyselin a také počet uhlíkových atomů, tedy délka řetězce (Gladyshev et al., 2014). Pokud jsou tyto organismy vystaveny velice chladným, nebo naopak vysokým teplotám, můžou se měnit vlastnosti membrán buněk v jejich těle. Pokud tyto změny nejsou včas opraveny, může dojít k jejich nevratnému poškození či dokonce smrti organismu (Werbrouck et al., 2016).

Vysoký výskyt nasycených mastných kyselin s krátkým řetězcem má nejspíše souvislost s homoviskozitou membrán u zooplanktonu. Mastné kyseliny s kratšími řetězci mají totiž nižší bod tání. Bylo zjištěno, že vyšší množství těchto mastných kyselin lze nalézt v sestonu studených vod, kterým se zooplankton živí (Gladyshev et al., 2014).

Pokud má organismus nedostatek energie, dojde k rozvolnění lipidů na mastné kyseliny a glycerol. Vyčerpání lipidů a mobilizace mastných kyselin mohou záviset na okolní teplotě (Gladyshev et al., 2014; Werbrouck et al., 2016). Při nedostatku potravy pak odolnost organismů

vůči mortalitě závisí na množství uložené energie a způsobu, kterým tuto energii rozdělí na reprodukci, růst a svůj metabolismus (Werbrouck et al., 2016).

Avšak náklady metabolismu rostou se zvyšující se teplotou prostředí. Při zvýšené teplotě vody je totiž důležitým faktorem také množství kyslíku. Ten je pro fungování metabolismu organismu nezbytný. Při velmi vysoké teplotě může dojít až k tomu, že organismus přepne na anaerobiózní metabolismus. Tím si sice prodlouží svůj život, ale na úkor své reprodukce, růstu a dalších aktivit (Werbrouck et al., 2016).

S rostoucí teplotou prostředí se může zvyšovat i mitochondriální tvorba reaktivních forem kyslíku. Tyto látky mohou poškodit makromolekuly v buňkách jako jsou lipidy, proteiny a DNA. Ze skupiny mastných kyselin jsou to právě PUFA nejvíce náchylné k peroxidaci lipidů (Werbrouck et al., 2016).

### **5.2.1 PUFA a ryby**

Stejně jako člověk, tak ani ryby si neumějí EPA a DHA syntetizovat samy. Prostřednictvím vyžírání zooplanktonu si ryby tyto látky opatřují a zabudovávají do svého těla (Gladyshev et al., 2014; Karpowicz et al., 2021; Kolanowski et al., 2007; Werbrouck et al., 2016).

Množství těchto  $\omega$ -3 PUFA v těle ryb tedy závisí na jejich množství v přijímané potravě. Mořské ryby mají sice oproti sladkovodním vyšší koncentrace těchto látek, avšak i sladkovodní druhy jsou schopny je ze své potravy získat. Mezi sladkovodní ryby s vysokým obsahem  $\omega$ -3 mastných kyselin spadá například pstruh, také smuha západoatlantská, síh sledřovitý a okounek (Gladyshev et al., 2014; Kolanowski et al., 2007; Philibert et al., 2006). Pstruzi mohou mít v těle poměrně vysoké hodnoty  $\omega$ -3 PUFA, ale jejich množství stále záleží na jejich potravní preferenci (Kolanowski et al., 2007).

DHA je i pro ryby esenciální látkou. V teplých vodách jej v potravě ale nachází méně než ve vodách studených. To je také důvod, proč jsou ryby z chladných až arktických vod bohatší na  $\omega$ -3 mastné kyseliny než ryby sladkovodní (Gladyshev et al., 2014; Philibert et al., 2006). Také klimatická změna snižuje kvalitu potravy vod (Gladyshev et al., 2014).

$\omega$ -3 PUFA jsou nakonec prospěšné látky i pro lidské zdraví. Mnoho lidí jich má ve svém organismu nedostatek. Je to dáno tím, že jsou obecně málo konzumovány ryby. Ryby jsou právě



nejpřirozenějším a nejpřínosnějším zdrojem těchto důležitých látek (Gladyshev et al., 2014; Kolanowski et al., 2007; Williams & Burdge, 2006).

## 6 Závěr

Předpoklad, že vyšší obsah fosforu v potravě zvyšuje odolnost planktonních korýšů proti rybí predaci, byl správný. Důležitost fosforu je v reprodukci zooplanktonu, a to především u perlooček rozmnožujících se pomocí partenogeneze. Fosfor je totiž nedílnou součástí nukleových kyselin, a pokud ho zooplankton nemá dostatek, může tato limitace ovlivnit i růst (proteosyntézu) a reprodukci zooplanktonu. Při limitaci fosforem využívají zásoby P, ATP, či ribozomů.

Karapax, v němž se mj. také nachází fosfor, principiálně chrání tělo korýše. Při tvoření dormantních stádií je odolnost karapaxu (resp. efipia) velice důležitý faktor, neboť umožňuje zooplanktonu přežít nevhodné podmínky prostředí, které by bez vytvoření dormantního stádia nebylo možné přežít (např. vysychání vodního prostředí, vysoká predace).

Dalším předpokladem bylo, že příjem potravy s obsahem nenasycených mastných kyselin (PUFA), a následně jejich uložením v těle jedince, může ovlivňovat reprodukci a zdatnost zooplanktonu. Tento předpoklad se také potvrdil jako správný. Potrava s obsahem mastných kyselin je považována za vysoce kvalitní. Mastné kyseliny, včetně PUFA, se ukázaly být důležitou a nezastupitelnou součástí potravy zooplanktonu. Díky příjmu mastných kyselin se stává zooplankton více efektivní v přenášení energie mezi trofickými úrovněmi (zvyšuje se TTE).

PUFA jsou od fytoplanktonu předávány dál potravní sítí, zooplankton je tedy může získat pouze z potravy (např. skrytěnky, rozsivky). Důležitým prvkem přežívání zooplanktonu je také ukládání si lipidů v těle (včetně esenciálních  $\omega$ -3 PUFA). Ukládání lipidů totiž představuje zásobu energie v případě nevhodných podmínek (limitace potravou).  $\omega$ -3 PUFA jsou také důležitými látkami při reprodukci, růstu a vývoji zooplanktonu. Pro ryby (i lidskou populaci) jsou PUFA také podstatnou složkou potravy.

Se zvyšující se teplotou v rámci klimatické změny mohou tedy nastat problémy s přežíváním zooplanktonu. Vysoká teplota urychluje metabolické procesy zooplanktonu. Důsledkem toho jsou také negativně ovlivňovány zásoby lipidů v jejich tělech – dochází k jejich rychlejšímu rozkladu právě pro potřebu rychlejšího fungování metabolismu. Nemožnost udržení si lipidů v těle také může poškodit tekutost membrán, která je pro fungování metabolismu organismů nezbytná. Podobný efekt má teplota i na zásoby fosforu, což může mj. negativně ovlivnit reprodukci zooplanktonu.

Kromě toho, vysoká teplota také zapříčiňuje rychlejší metabolismus (růst a reprodukci). Se zvyšující se teplotou se snižuje rozpustnost kyslíku, avšak zároveň rostou nároky respiraci. Proto může zvyšující se teplota zapříčiňit anaerobiózu zooplanktonu.

Tato práce také upozorňuje na důsledky nevhodného rybího hospodaření v mělkých nádržích. Poukazuje na problematiku přikrmování ryb, příp. hnojení vodního systému. Narušení přirozeného výskytu živin jejich přidáním vede k eutrofizaci vod. Ta s sebou nese následky v narušení vybalancovaných potravních sítí. Důsledky jsou pak rozmanité – od nárůstu fytoplanktonu, zákalu vod, dostupnosti kyslíku až dostupnosti kvalitní potravy pro zooplankton a ryby.

## 7 Seznam použité literatury

- Anton-Pardo, M., & Adámek, Z. (2015). The role of zooplankton as food in carp pond farming: a review. *Journal of Applied Ichthyology*, 31, 7–14. <https://doi.org/10.1111/jai.12852>
- Baxa, M., Musil, M., Kummel, M., Hanzlík, P., Tesařová, B., & Pechar, L. (2021). Dissolved oxygen deficits in a shallow eutrophic aquatic ecosystem (fishpond) – Sediment oxygen demand and water column respiration alternately drive the oxygen regime. *Science of the Total Environment*, 766. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2020.142647>
- Bláha, M. (2010). Descriptions of copepodid and adult *Acanthocyclops trajani* (Mirabdullayev & Defaye 2002) and *A. einslei* (Mirabdullayev & Defaye 2004) (Copepoda: Cyclopoida) with notes on their discrimination. *Fundamental and Applied Limnology*, 177(3), 223–240. <https://doi.org/10.1127/1863-9135/2010/0177-0223>
- Cyr, H., & Curtis, J. M. (1999). Zooplankton community size structure and taxonomic composition affects size-selective grazing in natural communities. *Oecologia*, 118, 306–315. <https://doi.org/https://doi.org/10.1007/s004420050731>
- Dahms, H.-U. (1995). Dormancy in the Copepoda - an overview. *Hydrobiologia*, 306(3), 199–211. <https://doi.org/10.1007/BF00017691>
- Decaestecker, E., de Meester, L., & Mergeay, J. (2009). Cyclical parthenogenesis in *Daphnia*: Sexual versus asexual reproduction. In *Lost Sex: The Evolutionary Biology of Parthenogenesis* (pp. 295–316). Springer. [https://doi.org/10.1007/978-90-481-2770-2\\_15](https://doi.org/10.1007/978-90-481-2770-2_15)
- Duras, J., Potužák, J., Marcel, M., & Pechar, L. (2015). Rybníky a jakost vody. *Vodní Hospodářství*, 65(7), 16–24. [https://www.vodnihospodarstvi.cz/ArchivPDF/vh2015/vh\\_07-2015.pdf](https://www.vodnihospodarstvi.cz/ArchivPDF/vh2015/vh_07-2015.pdf)
- Elser, J. J., Peace, A. L., Kyle, M., Wojewodzic, M., McCrackin, M. L., Andersen, T., & Hessen, D. O. (2010). Atmospheric nitrogen deposition is associated with elevated phosphorus limitation of lake zooplankton. *Ecology Letters*, 13(10), 1256–1261. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2010.01519.x>
- Ernst, R., Ejsing, C. S., & Antonny, B. (2016). Homeoviscous Adaptation and the Regulation of Membrane Lipids. *Journal of Molecular Biology*, 428(24), 4776–4791. <https://doi.org/10.1016/j.jmb.2016.08.013>
- Folt, C. L., & Burns, C. W. (1999). Biological drivers of zooplankton patchiness. *Trends in Ecology & Evolution*, 14(8), 300–305. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(99\)01616-X](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(99)01616-X)
- Gladyshev, M. I., Sushchik, N. N., Dubovskaya, O. P., Buseva, Z. F., Makhutova, O. N., Fefilova, E. B., Feniova, I. Y., Semenchenko, V. P., Kolmakova, A. A., & Kalachova, G. S. (2014). Fatty acid composition of Cladocera and Copepoda from lakes of contrasting temperature. *Freshwater Biology*, 60(2), 373–386. <https://doi.org/10.1111/fwb.12499>
- Gliwicz, Z. M. (2009). Competition and Predation. In *Encyclopedia of Inland Waters* (pp. 623–632). <https://doi.org/10.1016/B978-012370626-3.00149-6>

- Gyllström, M., & Hansson, L.-A. (2004). Dormancy in freshwater zooplankton: Induction, termination and the importance of benthic-pelagic coupling. *Aquat. Sci.*, *66*, 274–295. <https://doi.org/10.1007/s00027-004-0712-y>
- Hambright, D. K., & Hall, R. O. (1992). Differential zooplankton feeding behaviors, selectivities, and community impacts of two planktivorous fishes. *Environmental Biology of Fishes*, *35*, 401–411. <https://doi.org/https://doi.org/10.1007/BF00004992>
- Hernández-León, S., & Ikeda, T. (2005). Zooplankton respiration. In P. A. del Giorgio & P. J. le B. Williams (Eds.), *Respiration in Aquatic Ecosystems* (pp. 57–82). Oxford University Press. <https://www.uv.es/hegigui/Kasper/delGiorgio%202005.pdf>
- Huisman, J., Matthijs, H. C. P., & Visser, P. M. (2005). Harmful Cyanobacteria. In *Aquatic Ecology Series*. <https://link.springer.com/book/10.1007/1-4020-3022-3>
- Jiang, H., Meneveau, C., & Osborn, T. R. (1999). Numerical study of the feeding current around a copepod. *Journal of Plankton Research*, *21*(8), 1391–1421. <https://doi.org/https://doi.org/10.3800/pbr.3.189>
- Johnson, C. R., & Luecke, C. (2012). Copepod dominance contributes to phytoplankton nitrogen deficiency in lakes during periods of low precipitation. *Journal of Plankton Research*, *34*(5), 345–355. <https://doi.org/10.1093/plankt/fbs009>
- Jürgens, K., & Stolpe, G. (1995). Seasonal dynamics of crustacean zooplankton, heterotrophic nanoflagellates and bacteria in a shallow, eutrophic lake. *Freshwater Biology*, *33*(1), 27–38. <https://doi.org/https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.1995.tb00383.x>
- Karpowicz, M., Feniova, I., Gladyshev, M. I., Ejsmont-Karabin, J., Górniak, A., Sushchik, N. N., Anishchenko, O. v., & Dzialowski, A. R. (2021). Transfer efficiency of carbon, nutrients, and polyunsaturated fatty acids in planktonic food webs under different environmental conditions. *Ecology and Evolution*, *11*(12), 8201–8214. <https://doi.org/10.1002/ece3.7651>
- Klumb, R. A., Bunch, K. L., Mills, E. L. ., Rudstam, L. G., Brown, G., Knauf, C., Burton, R. M., & Arrhenius, F. (2004). Establishment of a metalimnetic oxygen refuge for zooplankton in a productive Lake Ontario embayment. *Ecological Applications*, *14*(1), 113–131. <https://doi.org/10.1890/02-5054>
- Kolanowski, W., Stolyhwo, A., & Grabowski, M. (2007). Fatty Acid Composition of Selected Fresh Water Gammarids (Amphipoda, Crustacea): A potentially innovative source of omega-3 LC PUFA. *Journal of the American Oil Chemists' Society*, *84*(9), 827–833. <https://doi.org/10.1007/s11746-007-1116-7>
- Laforsch, C., & Tollrian, R. (2009). Cyclomorphosis and Phenotypic Changes. In *Encyclopedia of Inland Waters* (pp. 643–650). <https://doi.org/10.1016/B978-012370626-3.00150-2>
- Lampert, W. (1995). Egg bank investment. *Nature*, *377*, 479. <https://doi.org/https://doi.org/10.1038/377479a0>
- Lass, S., Vos, M., Wolinska, J., & Spaak, P. (2005). Hatching with the enemy: *Daphnia* diapausing eggs hatch in the presence of fish kairomones. *Chemoecology*, *15*, 7–12. <https://doi.org/10.1007/s00049-005-0286-8>

- Lewis, D. M., & Pedley, T. J. (2001). The Influence of Turbulence on Plankton Predation Strategies. *Journal of Theoretical Biology*, 210(3), 347–365. <https://doi.org/10.1006/jtbi.2001.2310>
- Loose, C. J., & Dawidowicz, P. (1994). Trade-offs in diel vertical migration by zooplankton: The costs of predator avoidance. *Ecology*, 75(8), 2255–2263. <https://doi.org/10.2307/1940881>
- Mitra, A., & Flynn, K. J. (2006). Promotion of harmful algal blooms by zooplankton predatory activity. *Biology Letters*, 2, 194–197. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2006.0447>
- Pechar, L. (2015). Století eutrofizace rybníků – synergický efekt zvyšování zátěže živinami (fosforem a dusíkem) a nárůstu rybích obsádek. *Vodní Hospodářství*, 65(7), 1–6. [https://www.vodnihospodarstvi.cz/ArchivPDF/vh2015/vh\\_07-2015.pdf](https://www.vodnihospodarstvi.cz/ArchivPDF/vh2015/vh_07-2015.pdf)
- Philibert, A., Vanier, C., Abdelouahab, N., Chan, H. M., & Mergler, D. (2006). Fish intake and serum fatty acid profiles from freshwater fish. *The American Journal of Clinical Nutrition*, 84(6), 1299–1307. <https://doi.org/https://doi.org/10.1093/ajcn/84.6.1299>
- Pokorný, J., Zykmond, A., Mareš, J., Lusk, S., Šilhavý, V., Spurný, P., Smolek, L., Levý, E., Zajíček, J. & Merten, M., 2015. *České rybníky a rybářství ve 20. století*. Rybářské sdružení České republiky, České Budějovice: Typ. 335 s. ISBN: 978-80-87699-06-5. Dostupné online z: <http://www.cz-ryby.cz/uploads/pdf/knihy/ceskerybniky-1.pdf>
- Potužák, J., & Duras, J. (2015). Retence živin v rybnících – význam, hodnocení a možnosti jejího využití. *Vodní Hospodářství*, 65(7), 7–15. [https://www.vodnihospodarstvi.cz/ArchivPDF/vh2015/vh\\_07-2015.pdf](https://www.vodnihospodarstvi.cz/ArchivPDF/vh2015/vh_07-2015.pdf)
- Ptak, M., & Nowak, B. (2016). Variability of Oxygen-Thermal Conditions in Selected Lakes in Poland. *The Journal of Society of Ecological Chemistry and Engineering*, 23(4), 639–650. <https://doi.org/10.1515/eces-2016-0045>
- Rahman, M. M. (2015). Role of common carp (*Cyprinus carpio*) in aquaculture production systems. *Frontiers in Life Science*, 8(4), 399–410. <https://doi.org/10.1080/21553769.2015.1045629>
- Ramanan, R., Karthick, B., & Ramachandra, T. V. (2006). *Zooplankton as Bioindicators: Hydrobiological Investigations in Selected Bangalore Lakes* (T. v. Ramachandra, Ed.; Technical Report 115, Vol. 116). Indian Institute of Science. <https://doi.org/10.13140/2.1.3941.9849>
- Rose, V., Rollwagen-Bollens, G., & Bollens, S. M. (2017). Interactive effects of phosphorus and zooplankton grazing on cyanobacterial blooms in a shallow temperate lake. *Hydrobiologia*, 788, 345–359. <https://doi.org/10.1007/s10750-016-3011-4>
- Rothhaupt, K. O. (2000). Plankton population dynamics: Food web interactions and abiotic constraints. *Freshwater Biology*, 45(2), 105–109. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2427.2000.00679.x>
- Saikia, S. K., & Nandi, S. (2010). C and P in aquatic food chain: A review on C:P stoichiometry and PUFA regulation. *Knowledge and Management of Aquatic Ecosystems*, 398. <https://doi.org/10.1051/kmae/2010024>

- Samanta, S., Chakraborty, S., Bhattacharya, S., & Chattopadhyay, J. (2011). Fish kairomones, its benefits and detriments: A model based study both from releaser and acceptor perspective. *Ecological Complexity*, 8(3), 258–264. <https://doi.org/10.1016/j.ecocom.2011.05.001>
- Scheffer, M. (2004). *Ecology of Shallow Lakes* (1st ed., Vol. 357). Springer Dordrecht. <https://doi.org/https://doi.org/10.1007/978-1-4020-3154-0>
- Scheffer, M., & van Nes, E. H. (2007). Shallow lakes theory revisited: Various alternative regimes driven by climate, nutrients, depth and lake size. *Hydrobiologia*, 584, 455–466. <https://doi.org/10.1007/s10750-007-0616-7>
- Schminke, H. K. (2007). Entomology for the copepodologist. *Journal of Plankton Research*, 29(SUPPL. 1), 149–162. <https://doi.org/10.1093/plankt/fbl073>
- Sierszen, M. E., & Frost, T. M. (1992). Selectivity in suspension feeders: food quality and the cost of being selective. *Arch. Hydrobiol.*, 123(3), 257–273. [https://lter.limnology.wisc.edu/sites/default/files/Selectivity%20in%20suspension%20feeder s...Sierszen\\_1992.pdf](https://lter.limnology.wisc.edu/sites/default/files/Selectivity%20in%20suspension%20feeder%20s...Sierszen_1992.pdf)
- Sommer, U., Adrian, R., de Senerpont Domis, L., Elser, J. J., Gaedke, U., Ibelings, B., Jeppesen, E., Lürling, M., Molinero, J. C., Mooij, W. M., van Donk, E., & Winder, M. (2012). Beyond the plankton ecology group (PEG) model: Mechanisms driving plankton succession. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 43, 429–448. <https://doi.org/10.1146/annurev-ecolsys-110411-160251>
- Sommer, U., Gliwicz, Z. M., Lampert, W., & Duncan, A. (1986). The PEG-model of seasonal succession of planktonic events in fresh waters. *Arch. Hydrobiol.*, 106(4), 433–471. <https://www.researchgate.net/publication/243710329>
- Steinberg, C. E. W. (2018). *Aquatic Animal Nutrition* (Vol. 474). Springer International Publishing. <https://doi.org/10.1007/978-3-319-91767-2>
- Teurlinx, S., Velthuis, M., Seroka, D., Govaert, L., van Donk, E., van de Waal, D. B., & Declerck, S. A. J. (2017). Species sorting and stoichiometric plasticity control community C:P ratio of first-order aquatic consumers. *Ecology Letters*, 20(6), 751–760. <https://doi.org/10.1111/ele.12773>
- Turki, S., Defaye, D., Rezig, M., & el Abed, A. (2002). Le cycle biologique d'*Acanthocyclops robustus* (G. O. Sars, 1863) (Crustacea, Copepoda, Cyclopidae) de Tunisie. *Zoosystema*, 24(4), 735–770. <https://sciencepress.mnhn.fr/en/periodiques/zoosystema/24/4/le-cycle-biologique-d-acanthocyclops-robustus-g-o-sars-1863-crustacea-copepoda-cyclopidae-de-tunisie>
- Vadadi-Fülöp, C., & Hufnagel, L. (2014). Climate change and plankton phenology in freshwater: Current trends and future commitments. *Journal of Limnology*, 73(1). <https://doi.org/10.4081/jlimnol.2014.770>

- Vandekerckhove, J., Niessen, B., Declerck, S., Jeppesen, E., Conde Porcuna, J. J., Brendonck, L., & de Meester, L. (2004). Hatching Rate and Hatching Success with and without Isolation of Zooplankton Resting Stages. *Hydrobiologia*, 526, 235–241. <https://doi.org/https://doi.org/10.1023/B:HYDR.0000041598.68424.fc>
- Vrba, J., Benedová, Z., Jezberová, J., Matoušů, A., Musil, M., Nedoma, J., Pechar, L., Potužák, J., Řeháková, K., Šimek, K., Šorf, M., & Zemanová, J. (2018). Nevstoupíš dvakrát do téhož rybníka - předběžná zpráva o stavu dnešních hypertrofních rybníčních ekosystémů. *Vodní Hospodářství*, 68(8), 1–5. [www.vodnihospodarstvi.cz](http://www.vodnihospodarstvi.cz)
- Vrede, T., Andersen, T., & Hessen, D. O. (1999). Phosphorus distribution in three crustacean zooplankton species. *Limnol. Oceanogr.*, 44(1), 225–229. <https://doi.org/https://doi.org/10.4319/lo.1999.44.1.0225>
- Wagner, N. D., Prater, C., & Frost, P. C. (2017). Dynamic responses of phosphorus metabolism to acute and chronic dietary phosphorus-limitation in *Daphnia*. *Frontiers in Environmental Science*, 5. <https://doi.org/10.3389/fenvs.2017.00036>
- Weber, A. (2003). More than one “fish kairomone”? Perch and stickleback kairomones affect *Daphnia* life history traits differently. *Hydrobiologia*, 498, 143–150. <https://doi.org/https://doi.org/10.1023/A:1026297106626>
- Weiss, L. C. (2019). Sensory Ecology of Predator-Induced Phenotypic Plasticity. *Frontiers in Behavioral Neuroscience*, 12. <https://doi.org/10.3389/fnbeh.2018.00330>
- Werbrouck, E., van Gansbeke, D., Vanreusel, A., & de Troch, M. (2016). Temperature Affects the Use of Storage Fatty Acids as Energy Source in a Benthic Copepod (*Platychelipus littoralis*, Harpacticoida). *PLoS ONE*, 11(3). <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0151779>
- Williams, C. M., & Burdge, G. (2006). Long-chain n-3 PUFA: plant v . marine sources. *Proceedings of the Nutrition Society*, 65(1), 42–50. <https://doi.org/10.1079/pns2005473>
- Witty, L. M. (2004). *Practical Guide to Identifying Freshwater Crustacean Zooplankton*. Cooperative Freshwater Ecology Unit. <http://coopunit.laurentian.ca>
- Woods, T., Kaz, A., & Giam, X. (2022). Phenology in freshwaters: a review and recommendations for future research. *Ecography*, 2022(6). <https://doi.org/10.1111/ecog.05564>
- Zemanová, J., Šorf, M., Hejzlar, J., Šorfová, V., & Vrba, J. (2020). Planktivorous fish positively select *Daphnia* bearing advanced embryos. *Marine and Freshwater Research*, 71(4), 505–511. <https://doi.org/10.1071/MF18466>