

Jihočeská univerzita v Českých Budějovicích

Přírodovědecká fakulta

**Druhové složení a biomasa zooplanktonu v experimentálních
mesokosmech o různé hloubce a koncentraci živin**

Diplomová práce

Bc. Kateřina Zadinová

Vedoucí práce: † prof. RNDr. Zdeněk Brandl, CSc.
prof. RNDr. Jaroslav Vrba, CSc.

České Budějovice 2013

Zadinová K. (2013): Druhové složení a biomasa zooplanktonu v experimentálních mesokosmech o různé hloubce a koncentraci živin. [Species composition and biomass of the zooplankton community in experimental mesocosms of different depths and nutrient levels] 39 pp. Faculty of Science, University of South Bohemia, České Budějovice, Czech Republic

Anotace:

Vztah biomasy a velikostní struktury zooplanktonu k trofii a hloubce mělkých sladkovodních ekosystémů byl zkoumán v experimentálních mesokosmech. Zpracovaná data popisují jednu experimentální sezónu s měsíční četností odběrů. Obecně se projevilo, že biomasa zooplanktonu koreluje s mesokosmy s vyšším množstvím živin.

Annotation:

The relation between zooplankton biomass and size structure and the trophic state and depth of shallow lake ecosystems was studied. Presented dataset describes monthly sampling within the experimental season 2011. Generally, total zooplankton biomass clearly correlated with high nutrient concentration mesocosms.

Prohlašuji, že svoji diplomovou práci jsem vypracovala samostatně pouze s použitím pramenů a literatury uvedených v seznamu citované literatury.

Prohlašuji, že v souladu s § 47b zákona č. 111/1998 Sb. v platném znění souhlasím se zveřejněním své diplomové práce, a to v nezkrácené podobě elektronickou cestou ve veřejně přístupné části databáze STAG provozované Jihočeskou univerzitou v Českých Budějovicích na jejích internetových stránkách, a to se zachováním mého autorského práva k odevzdanému textu této kvalifikační práce. Souhlasím dále s tím, aby toutéž elektronickou cestou byly v souladu s uvedeným ustanovením zákona č. 111/1998 Sb. zveřejněny posudky školitele a oponentů práce i záznam o průběhu a výsledku obhajoby kvalifikační práce. Rovněž souhlasím s porovnáním textu mé kvalifikační práce s databází kvalifikačních prací Theses.cz provozovanou Národním registrem vysokoškolských kvalifikačních prací a systémem na odhalování plagiátů.

V Českých Budějovicích, dne 13. prosince 2013.

.....
Bc. Kateřina Zadinová

Poděkování:

V první řadě bych ráda poděkovala svým školitelům prof. RNDr. Zdeňku Brandlovi, CSc., prof. RNDr. Jaroslavu Vrbovi, CSc. a Michalu Šorfovi za odbornou pomoc, bezmeznou trpělivost a ochotu poskytovat cenné rady. Dále bych chtěla poděkovat hydrobiologickému ústavu a doc. Ing. Josefu Hejzlarovi, CSc. za chemické analýzy. Které jsem mohla využít ve své práci a samozřejmě také děkuji za podporu mé rodině.

Obsah

1. Úvod	1
1.1 Cíle práce	2
2. Literární rešerše	3
2.1 Mělká jezera a reakce ekosystému na změnu klimatu	3
2.2 Vliv klimatu na biomasu	5
2.3 Vliv klimatu na velikost těla	5
2.4 Vliv klimatu na sezónní dynamiku planktonu	6
3. Metodika	8
3.1 Založení pokusu	8
3.1.1 Příprava sedimentu	9
3.1.2 Míchání vody	10
3.1.3 Inokulace mesokosmů	10
3.1.4 Nastavení pokusu	11
3.2 Odběry vzorků a analýzy	12
3.2.1 Odběry fytoplanktonu a zooplanktonu	12
3.2.2 Odběry pro chemické analýzy	12
3.2.3 Makrofyta	13
3.3 Analýza zooplanktonu	13
3.3.1 Statistické zpracování	14
4. Výsledky	15
4.1 Základní charakteristiky jednotlivých variant	15
4.2 Zooplankton	18
4.2.1 Směsné vzorky	18
4.2.2 Sezónní průběh	24
4.3 Ryby	28
5. Diskuze	29
5.1 Živinové poměry a výška hladiny	29
5.2 Ryby	31
5.3 Zooplankton	31
6. Závěr	34
7. Použitá literatura	35

1. Úvod

Naše životní prostředí se mění nevídaným tempem. Antropogenní vlivy silně ovlivňují suchozemské a vodní prostředí. Stresující podmínky související s fenoménem globální změny klimatu mohou mít zásadní vliv na složení společenstva a jeho funkci od místního až po celosvětové měřítko. Mezi klíčové faktory patří změny teploty, změny v časovém i prostorovém rozložení srážek, změny ve využívání půdy, zvýšení atmosférické koncentrace CO₂ nebo změny v globálním cyklu dusíku a fosforu, které mohou vést k eutrofizaci (Vitousek, 1994). Díky těmto změnám dochází k šíření nepůvodních druhů, které mohou být konkurenčně silnější než druhy původní a to může vést ke snížení biodiversity - ztrátě rozmanitosti živých organismů na Zemi, což zahrnuje rozmanitost druhů i diverzitu ekosystémů (Walther et al., 2009). Takové změny mohou vést ke změnám v potravních sítích a sezónní dynamice jednotlivých druhů.

Magisterská práce předkládá výsledky české části celoevropského projektu REFRESH zaměřeného na vztah druhového složení a množství biomasy zooplanktonu k trofii a hloubce mělkých sladkovodních ekosystémů. Zpracovaná data popisují jednu experimentální sezónu s měsíční četností odběrů. Pokus jsme prováděli v 16 mesokosmech, které byly inokulovány rybničním planktonem a jako vrcholový predátor zooplanktonu zde byla koljuška tříostná.

1.1 Cíle práce

- V rámci mesokosmového experimentu simulujícího mělká vodní jezera a rybníky zjistit:
 - vztah biomasy zooplanktonu (perlooček, klanonožců a vířníků) k různé troffi vody.
 - vztah biomasy zooplanktonu k různé hloubce pokusných mesokosmů.
- Zaznamenat případné rozdíly v průběhu pokusné sezóny.

Výsledky nám pomohou lépe porozumět vztahům mezi vodními organismy a popsat odpověď jednotlivých druhů a společenstev na vybrané změny prostředí. Tato zjištění mohou být využita v modelových studiích, které budou předpovídat změny vodního ekosystému.

2. Literární rešerše

2.1 Mělká jezera a reakce ekosystému na změny klimatu

Mělká jezera (typicky polymiktická s maximální hloubkou <5 m), jsou silně ovlivněná lidskou činností, např. odběrem vody a eutrofizací. Tato jezera rychle reagují na vnější zásahy včetně změny klimatu (Jeppesen et al., 2009).

Mělká jezera jsou velmi citlivá na klimatické změny, jako je vyrovnanost mezi srážkami a výparem, protože v poměru s objemem mají velkou plochu (Coops et al., 2003). Hloubka jezera a doba zdržení, spolu se stratifikací a mícháním jezera, jsou typickými vlastnostmi, které mohou být ovlivněny možnými změnami klimatu (Blenckner, 2005). V hlubokých jezerech mohou takové vlivy přetrvávat až do pozdního léta, zatímco v mělkých jezerech trvají podstatně kratší dobu (Gerten a Adrian, 2001). Identifikace změn, které jsou způsobeny změnami klimatu může být v běžných měřeních obtížná vzhledem ke zpoždění vyplývajících z činnosti jiných procesů. Většina jezer je obvykle ovlivněna několika navzájem propojenými faktory způsobujícími stres (Christensen et al., 2006). Stojaté vody podléhají rostoucímu zhoršení podmínek v mnoha částech světa (Moss et al., 2011). Patří sem úbytek mokřadů, vymizení původních druhů a zavlečení exotických druhů, acidifikace, změny hladiny vody v důsledku odběru vody a hlavně eutrofizace. Tyto procesy patří mezi hlavní řídicí procesy globálních změn, kterým musí vodní ekosystémy v současnosti čelit (Carpenter et al., 1998; Schindler, 2006). Zatímco některá mělká jezera a rybníky vyschnou (Beklioglu et al., 2007), tak u ostatních díky výparu dojde k poklesu hladiny, který povede k většímu zakoncentrování látek, účinnějšímu promíchávání, zvýšení teploty vody a většímu uvolňování živin ze sedimentu (McKee et al., 2003, Özen et al., 2010). Zvýšení eutrofizace v důsledku oteplování klimatu může vést ke změnám v trofické struktuře a posunům ve struktuře rybích společenstev (Meerhoff et al., 2007a, Jeppesen et al., 2010) a velikosti populace (Daufresne et al., 2009). Důsledkem může být zejména přemnožení sinic a vláknitých řas (Mooij et al., 2005, Jeppesen et al., 2009, Paerl a Huisman, 2009, Trochine et al., 2011).

Zvýšené zatížení živinami může způsobit řadu významných změn ve společenstvech mělkých jezer. V důsledku zvýšeného zákalu a nižší koncentrace nebo větší variace rozpuštěného kyslíku může dojít ke změnám ve velikosti rybí obsádky, biomasy a velikostní struktury a vymizení dravých druhů ryb. Zvýšená koncentrace živin v důsledku eutrofizace

má dramatický dopad na trofickou síť od primárních producentů po vrcholové predátory. V hypertrofních a eutrofních jezerech (jezera s nadbytkem živin, obzvláště s vysokým nadbytkem fosforu a dusíku) roste s množstvím fosforu množství fytoplanktonu. U fytoplanktonu během dne probíhá fotosyntéza spojená s produkcí kyslíku, v noci se však kyslík spotřebovává. Tím může dojít v ranních hodinách k anoxii a úhynu organismů, což vlivem rozkladných procesů dále zvyšuje spotřebu kyslíku (Jeppesen et al., 2005). Koncentrace živin ovlivňují celkovou biomasu a složení společenstev. Teplejší prostředí může mít vliv na dostupnost živin pro primární producenty, například vyšší denitrifikace za teplejších podmínek by mohla vést ke snížení dusíku (Lewis, 1996).

Změny teploty mohou ovlivnit strukturu společenstev a procesy ekosystému, přes přímé účinky na metabolické nároky jedinců a následným změnám v rozložení tělesné velikosti organismů (Gillooly, 2000, Charnov a Gillooly, 2004, Arim et al., 2007, Forster et al., 2011a, b, Yvon-Durocher et al., 2011). Ekologické teorie často popisují dynamiku populací, společenstev a ekosystémů z hlediska energie nebo materiálu (Allen a Gillooly, 2009). Metabolická ekologická teorie (metabolic theory of ecology, dále jen MTE) se zaměřuje na porozumění interakcí mezi fyziologií, ekologií a evolucí na základě rozdílů v metabolismu organismů (Brown et al., 2004). MTE má zásadní vliv v ekologii, protože organismy komunikují s okolím pomocí svého metabolismu. MTE a další fyziologicky založené teorie týkající se vlivu okolní teploty na chování organismů a funkcí společenstva, poskytují základ pro prediktivní analýzu vlivu oteplování klimatu na ekosystém (Perkins et al., 2010). MTE předpovídá změny v druhové bohatosti v důsledku změn teploty prostředí a v průměrné velikosti těla jedinců tvořících dané společenstvo (Brown et al., 2004). Další důležitou teorií je teorie ekologické stechiometrie (dále jen EST), která se zaměřuje na pochopení toho, jak rozdíly bilancí biologicky důležitých prvků ovlivňují a jsou ovlivňovány organismy a prostředím ve kterém žijí (Sturner a Elster, 2002). EST staví na základních principech fyziky, chemie a biologie (zákon zachování energie a hmoty, termodynamický zákon a stechiometrický zákon). EST využívá těchto principů k lepšímu pochopení struktury a funkce ekologických systémů na jednotlivých úrovních (Allen a Gillooly, 2009)

Jezera jsou dobrými modelovými systémy pro studium bohatosti druhů ve vztahu k gradientům prostředí, protože jsou dobře vymezenými objekty v krajině (Dodson et al., 2000). Ve srovnání s terestrickými studii o rozmanitosti však stále mají

nedostatečné zastoupení (Waide et al., 1999), které platí zejména pro mělká jezera (např. Jeppesen et al., 2000, Declerck et al., 2005, Scheffer et al., 2006, Kruk et al., 2009).

2.2 Vliv klimatu na biomasu organismů

Zdá se, že rybí biomasa se zvyšuje s klesající zeměpisnou šířkou, nebo se zvýšením okolní teploty, a to jak ve sladkovodních, tak i v brakických mělkých jezerech (Brucet et al., 2010).

Biomasa zooplanktonu vykazuje zjevný růst směrem k chladnějším oblastem světa. Nicméně zvýšení koncentrace celkového fosforu má větší pozitivní vliv na biomasu zooplanktonu bez ohledu na příslušnost ke konkrétní klimatické oblasti (Meerhoff et al., 2012).

Biomasa fytoplanktonu, která se často měří pomocí koncentrace chlorofylu-a, je největší v subtropických a nejnižší v tropických jezerech (Kruk et al., 2010). Kosten et al. (2011) však naopak zaznamenali pokles fytoplanktonu ze subpolárních oblastí směrem k tropům Jižní Ameriky. Ve srovnání jezer s obdobnou koncentrací živin ze subtropických a mírných oblastí se vyšší hodnoty objemů buněk fytoplanktonu objevily v subtropech než v jezerech mírného podnebí. V subtropických oblastech měly sinice a Dinophyceae signifikantně vyšší relativní objem buňky, zatímco Chlorophyceae, Cryptophyceae, Euglenophyceae, Zygnematophyceae, Chrysophyceae a Xantophyceae vykazovali vyšší relativní objem buňky v jezerech mírného pásu (Meerhoff et al., 2012).

2.3 Vliv klimatu na velikost těla

Snížení velikosti těla vodních organismů, společně se změnou fenologie a distribuce, se zdá být jednou z jasných reakcí na oteplování životního prostředí (Gardner et al., 2011).

Průměrná tělesná velikost ryb má tendenci klesat s rostoucí teplotou. Zároveň stoupá druhová bohatost, abundance, využití biomasy a trofická rozmanitost (např. Meerhoff et al., 2007a, Teixeira-de Mello et al., 2009). Podobný trend byl pozorován i v brakických mělkých jezerech, ačkoli rozdíly nebyly statisticky významné, pravděpodobně kvůli vlivu salinity na teplotu (Brucet et al., 2010).

Ukázalo se, že průměrná velikost těla perlooček klesá směrem k nižším zeměpisným šířkám (Gillooly a Dodson, 2000), a to především díky rozdílům ve velikosti těla jednotlivých druhů tří velkých a dominantních pelagických rodů (*Daphnia*, *Ceriodaphnia*

a *Diaphanosoma*), kdy větší rody ubývají a nahrazují je rody menší. I přes velké rozdíly v biomase perloočky neměnily velikost těla spolu s klimatickými oblastmi (různé zeměpisné délky) v Evropě (Gyllström et al., 2005), i když velké hrotnatky *Daphnia* spp. byly vzácné v teplejších jezerech. V subtropických jezerech bylo prokázáno nižší zastoupení velkých rodů perlooček, které však byly běžné v jezerech mírného pásma (Meerhoff et al., 2007b).

2.4 Vliv klimatu na sezónní dynamiku planktonu

Sezónní dynamika jezerního společenstva planktonu byla částečně zachycena v PEG modelu, který byl zveřejněn v jedné z nejvíce citovaných prací v ekologii planktonu (Sommer et al., 1986, Sommer et al., 2012). PEG model se zaměřuje zejména na fyzikální a biologické řídicí faktory a popisuje sezónní posloupnost vývoje fytoplanktonu a zooplanktonu ve 24 po sobě jdoucích krocích. PEG model zahrnuje především hluboká stratifikovaná jezera. Závisí na předpokladu, že planktonní dynamika v průběhu zimy a jara je řízena abiotickými faktory (světlo, živiny), zatímco později během sezóny je více ovlivněna biotickými interakcemi (konkurence o zdroje, herbivorie, rybí predace). Tento slovní model popisuje, jak základní schéma v planktonní sezónnosti závisí na trofickém stavu. Ve více eutrofních podmínkách sezónní vývoj biomasy fytoplanktonu odpovídá bimodálnímu nebo dokonce trimodálnímu schématu s výraznou jarní fází čiré vody a větším letním květem s méně snadno konzumovatelnými řasami nebo sinicemi. Nicméně v oligotrofních podmínkách, a to jak u fytoplanktonu tak i zooplanktonu, je unimodální model s typickým jarním maximem fytoplanktonu, odráží sníženou dostupnost živin a zvýšený vyžírání tlak na fytoplanktonu v létě. Od toho odráží to nenavazuje, ale nemůžu přijít na vhodnou úpravu ...

Obecně se očekává, že oteplování nad zemí bude vyšší než celkové roční oteplování kvůli menší tepelné setrvačnosti a menší dostupnosti vody pro ochlazování při odpařování na zemi. Oteplování klimatu tak pravděpodobně ovlivní více vnitrozemské vody než oceány (Christensen et al., 2007).

Teplotní stratifikace byla dlouho uznávaná jako hlavní proměnná v řízení posloupnosti planktonu v hlubokých jezerech (Sommer, 1985). Poslední dobou přibývá důkazů, že teplejší podnebí bude mít vliv na dřívější, silnější a delší stratifikaci (DeStasio et al., 1996, Peeters et al., 2002). To by mohlo vést u některých hlubokých jezer ke změnám z dimiktického na monomiktické jezero a z monomiktického na oligomiktické

(Gerten a Adrian, 2002). V mělkých vodách vyšší teploty a zvýšení solárního vstupu můžou vést k silnější (mikro)stratifikaci, posílení stability vodního sloupce a odolnosti proti úplnému promíchání. V teplých mělkých vodách mohou dokonce i malé rozdíly v teplotě vody mezi horní a spodní vrstvou vody vést ve vodním sloupci ke stále stabilní stratifikaci (Huszar a Reynolds, 1997).

Prodloužená období sněhové pokrývky a zakrytí ledem silně zbrzdí fotosyntézu, čímž dojde k dominanci mixotrofních druhů, které jsou schopny aktivně přežít chladné a temné období roku, jako například *Dinobryon*, *Chrysochromulina* nebo *Ochromonas* (Laybourn Parry a Marshall, 2003).

V mělkých jezerech je počáteční maximum drobných druhů řas brzy nahrazeno velkými penátními rozsivkami, jako *Asterionella*, v létě zelenými řasami nebo sinicemi (Sommer et al., 1986). Silný vyžírací tlak zooplanktonu může výrazně snížit biomasu fytoplanktonu (fáze čiré vody). Stejně jako fytoplankton, tak i zooplankton má charakteristické sezónní cykly, které jsou silně spojené se sezónností teploty (arktické a mírné oblasti), hydrologií (tropické oblasti), dostupností živin a predčním tlakem. Rozdíly v těchto faktorech mohou změnit populační výkyvy u těchto organismů. S oteplováním klimatu lze u zooplanktonu očekávat změny ve fenologii, v parametrech životních cyklů a zvýšení počtu generací za rok (Drake, 2005).

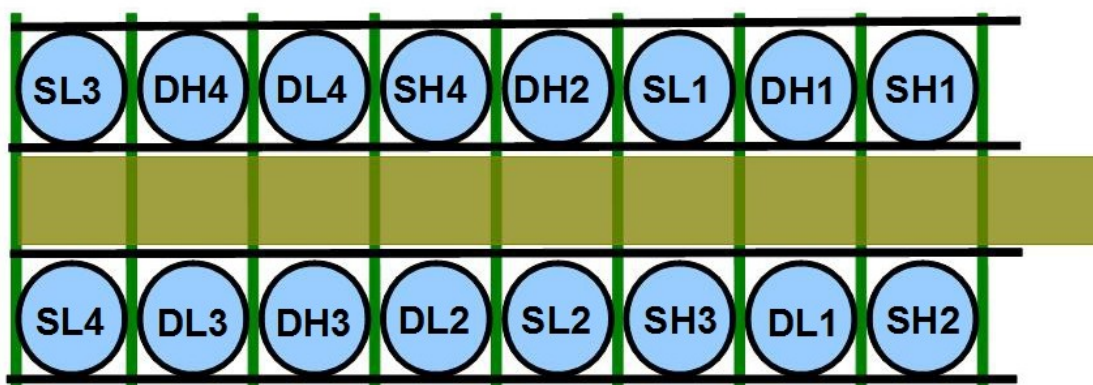
Ze srovnání dynamiky planktonu v různých klimatických podmínkách vyplývá, že důsledky na planktonní dynamiku jsou do značné míry specifické systému a závisí na vlastnostech, jako jsou topologie potravní sítě nebo trofický stav jezera (De Senerpont Domis et al., 2013). Do značné míry závisí na trofickém stavu systému se dvěma vrcholy biomasy na jaře a v létě v eutrofních systémech, a jedním větším vrcholem biomasy v oligotrofních systémech. S očekávaným nárůstem vnějšího zatížení (srážky) a vnitřního zatížení (oteplování) živinami, je patrný posun ze dvou vrcholů biomasy na jeden vrchol biomasy a vyšší populace planktonožravých ryb (De Senerpont Domis et al., 2013). Ve středomořských jezerech velikost těla vykazovala unimodální model s dominancí vířníků, zatímco studená dánská jezera ukázala bimodální rozložení s dominancí perlooček a klanonožců v druhém vrchole (Brucet et al., 2010).

3. Metodika

Pokus byl součástí 7. rámcového programu EU (projekt REFRESH: Adaptive strategies to mitigate the impacts of climate change on European freshwater ecosystems, No. 244121), který řešil vliv změn výšky vodního sloupce a různé koncentrace živin na trofickou strukturu, funkci a metabolismus ekosystému. Projekt byl zaměřen na studium společenstev volné vody, rostlin, nárostů a dna spolu s dynamikou živin. Stejný experiment probíhal v roce 2011 na severojižním gradientu ve Švédsku, Estonsku, Německu, České republice, Řecku a Turecku. Metodika byla podrobně diskutována s ročním předstihem. Z výsledků diskuzí vznikl experimentální protokol a metodika pokusu je spolu s jeho pozadím zevrubně popsána v připravovaném článku (Landkildehus et al., in prep.).

3.1 Založení pokusu

Experiment byl založen v květnu 2011 a probíhal až do října 2011 ve Vodňanech na malém rybníku, který vlastní Fakulta rybářství a ochrany vod (49°9'13.881"N, 14°10'10.594"E). Jeho délka je cca 56 m a šířka 17 m. Orientace lávky na rybníku je jihozápadním směrem, z čehož vyplývá, že polovina tanků byla na severozápadní straně (pravá strana na obr. 1) a druhá polovina na jihovýchodní straně (levá strana na obr. 1) K experimentu bylo použito 16 mesokosmů, vyrobených ze sklolaminátu o šířce stěn 4 mm. Sklolaminát byl zvolen, protože je lehký, silný a zabraňuje difuzi O₂ a CO₂, což mimo jiné umožňuje provést bilance kyslíku a uhlíku. Mesokosmy byly umístěny na konstrukci sestavené z lešenářských trubek, která byla zakotvena na dně nádrže. Z jedné strany byla konstrukce spojena s břehem lávkou, která usnadňovala snadný přístup k mesokosmům. (obr. 1). Asi 10 cm pod okrajem každého mesokosmu byla na 4 protilehlých místech upevněna kovová oka, jimiž bylo protaženo silné lano obepínající po obvodu celý mesokosmos. K obvodovému lanu byly přivázány silné provazy, které kotvily mesokosmos na konstrukci. Horní okraj mesokosmů byl umístěn asi 20 cm nad vodní hladinou. Mesokosmy představující různé varianty, kdy D označuje hluboké mesokosmy, S mělké mesokosmy, L oligotrofní mesokosmy a H eutrofní mesokosmy. Mesokosmy byly na konstrukci náhodně rozmístěny (Obr. 1).



Obr. 1: Rozmístění mesokosmů na lávce. Kódování variant: DH = hluboký eutrofní, DL = hluboký oligotrofní, SH = mělký eutrofní, SL = mělký oligotrofní mesokosmos.

3.1.1 Příprava sedimentu

Po ukotvení do konstrukce bylo do mesokosmů přidáno 10 cm sedimentu, sestávající ze směs říčního písku a rybničního sedimentu v poměru 10:1. Rybniční sediment byl předchozí podzim odebrán z vypuštěného Munického rybníka (49°2'51.216"N, 14°25'17.427"E).

Z Munického rybníka bylo odebráno cca 270 l zvodnělého povrchového sedimentu. Sediment byl následně přecezen přes síto s oky o rozměru 2 mm do kádě, kde byl rozmíchán s vodovodní vodou do celkového objemu cca 400 l (tj. bylo přidáno cca 130 l vody). Směs byla ponechána sedimentaci. Voda nad sedimentem byla posléze opatrně promíchána, aby se zbytečně nezvířily částice sedimentu a byly odebrány vzorky vody pro chemické analýzy a vzorky, ze kterých se určovaly přítomné druhy zooplanktonu a fytoplanktonu. Po odběru vzorků byla voda nad sedimentem odpuštěna a sediment byl důkladně promíchán do pastovité konzistence. Objem rozmíchaného sedimentu byl cca 200 l. Dále byl odebrán vzorek sedimentu na analýzu, která byla provedena v laboratořích Hydrobiologického ústavu Biologického centra AV ČR (sušina, ztráta žíháním, Fe, Al, P, C, N, S; frakcionace P, Fe, Al; sorpční izoterma P v oxii; velikostní distribuce částic). Za stálého míchání byl sediment rozdělen na dvě stejné části do 2 kádí (výška bahna 1,15 dm). V kádě s budoucím oligotrofním sedimentem byla koncentrace rozpuštěného reaktivního fosforu (RRP) nastavena na 20 µg/l. Druhá kád' s budoucím eutrofním sedimentem byla přidavkem NaH₂PO₄·2H₂O navýšena na koncentraci RRP 200 µg/l. Sediment v obou kádích byl rozmíchán s vodovodní vodou do celkového objemu 490 l a poté ponechán sedimentovat. V intervalech dvou týdnů byl vždy odebrán vzorek vody na analýzu, odpuštěna voda nad

sedimentem, sediment promíchán a doplněn vodovodní vodou. V případě nutnosti byl přidán $\text{NaH}_2\text{PO}_4 \cdot 2\text{H}_2\text{O}$ tak, aby koncentrace RRP odpovídala hodnotám pro danou kád'. Potom, co se hodnoty fosforu ustálily na cílové koncentraci, byl sediment na jaře 2011 přidán do mesokosmů.

3.1.2 Míchání vody

Po přidání sedimentu byly mesokosmy naplněny směsí rybniční a vodovodní vody, filtrované přes 100 μm síťovinu. Rybniční voda obsahovala větší množství fosforu než bylo pro pokus žádoucí, byla tedy naředěna vodovodní vodou. Aby nedocházelo ke stratifikaci vodního sloupce, byl každý mesokosmos opatřen vlastním podvodním čerpadlem o maximální hltnosti 300 l/hod (Eheim 1046, Německo). Čerpadla byla umístěna pod vodou vně mesokosmu. Nasávací hadička o průměru 13 mm byla umístěna vprostřed mesokosmu nade dnem a opatřena ochranným sítkem (houbou), aby nenasávala větší částice a organismy. Voda byla do mesokosmů vrácena hadičkou o průměru 11 mm umístěnou na okraji mesokosmu v hloubce asi 10 cm. Čerpadla tak zajišťovala stálé proudění vody. Do poloviny mesokosmů byla voda doplněna na hloubku vodního sloupce 0,9 m (S) a do druhé poloviny na 1,9 m (D). Počáteční koncentrace celkového fosforu byla nastavena na 20 $\mu\text{g/l}$ (L), respektive 200 $\mu\text{g/l}$ (H), a udržována pravidelnými měsíčními přídávky fosforu.

3.1.3 Inokulace mesokosmů

Všechny mesokosmy byly inokulovány rybničním planktonem, který byl odebrán z pěti rybníků v okolí Českých Budějovic a Vodňan (bezejmenný rybník v Branišovském lese - 48°58'50.338"N, 14°25'10.425"E; Prostřední litvínovický rybník - 48°57'41.036"N, 14°26'36.018"E; rybník na kterém probíhal pokus - 49°9'13.830"N, 14°10'10.694"E; Třebínský rybník - 48°57'57.592"N, 14°23'0.941"E, Novohaklovský rybník - 48°59'27.651"N, 14°24'14.433"E). Z každého rybníka byl plankton odebrán pěti šikmými tahy planktonní sítí s průměrem vstupního otvoru 20 cm a velikostí ok 40 μm . Nalovený zooplankton ze všech pěti rybníků byl přelit do velké kádě a smíchán dohromady. Po důkladném promíchání byl jeden litr směsného vzorku zooplanktonu přidán do každého mesokosmu.

Vrcholového predátora zooplanktonu v mesokosmech představovala koljuška tříostná (*Gasterosteus aculeatus*). Koljušky byly objednány od firmy Petra-Aqua s.r.o. Do

každého mesokosmu bylo dále vysazeno 6 koljušek různého pohlaví o průměrné délce 41,5 mm a průměrné hmotnosti 1,194 g. Ryby se tak mohly během pokusu rozmnožovat. Před a po pokusu byla změřena délka a hmotnost ryb, po skončení pokusu se navíc zjišťovalo množství ryb. Rozvoj vegetace byl podpořen introdukcí stolítku (*Myriophyllum spicatum*). Stolítek byl odebrán v Šidlovském rybníku u Plzně (49°47'6.347"N, 13°22'39.338"E). Do každého mesokosmu bylo přidáno osm 5 - 10 cm dlouhých vrcholových výhonků rostliny. Přednostně byly vybírány prýty s kořínky. Výhonky byly upevněny asi 5 g závažím.

3.1.4 Nastavení pokusu

Pro nastolení a udržení koncentrace se do všech mesokosmů nadávkovalo množství fosforu a dusíku odpovídající hodnotám v tab 1. Poměr fosforu a dusíku byl 1:20. Zásobní roztok se skládal z $\text{Na}_2\text{HPO}_4 \cdot 12\text{H}_2\text{O}$ a $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2 \cdot 4\text{H}_2\text{O}$. Živiny byly přidávány hned po inokulaci planktonem a následně každý měsíc (tabulka 1). Dávkovací hladiny byly stanoveny na základě předchozích experimentů (Gonzales Sagrario et al., 2005, Jeppesen et al., 2007). U přídavek živin se musel brát v úvahu přísun srážek, kdy během velkého přísunu srážek mohlo být naředěno potřebné množství živin v mesokosmech.

Tab. 1: Přídatky živin do mesokosmů. Živiny byly přidávány každý měsíc 13. května, 14. června, 12. července, 9. srpna, 6. září a 4. října. Kódování variant: DH = hluboký eutrofní, DL = hluboký oligotrofní, SH = mělký eutrofní, SL = mělký oligotrofní mesokosmos.

mesokosmos	Přídavek P (mg P)		Přídavek N (mg N)	
	počátek	měsíčně	počátek	měsíčně
SL	0	5,1	0	102
SH	179	81,6	1575	1632
DL	0	10,8	0	216
DH	376	172	3225	3440

3.2. Odběry vzorků a analýzy

Odběry vzorků byly prováděny každé dva týdny. Odběry byly rozděleny na tzv. malý odběr, kdy se odebíraly vzorky zooplanktonu, fytoplanktonu, chlorofylu a chemické analýzy vody. Vodivost, teplota, koncentrace rozpuštěného kyslíku a pH byly měřeny *in situ* ve středu mesokosmu pomocí multiparametrické sondy WTW 340i (WTW, Německo) před samotným vzorkováním vody. Propustnost světla se měřila každý měsíc ve stejný čas uprostřed mesokosmu pomocí sondy LI-250 (LI-COR, Lincoln, USA) opatřené sférickým senzorem LI 193 SA (LI-COR, Lincoln, USA). Přebytečná voda z odběru se vždy vracela zpět do mesokosmů. Velký odběr byl prováděn jednou měsíčně a trval 24 hodin, během kterých se navíc každé 2 hodiny měřily hodnoty pH, teploty, vodivosti a koncentrace rozpuštěného kyslíku v mesokosmech.

3.2.1 Odběr fytoplanktonu a zooplanktonu

Odběry vzorků zooplanktonu byly zahájeny 7 dní po přidání ryb a makrofyt. Vzorky se odebíraly z celého vodního sloupce trubkovým odběrákem (průměr 7 cm). Odebíralo se 10, 30 a 60 cm od stěny mesokosmu. Zooplankton byl odebírán z 5 l vody přefiltrované přes sítko o velikosti ok 20 μm . Vzorek z každého mesokosmu byl převeden do 50 ml lahvíček a zakonzervován přídatkem 2,5 ml Lugolova roztoku. Fytoplankton byl odebírán do skleněné 50 ml láhve a zakonzervován 0,5 ml Lugolova roztoku.

3.2.2 Odběry pro chemické analýzy

Pro chemické stanovení celkového fosforu a dusíku byl odebrán vzorek 1,5 l který byl udržován v temnu a chladu až do přenosu do laboratoře. Vzorky byly následně analyzovány v laboratořích Hydrobiologického ústavu Biologického centra AV ČR, kde byly stanoveny hodnoty celkového fosforu, RRP, celkového dusíku, amoniaku, dusičnanů a dusitanů.

3.2.3 Makrofyta

Každý měsíc bylo vizuálně odhadnuto procento pokrytí makrofyt a jejich průměrná výška (Plant volume inhabited – PVI). Stanovení PVI získáme pomocí rovnice $PVI \% \text{ pokrytí} \times \text{průměrná výška} / \text{hloubka vody}$ (Canfield et al., 1984). Procenta pokrytí se klasifikovala takto: 0: žádné rostliny, 1: 0-5 % pokrytí, 2: 5-25 % pokrytí, 3: 25 až 50 % pokrytí, 4: 25-75 % pokrytí, 5: 75 až 95 % pokrytí a 6: 95 až 100 % pokrytí. Na konci pokusu byla makrofyta odřezána těsně u povrchu sedimentu a následně zvážena jejich mokrá a suchá hmotnost (sušení probíhalo při 60 °C po dobu 24 hodin).

3.3 Analýza zooplanktonu

Byly analyzovány dva typy zooplanktonních vzorků – měsíční a směsné. Směsné vzorky vznikly pečlivým smícháním dílčích vzorků (25% původního objemu vzorku) od každého z měsíčních vzorků. Identifikace zooplanktonu (vířníků, perlooček a klanonožců) byla prováděna na úrovni druhů (pokud to bylo možné). Kopepoditová stadia buchaneč a vznášivek byla určována zvlášť. Nauplia vznášivek a buchaneč byla určována dohromady z důvodů složitějšího rozlišení. Dospělí samci buchaneč a vznášivek nebyli určováni do druhů kvůli obtížné determinaci.

Zooplanktonní vzorky byly počítány a proměřovány pod mikroskopem Lambda DN 45 (Lambda Praha, Česká republika). Kvůli malému množství jedinců musel být měřen celý vzorek hlavně u perlooček a kopepoditů. V případě velkého množství jedinců (hlavně u vířníků) se počítalo pomocí tzv. podvzorků minimálně do počtu 100 jedinců. Podvzorky se poté převáděly na množství jedinců vztažených na litr vody. Během počítání jedinců se také vždy u 30 z každého druhu změřila jejich délka těla potřebná k počítání biomasy. Suchá hmotnost biomasy se získala z alometrického vztahu hmotnosti a délky. Pro každý druh byla použita specifická rovnice. Pokud se vyskytl druh pro který rovnice neexistovala použila se rovnice pro druh, který měl odpovídající rozsah velikosti (Dumont et al., 1975, Bottrell et al., 1976, Rosen, 1981, McCauley, 1984, Culver et al., 1985, Berne, 1991, Michaloudi, 2005). Poměry uhlíkové biomasy fytoplanktonu ku celkovému zooplanktonu, perloočkám, klanonožcům a vířníkům byly počítány podle Reynolds (2006) a Andersen a Hessen (1991).

3.3.1 Statistické zpracování dat

Statistická hodnocení byla provedena v programu STATISTICA 6.0 (StatSoft, USA). Pro porovnání zastoupení jednotlivých druhů v mesokosmech s rozdílnými koncentracemi živin a rozdílnou hloubkou byla použita faktoriální ANOVA pro směsné vzorky a ANOVA s opakováním pro měsíční vzorky. Kvůli normalitě dat byla data transformována logaritmováním $\log(x+1)$ nebo arcsinovou transformací. Hladina významnosti testu byla stanovena na $p = 0,05$. Grafy byly vytvořeny v programu SigmaPlot 11.0 (Systat Software, USA).

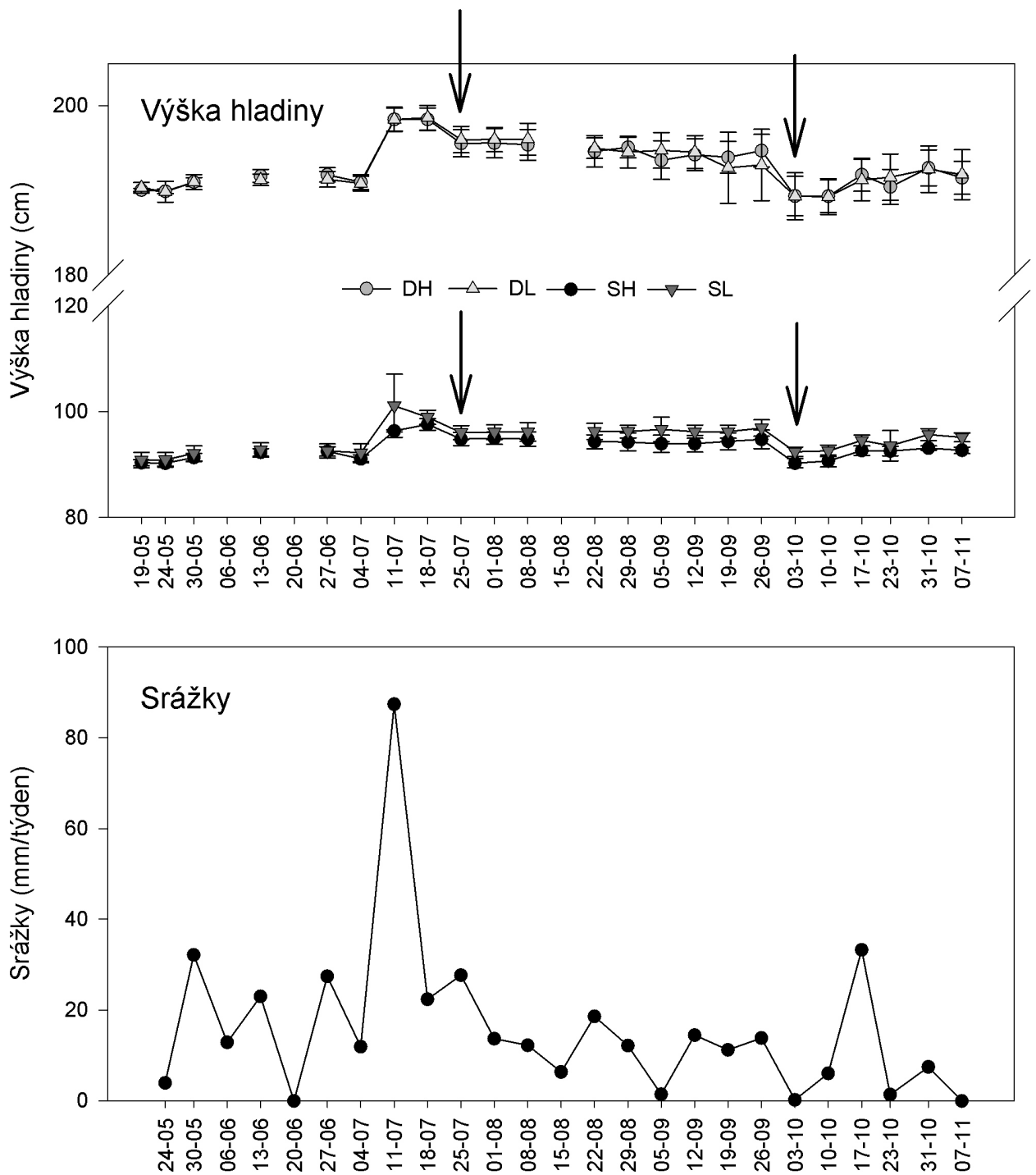
4. Výsledky

4.1 Základní charakteristiky jednotlivých variant

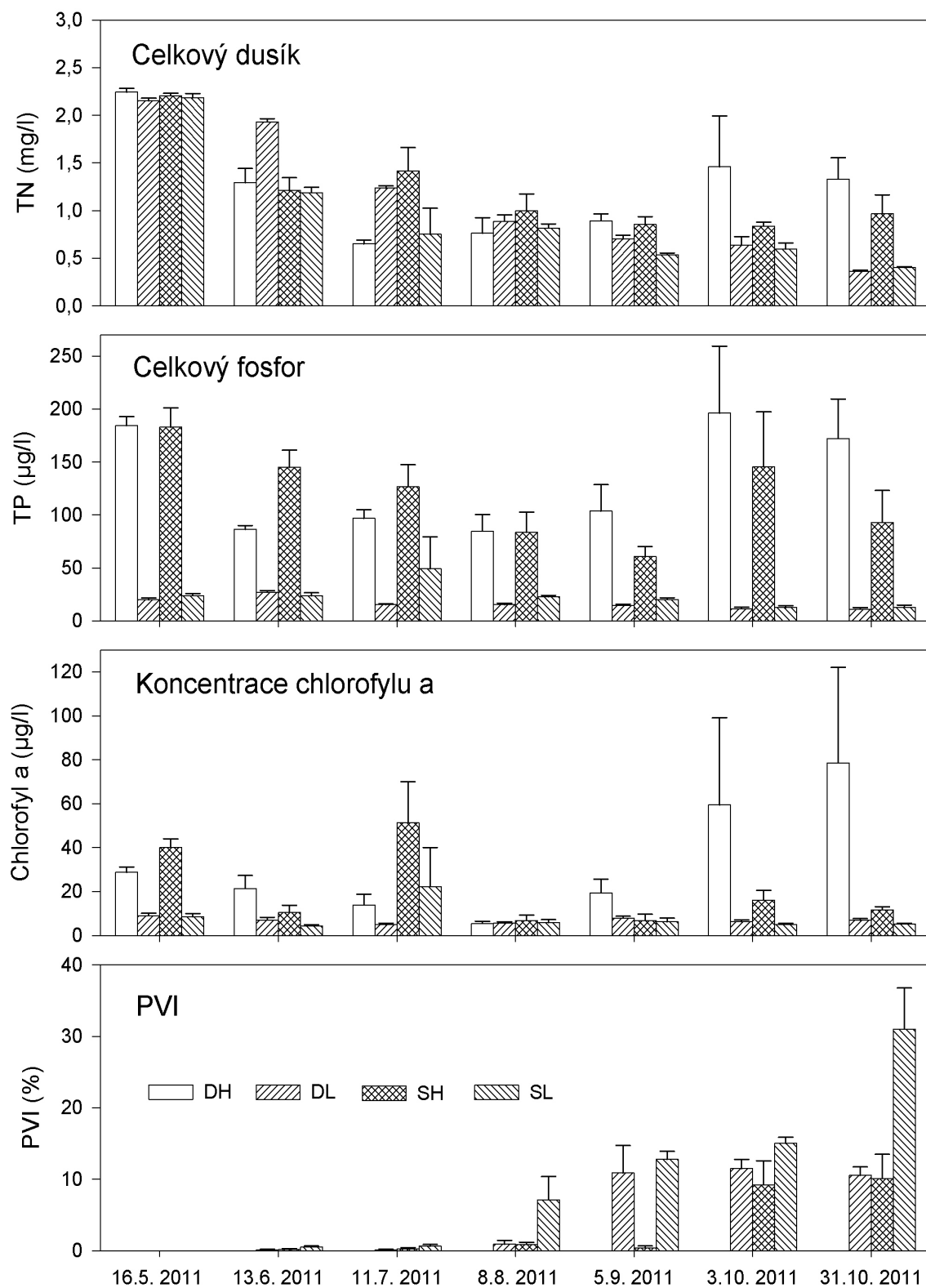
Jednou ze základních variant tohoto pokusu byla hloubka. Na počátku pokusu byly nastaveny výšky hladiny na 190 cm pro hluboké a 90 cm pro mělké mesokosmy. Celou sezónu byla výška vodního sloupce v jednotlivých mesokosmech na přibližně stejné hodnotě odpovídající počátku (obr. 2). K významnému výkyvu došlo v červenci, kdy extrémní srážky zvýšily hladinu průměrně o 7,6 cm za týden. Srážky zaznamenané v týdnu od 4.7. do 11.7. 2011 dosáhly 87,4 mm, což představuje 22% z celkového srážkového úhrnu, který za květen – listopad 2011 činil 401,3 mm. Z bezpečnostních důvodů byla 2x během sezóny snížena hladina o 50 l (obr. 2).

Druhou základní variantou pokusu byly živiny. Celkový dusík (TN) v sestonu během sezóny ubýval kromě výjimek v mělkých eutrofních mesokosmech (SH), kde se ustálil na hodnotě kolem 1 mg/l, a hlubokých eutrofních (DH), kde se jeho množství postupně zvyšovalo. Koncentrace celkového fosforu (TP) se podařilo celou sezónu udržet tak, aby byl znatelný rozdíl mezi eutrofními a oligotrofními variantami (obr. 3).

Různá dostupnost světla (hloubka) a živin určovala výskyt primárních producentů – fytoplanktonu a makrofyt. Biomasa fytoplanktonu byla odhadována na základě koncentrace chlorofylu-a. Obecně byly nízké koncentrace chlorofylu-a uprostřed sezóny ve všech mesokosmech, vysoké koncentrace chlorofylu-a byly v hlubokých eutrofních mesokosmech (DH). Vyšší koncentrace chlorofylu-a byla v eutrofních mesokosmech ($F = 12,813$, $p = < 0,01$). U mesokosmů SL2, SH2, a SH3 došlo 11.7.2011 vlivem nadměrných srážek k částečnému přeplavení rybníční vodou. Během sezóny se zvýšily pokryvnosti vodních rostlin v mesokosmech SH, SL, DL. Makrofyta se vůbec nevyskytovala v hlubokých eutrofních mesokosmech (DH), což koreluje s vysokou koncentrací chlorofylu-a v tomto mesokosmu (Obr. 3). Makrofyta se vyskytovala převážně v mělkých ($F = 54,681$, $p = < 0,001$) a oligotrofních mesokosmech ($F = 78,086$, $p = < 0,001$).



Obr. 2: Výška hladin a množství srážek v průběhu sezóny od května do listopadu 2011. Kódování variant: DH = hluboký eutrofní, DL = hluboký oligotrofní, SH = mělký eutrofní, SL = mělký oligotrofní mesokosmos. Šipky u horního obrázku označují umělé snížení hladiny.



Obr. 3: Celkové množství fosforu, dusíku, koncentrace chlorofylu-a a PVI v průběhu pokusné sezóny. PVI představuje procento objemu vody vyplněné makrofyty. Data prezentují průměr ± SE. Kódování variant: DH = hluboký eutrofní, DL = hluboký oligotrofní, SH = mělký eutrofní, SL = mělký oligotrofní mesokosmos.

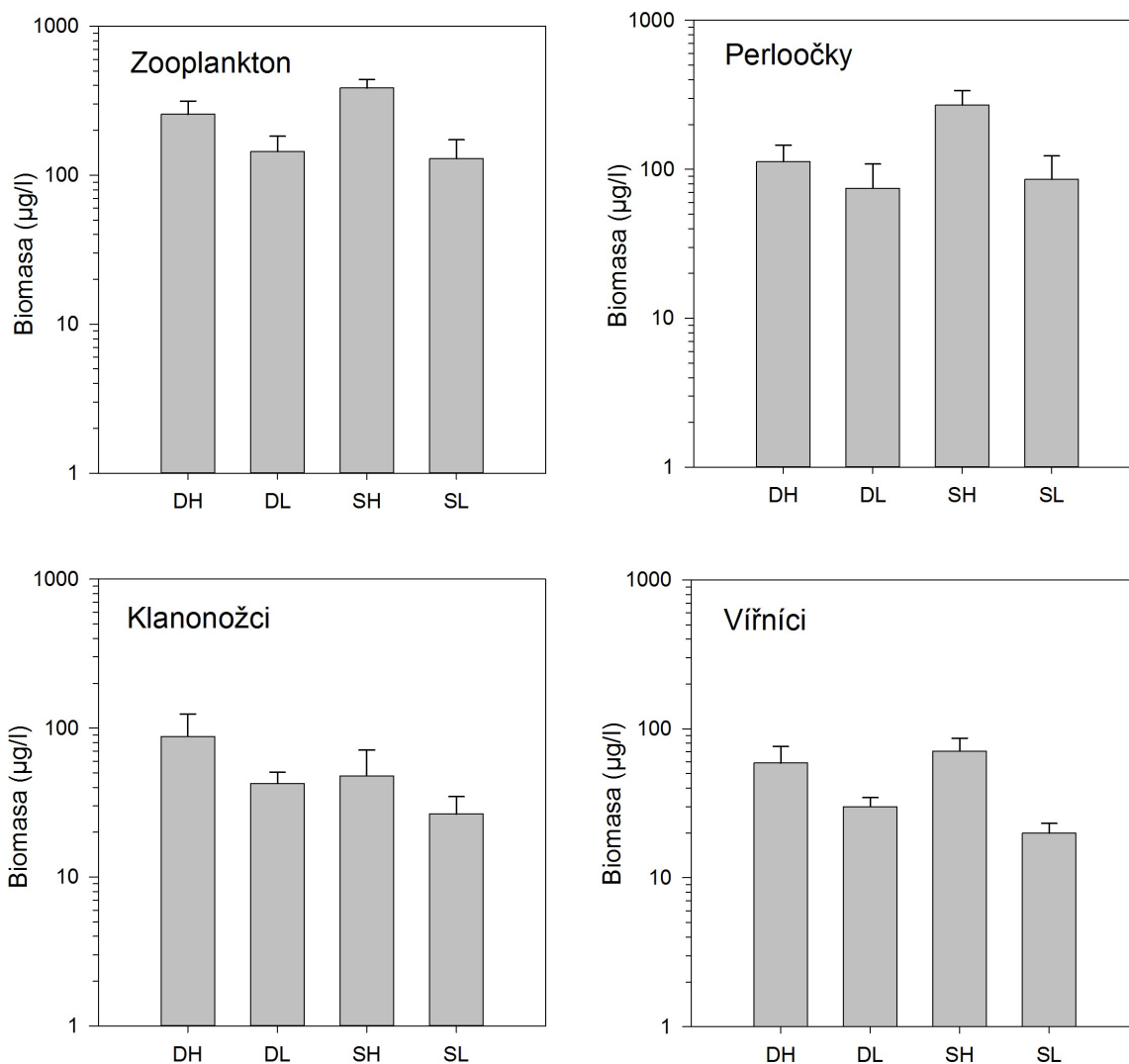
4.2 Zooplankton

4.2.1 Směsné vzorky

Směsné vzorky zooplanktonu (vzniklé smícháním dílčích vzorků, viz metodika) ukázaly rozdíly mezi jednotlivými variantami bez ohledu na faktor času. Celková biomasa zooplanktonu byla vyšší v eutrofních mesokosmech ($F = 13,009$, $p = < 0,01$), stejně tak i biomasa perlooček ($F = 21,542$, $p = < 0,001$) a vířníků ($F = 5,245$, $p = < 0,05$). Biomasa klanonožců se nelišila mezi jednotlivými zásahy (obr. 4).

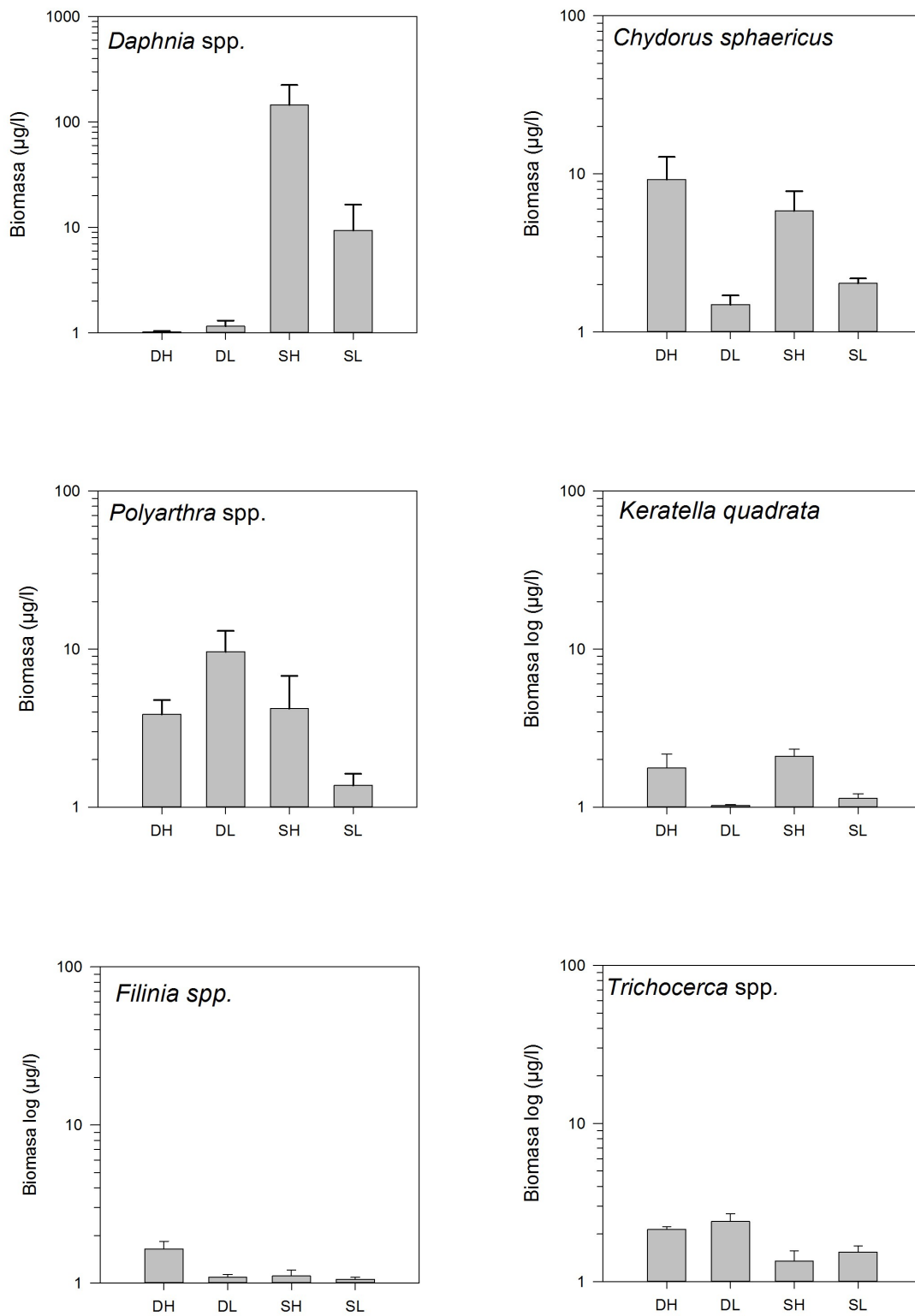
Největší biomasa perlooček rodu *Daphnia* byla v mělkých eutrofních mesokosmech (obr. 5). V hlubokých mesokosmech (DH i DL) se velké perloočky téměř nevyskytovaly (obr. 5). Průkazná vyšla závislost výskytu rodu *Daphnia* na mělkých ($F = 35,678$, $p = < 0,001$) a eutrofních mesokosmech (SH) ($F = 9,966$, $p = < 0,01$). Naopak u vířníka *Filinia longiseta* vyšla statisticky průkazná závislost na hlubokých ($F = 6,047$, $p = < 0,05$) a eutrofních mesokosmech ($F = 6,928$, $p = 0,022$). Vířníci rodu *Polyarthra* a *Trichocerca* preferovali hluboké mesokosmy (DH i DL) (*Polyarthra* spp. $F = 8,932$, $p = < 0,05$; *Trichocerca* spp. $F = 16,846$, $p = < 0,001$; obr. 5). Čočkoveci rodu *Chydorus* a vířníci *Keratella* se více vyskytovali v eutrofních mesokosmech (DH i SH) (*Chydorus sphaericus* $F = 23,357$, $p = < 0,001$; *Keratella quadrata* $F = 13,461$, $p = < 0,01$; obr. 5).

Pomocí přepočtu hmotnostní biomasy na uhlíkovou biomasu jsme byli schopni porovnat poměry vířníků, perlooček klanonožců a celkového zooplanktonu ku fytoplanktonu (obr. 6). Interpretace vzájemných poměrů je jednoduchá: blíží-li se hodnota k jedné, převládá první činitel, u hodnot blízkých nule dominuje druhý činitel, v našem případě fytoplankton. Výsledné hodnoty poměrů uhlíkové biomasy byly obecně vyšší u perlooček než u vířníků a klanonožců. Poměr celkový zooplankton:fytoplankton nikdy nepřesáhl z žádné z variant hodnotu 0,5 (obr. 6).

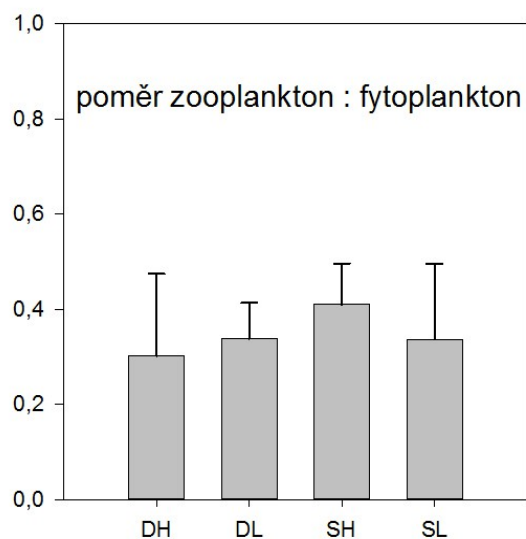
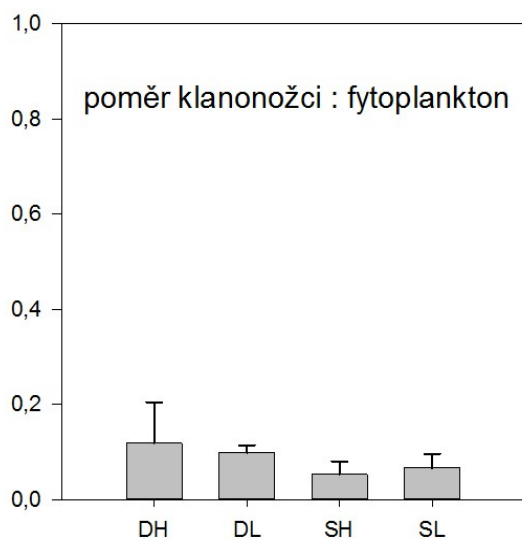
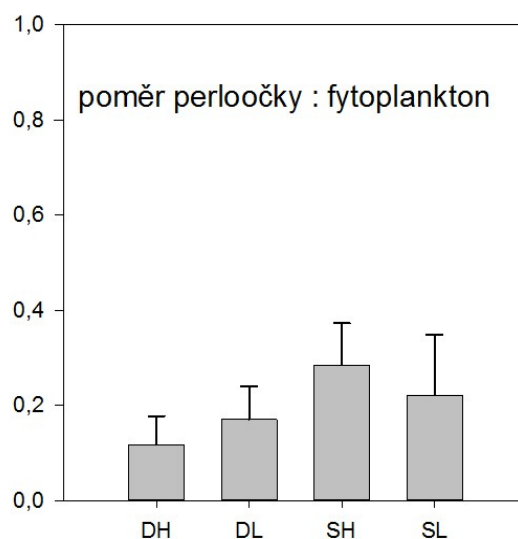
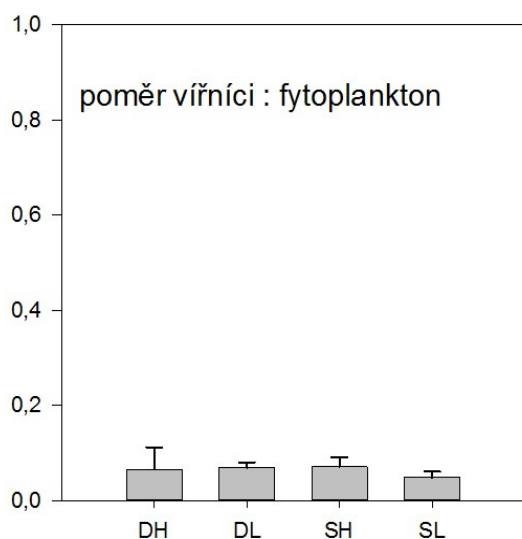


Obr. 4: Množství biomasy vířníků, perlooček, klanonožců a celkového zooplanktonu v závislosti na jednotlivých variantách (data jsou logaritmovaná a prezentují průměr \pm SE). V biomase klanonožců jsou započítána všechna vývojová stadia včetně nauplií. Kódování variant: DH = hluboký eutrofní, DL = hluboký oligotrofní, SH = mělký eutrofní, SL = mělký oligotrofní mesokosmos.

Během experimentu bylo zaznamenáno 57 druhů vířníků, 25 druhů perlooček a tři druhy klanonožců. V mělkých mesokosmech došlo ke zvýšení diverzity a zvýšení nerovnoměrnosti společenstva perlooček (tab. 2). U směsných vzorků jsme pro vybrané druhy statisticky vyhodnotili vliv živin, hloubky a jejich interakci na biomasu a velikost těla (tab. 2 a 3). U celkového zooplanktonu, perlooček, klanonožců a vířníků jsme dále vyhodnotili druhovou bohatost vyjádřenou jako prostý počet druhů, Shannon-Wienerův index diverzity a nerovnoměrnost (tab. 2 a 3).



Obr. 5: Množství biomasy vybraných druhů zooplanktonu v závislosti na jednotlivých zásazích (data jsou logaritmovaná a prezentují průměr ± SE). Kódování variant: DH = hluboký eutrofní, DL = hluboký oligotrofní, SH = mělký eutrofní, SL = mělký oligotrofní mesokosmos.



Obr. 6: Poměry vířníků, perlooček, klanonožců a celkového zooplanktonu ku fytoplanktonu (data prezentují průměr \pm SE). Kódování variant: DH = hluboký eutrofní, DL = hluboký oligotrofní, SH = mělký eutrofní, SL = mělký oligotrofní mesokosmos.

Tab. 2: Výsledky faktoriální ANOVy vlivu koncentrace živin, hloubky a jejich vzájemné interakce na biomasu (B) a velikost těla (ML) zooplanktonu. Pro celkový zooplankton a perloočky byla navíc vyhodnocena druhová bohatost (R), Shannon-Wienerův index diverzity (SW) a nerovnoměrnost (E). V případě signifikantního výsledku značí L preferenci k oligotrofním, H k eutrofním, D k hlubokým a S k mělkým mesokosmům.

		Živiny (N)			Hloubka (D)			N x D				
		MS	F	p	MS	F	p	MS	F	p		
PVI		1,793	78,0	<0,001	L	1,255	54,682	<0,001	S	0,249	10	0,006
Chlorofyl-a		0,807	12,8	0,004	H	0,046	0,735	0,408		0,062	0,978	0,342
Celkový zoopl.	B	227794	13,0	0,004	H	13558	0,774	0,394		51223	2,9	0,113
	ML	0,003	0,336	0,573		0,001	0,169	0,689		0,009	1,074	0,321
	R	16,000	1,267	0,282		4,000	0,317	0,584		272	21,5	0,001
	SW	0,006	1,035	0,329		0,008	1,421	0,256		0,001	0,102	0,755
	E	0,003	2,499	0,140		0,004	3,429	0,089		0,000	0,139	0,715
perloočky	B	2,973	21,5	<0,001	H	0,206	1,492	0,245		0,305	2,211	0,163
	ML	0,021	2,234	0,161		0,095	9,979	0,008	S	0,001	0,084	0,778
	R	1,563	0,466	0,508		10,5	3,149	0,101		0,562	0,168	0,689
	SW	0,000	0,009	0,924		0,074	8,657	0,012	S	0,025	2,894	0,115
	E	0,000	0,000	0,984		0,029	7,868	0,016	S	0,011	2,986	0,110
<i>Alona</i> spp.	B	0,006	0,642	0,439		0,018	1,752	0,210		0,001	0,103	0,754
	ML	0,044	2,810	0,128		0,022	1,380	0,270		0,022	1,433	0,262
<i>B. longirostris</i>	B	1,613	4,485	0,056		0,621	1,726	0,213		0,032	0,090	0,769
	ML	0,020	23,6	<0,001	S	0,004	4,264	0,061		0,003	3,421	0,089
<i>Daphnia</i> spp.	B	2,016	9,966	0,008	H	7,217	35,6	<0,001	S	2,274	11,2	0,006
	ML	0,010	0,446	0,529		0,092	4,230	0,085		0,034	1,587	0,255
<i>C. sphaericus</i>	B	1,350	23,3	<0,001	H	0,001	0,009	0,926		0,131	2,259	0,159
	ML	0,001	0,869	0,371		0,000	0,223	0,646		0,000	0,000	1,000
klanonožci	B	4880	2,319	0,154		3570	1,697	0,217		591	0,281	0,606
	ML	0,031	3,913	0,071		0,014	1,840	0,200		0,030	3,826	0,074
nauplia	B	784,0	3,007	0,108		228	0,878	0,367		68,063	0,261	0,619
kop. buchaneč	B	39,6	2,552	0,136		34,43	2,214	0,163		22	1,464	0,250
	ML	0,002	0,185	0,674		0,022	2,440	0,144		0,006	0,623	0,445
kop. vznášivek	B	94,986	0,416	0,534		1607	7,039	0,024	D	242,85	1,063	0,327
	ML	0,010	1,309	0,279		0,032	4,059	0,072		0,000	0,010	0,923
<i>E. gracilis</i>	B	332	0,750	0,407		1286	2,903	0,119		468,315	1,059	0,328
	ML	0,003	10,731	0,008		0,001	5,050	0,048		0,002	6,458	0,029

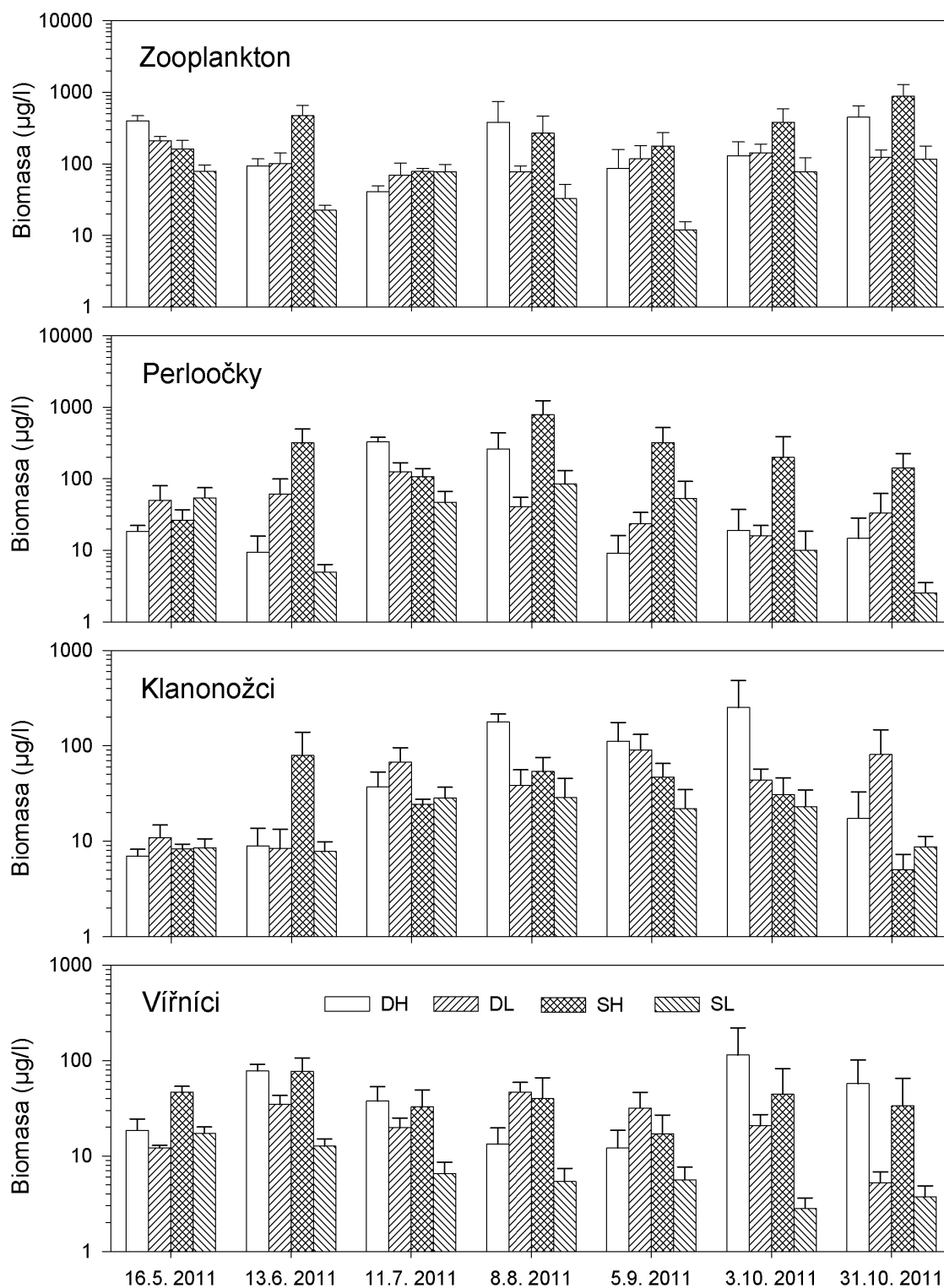
Tab. 3: Výsledky faktoriální ANOVy vlivu koncentrace živin, hloubky a jejich vzájemné interakce na biomasu (B) a velikost těla (ML) zooplanktonu. Pro vířníky byla navíc vyhodnocena druhová bohatost (R), Shannon-Wienerův index diverzity (SW) a nerovnoměrnost (E). V případě signifikantního výsledku značí L preferenci k oligotrofním, H k eutrofním, D k hlubokým a S k mělkým mesokosmům.

		Živiny (N)				Hloubka (D)			N x D			
		MS	F	p		MS	F	p	MS	F	p	
vířníci	B	0,356	5,245	0,041	H	1,445	21,276	<0,001	D	0,339	4,992	0,045
	ML	0,000	0,065	0,803		0,005	2,065	0,176		0,000	0,009	0,927
	R	25,000	2,335	0,152		16,0	1,494	0,245		240	22,4	0,000
	SW	0,008	1,417	0,257		0,015	2,585	0,134		0,000	0,049	0,829
	E	0,001	0,985	0,340		0,003	2,342	0,152		0,002	1,328	0,272
<i>Asplanchna</i> spp.	B	0,021	0,349	0,566		0,385	6,360	0,027	D	0,005	0,901	0,769
	ML	0,024	13,2	0,008		0,030	16,793	0,005	S	0,000	0,259	0,626
<i>Brachionus</i> spp.	B	0,090	3,504	0,086		0,040	1,568	0,234		0,013	0,505	0,491
	ML	0,002	0,278	0,608		0,000	0,041	0,843		0,008	1,210	0,293
<i>Filinia longiseta</i>	B	0,366	6,928	0,022	H	0,320	6,047	0,030	D	0,248	4,683	0,051
	ML	0,001	0,927	0,356		0,006	6,444	0,028	D	0,001	1,025	0,333
<i>Keratella cochlearis</i>	B	0,029	0,489	0,498		0,108	1,811	0,203		0,030	0,505	0,491
	ML	0,002	0,288	0,601		0,015	2,328	0,153		0,000	0,029	0,868
<i>K. quadrata</i>	B	2,909	13,4	0,003	H	0,192	0,890	0,364		0,047	0,218	0,649
	ML	0,002	0,656	0,437		0,002	0,933	0,357		0,007	2,789	0,126
<i>Lecane</i> spp.	B	0,005	4,273	0,061		0,003	3,237	0,097		0,005	4,878	0,047
	ML	0,001	0,478	0,503		0,006	1,827	0,201		0,016	4,973	0,046
<i>Lepadella</i> spp.	B	0,016	3,099	0,104		0,007	1,407	0,259		0,008	1,684	0,219
	ML	0,000	0,393	0,543		0,002	2,730	0,127		0,001	1,030	0,332
<i>Polyarthra</i> spp.	B	0,001	0,107	0,919		0,752	8,932	0,011	D	0,338	4,009	0,068
	ML	0,007	3,185	0,100		0,002	0,834	0,379		0,007	3,295	0,095
<i>Pompholyx sulcata</i>	B	0,045	1,935	0,189		0,038	1,608	0,229		0,173	7,400	0,019
	ML	0,000	0,003	0,956		0,001	0,663	0,442		0,004	3,670	0,097
<i>Synchaeta</i> spp.	B	0,041	1,394	0,261		0,100	3,404	0,090		0,000	0,004	0,949
	ML	0,000	0,006	0,939		0,030	3,075	0,107		0,000	0,003	0,956
<i>Trichocerca</i> spp.	B	0,207	1,278	0,280		2,722	16,84	0,001	D	0,006	0,037	0,851
	ML	0,008	2,261	0,158		0,015	4,395	0,058		0,001	0,445	0,517

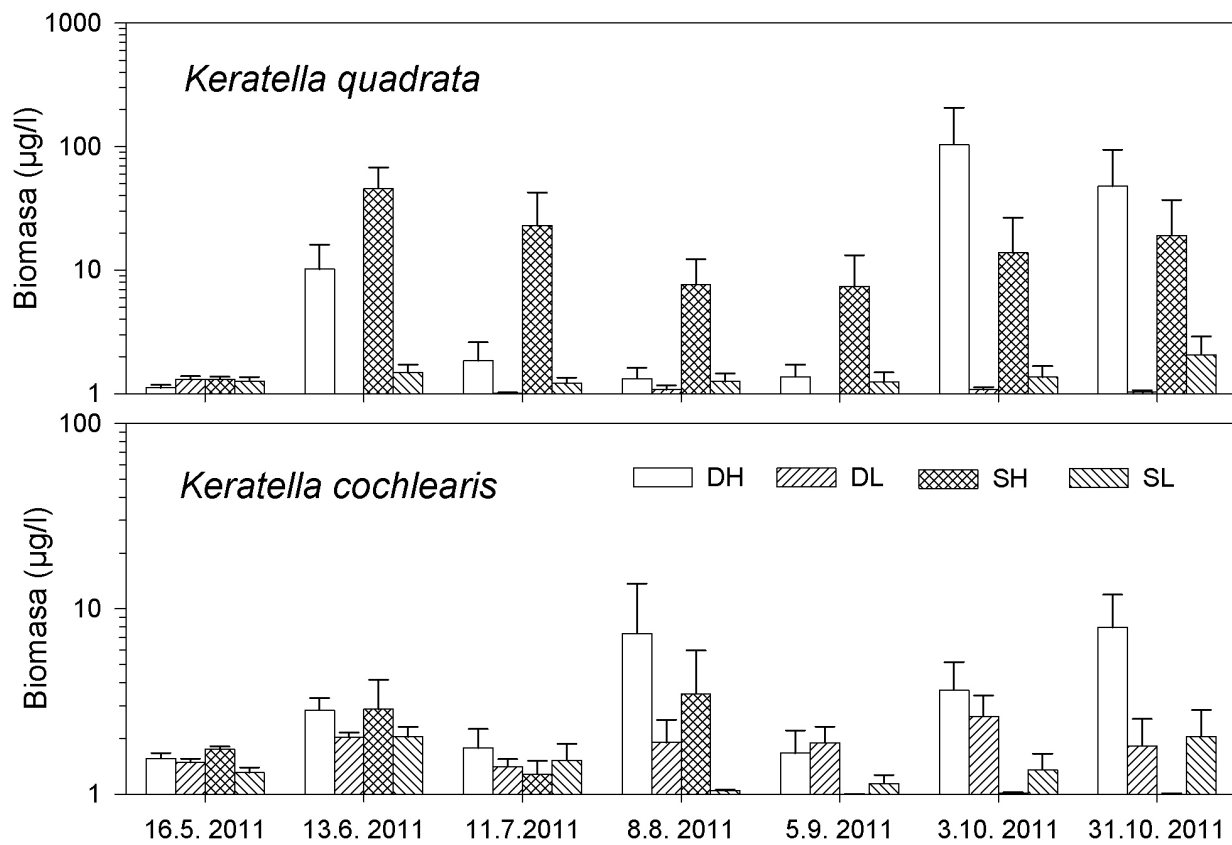
4.2.2 Sezónní průběh

Ze vzorků odebíraných v měsíčních intervalech můžeme vidět sezónní vývoj zooplanktonu v jednotlivých mesokosmech. Průběh sezóny byl unimodální s vrcholem uprostřed sezóny. Celková biomasa zooplanktonu se v průběhu sezóny od května do listopadu 2011 signifikantně lišila mezi živinovými variantami. Zooplankton se více vyskytoval v eutrofních než v oligotrofních mesokosmech ($F = 5,759$, $p = < 0,05$) (obr. 7). Klanonožci se vyskytovali v závislosti na výšce vodního sloupce a jednoznačně preferovali hluboké mesokosmy bez rozdílů koncentrace živin ($F = 15,435$, $p = < 0,01$). U perlooček a vířníků se neprokázalo, že by se množství jejich biomasy v jednotlivých variantách významně lišilo. Nicméně zajímavě vyšel rozdíl mezi *Keratella quadrata* a *Keratella cochlearis*, kdy *K. cochlearis* bylo mnohem méně než *K. quadrata*, u které vyšla průkazná závislost na koncentraci živin ($F = 7,85$, $p = < 0,05$). *K. cochlearis* se více vyskytovala v mělkých eutrofních mesokosmech (SH) (obr. 8).

U průběhu sezóny jsme pro vybrané druhy statisticky vyhodnotili vliv koncentrace živin, hloubky, času a interakce mezi těmito složkami na biomasu (tab. 4).



Obr. 7: Množství biomasy vířníků, perlooček, klanonožců a celkového zooplanktonu v průběhu pokusné sezóny (data jsou logaritmovaná a prezentují průměr ± SE). V biomase klanonožců jsou započítána všechna vývojová stádia včetně nauplií. Kódování variant: DH = hluboký eutrofní, DL = hluboký oligotrofní, SH = mělký eutrofní, SL = mělký oligotrofní mesokosmos.



Obr. 8: Množství biomasy vířníků *Keratella quadrata* a *Kerattela cochlearis* v průběhu pokusné sezóny (data jsou logaritmovaná a prezentují průměr ± SE). Kódování variant: DH = hluboký eutrofní, DL = hluboký oligotrofní, SH = mělký eutrofní, SL = mělký oligotrofní mesokosmos.

Tab. 4: Výsledky dvoucestné analýzy variance (ANOVA) pro měsíční vzorky. V případě signifikantního výsledku značí L preferenci k oligotrofním, H k eutrofním mesokosmům, D k hlubokým a S k mělkým mesokosmům. Statisticky průkazná data jsou označena *P<0,05, **P<0,01, ***P<0,001.

	Živiny (N)	Hloubka (D)	Čas (T)	N x D	N x T	D x T	N x D x T
PVI							
chlorofyl a							
celkový zooplankton			***				
Cladocera			***				
<i>Bosmina longirostris</i>			***				
<i>Daphnia</i> spp.		** (S)	***				
<i>Chydorus sphaericus</i>	** (H)		**				*
Copepoda			***				
nauplia			***				
kop. buchaneč	* (H)		*				
kop. vznášivek		*** (D)	*			*	
<i>Eudiaptomus gracilis</i>		*** (D)	***			*	
Rotifera			***				
<i>Asplanchna</i> spp.	** (L)		***			*	
<i>Brachionus</i> spp.		*** (D)	***	***	**		
<i>Filinia longiseta</i>	* (L)	* (D)	***		**		*
<i>Keratella cochlearis</i>							
<i>Keratella quadrata</i>		* (D)					
<i>Lecane</i> spp.	* (L)		***		*		
<i>Lepadella</i> spp.		* (D)	***		**		
<i>Polyarthra</i> spp.			***	**			
<i>Pompholyx sulcata</i>			***	*			***
<i>Synchaeta</i> spp.			***				
<i>Trichocerca</i> spp.	* (L)		***		***	***	***

4.3 Ryby

Do každého mesokosmu bylo na začátku pokusu vysazeno 6 koljušek tříostných bez rozlišení pohlaví. Kontrola množství koljušek během pokusu nebyla z metodických důvodů možná. V tabulce 5 jsou průměrné počty a průměrné velikosti ryb, které byly vyloveny na konci pokusu (31.10. 2011). Z tabulky vyplývá, že nejvíce rybám vyhovovalo prostředí s větším objemem a živinami v mesokosmu DH, kde do konce pokusu přibylo v DH3 až 230 tohoročních koljušek. Nejméně ryb bylo v mesokosmu DL (2 - 8) , kde ale oproti mělkým variantám tyto ryby byly větší a na konci pokusu nebylo možné s jistotou rozeznat dospělé původní ryby od tohoročních.

Tab. 5: Velikost, průměrné počty a rozmezí počtu chycených koljušek u jednotlivých variant na konci pokusu (31.10.2011). Kódování variant: DH = hluboký eutrofní, DL = hluboký oligotrofní, SH = mělký eutrofní, SL = mělký oligotrofní mesokosmos.

	DH	DL	SH	SL
Průměrný počet ryb	126	5	8,5	10,7
Rozmezí (min. - max.)	0 - 230	2 - 8	0 - 30	0 - 24
Průměrná velikost těla (mm)	56,1	46,2	40,5	41,7

5. Diskuze

5.1 Živinové poměry a výška hladiny

Výška hladiny se projevila jako rozhodující faktor pro růst rostlin a některých druhů zooplanktonu (Lellák a Kubíček, 1991, Jeppesen, 2000, Kalff, 2002). Vodní rostliny se více rozrostly v mělkých mesokosmech, protože měly dostatek světla pro svůj růst díky malé hloubce, kde světlo pronikalo až ke dnu. V červenci 2011 došlo k nadměrným srážkám, kdy během jednoho týdne spadlo 87,4 mm, což představuje 22 % z celkového srážkového úhrnu za celou pokusnou sezónu. Díky těmto vysokým srážkám došlo k přelití rybníční vody do mesokosmů SH2, SH3 a SL2, což mohlo způsobit invazi rybníčního planktonu, únik ryb, vyšší přísun živin zvenčí apod. Nejvíce byl ovlivněn mesokosmos SH3, který byl po několik hodin cca 5 cm pod hladinou rybníka. Hodnoty v tomto mesokosmu se rychle srovnaly s ostatními, a proto mohla být data použita při zpracování výsledků. Nejvíce se tento mesokosmos lišil ve velkém množství velkých perlooček, které se v něm vyskytovaly, což mohlo být způsobeno únikem ryb (v SH3 nebyla chycena žádná ryba). Invaze rybníčního zooplanktonu se nedá dokázat, protože k inokulaci byl odebrán plankton i z rybníka, kde byl pokus umístěn.

Fosfor a dusík patří mezi základní limitujícími prvky ve vodě (Kalff, 2002). V našem pokusu však dusík limitujícím nebyl (obr. 3). V průběhu sezóny došlo podle očekávání k rozmnožení organismů, které spotřebovávaly dusík a tím došlo k poklesu dusíku u všech mesokosmů (Kalff, 2002). Ke zvýšení koncentrace dusíku došlo během pokusné sezóny dvakrát. Poprvé ve variantě SH, kde došlo již ke zmiňovanému potopení mesokosmů a tím k možnému přísunu dusíku do mesokosmu a zároveň se i zvýšila koncentrace chlorofylu-a. Ke druhému zvýšení koncentrace celkového dusíku došlo v říjnu 2011 ve variantě DH (a méně v SH). S největší pravděpodobností se zde rozmnožili oškrabávači (plž plovatka

bahenní), kteří seškrabáním nárostů dostali živiny zpět do oběhu, což vedlo i ke zvýšení koncentrace celkového fosforu. Po celou dobu pokusu jsme se pravidelnými přídávky snažili udržet zvolené koncentrace celkového fosforu jak v eutrofních mesokosmech tak v oligotrofních mesokosmech (viz obr. 3.) Hodnoty v oligotrofních mesokosmech byly po celou sezónu přibližně na stejné úrovni (tzn. kolem 20 $\mu\text{g/l}$). V eutrofních mesokosmech během sezóny hodnoty kolísaly. U mesokosmu DH došlo na začátku sezóny k prudkému poklesu koncentrace celkového fosforu, který byl zřejmě zabudován do biomasy rozmnožujícího se planktonu a perifytonu (Kalff, 2002). Po tomto poklesu se koncentrace fosforu ustálila na stejné hodnotě až do září, kdy biomasa zooplanktonu začala postupně klesat. Kromě fosforu bylo pravděpodobně limitující i množství světla v mesokosmech. Hlavně v hlubokém eutrofním, kde se díky limitaci světlem v tomto mesokosmu nevyskytovala makrofyta. Naopak v mělkých oligotrofních mesokosmech bylo stolítku nejvíce, protože měl dostatek světla až ke dnu a nezastiňovalo ho vysoké množství fytoplanktonu.

Chlorofyl-a je důležitým ukazatelem, podle kterého můžeme odhadnout množství řas ve vodě. Podle Jeppesena (2000) by se mělo množství fytoplanktonu s rostoucím celkovým fosforem zvýšit a makrofyta by měla ustoupit v důsledku kombinací kompetice o živiny a zastíněním. Tento předpoklad se v našem pokusu potvrdil hlavně v hlubokých eutrofních mesokosmech. Uprostřed pokusné sezóny (v srpnu) se koncentrace chlorofylu-a ve všech mesokosmech vyrovnala a zároveň dosáhla i nejnižší hodnoty za celou sezónu (5-10 $\mu\text{g/l}$). Současně došlo k dosažení největší biomasy zooplanktonu, který tak zvýšil vyžírací tlak na fytoplankton. To naznačuje, že zde v tomto období probíhala kontrola shora (Benndorf, 1990). V červenci došlo k náhlému zvýšení koncentrace chlorofylu-a v mělkém eutrofním mesokosmu (SH). Příčinou mohly být vysoké srážky v červenci, které způsobily přelití rybníční vody do mesokosmů SH2, SH3 a SL2. Na to zareagoval zooplankton, který měl při

dalším odběru vyšší biomasu než se dala očekávat, což bylo způsobeno tím, že v mesokosmu bylo mnohem více potravy pro zooplankton.

5.2 Ryby

Ryby byly důležitou složkou potravní sítě hlavně u eutrofních mesokosmů, kde docházelo ke kontrole shora. Hlavním zdrojem potravy pro koljušku jsou perloočky a klanonožci, kdy za dostatku potravy preferují spíše klanonožce před perloočkama (Lehtinena a Hakala, 2007). Nejvíce ryb se nacházelo ve variantě DH, kde měly dostatek prostoru i potravy. V tomto mesokosmu se rybám podařilo vyžrat perloočky a vytvořily tak prostor pro rozvoj fytoplanktonu. V ostatních mesokosmech ryby až tak úspěšné nebyly, ale v některých variantách se jim podařilo se rozmnožit.

5.3 Zooplankton

Náš pokus se zaměřoval zejména na biomasu zooplanktonu a její rozdílný stav v jednotlivých variantách. U všech variant je většinou vidět unimodální průběh s vrcholem uprostřed sezóny. Největší vliv na společenstvo mají živiny (Jeppesen, 2000), což se nám projevilo rozdíly mezi eutrofními a oligotrofními variantami. Podle Jeppesena (2000) by se měla snižovat druhová bohatost s rostoucí koncentrací celkového fosforu a zvyšovat s hloubkou. V našem pokusu se tento předpoklad nepotvrdil. Pravděpodobně to bylo ovlivněné tím, že náš pokus trval jen jednu sezónu a nedá se tak srovnávat se systémem, který funguje už několik let. Velký vliv měl dále i prostor, ve kterém byl pokus prováděn. Jakákoliv změna se v relativně malých mesokosmech projevila výrazněji než v jezeře. Pouze u perlooček vyšel statisticky průkazný index diverzity a nerovnoměrnost u mělkých

mesokosmů. To naznačuje, že v mělkých mesokosmech bylo mnoho druhů perlooček, ale pouze několik mělo vysokou biomasu a ty dominovaly.

S rostoucím celkovým fosforem roste i biomasa zooplanktonu (McCauley a Kalff, 1981, Hanson a Peters, 1984). Ke stejnému závěru jsme došli i v našem pokusu, kdy největší biomasa zooplanktonu byla v eutrofních variantách bez rozdílu hloubek. U těchto variant se dále potvrdil předpoklad, že s rostoucí koncentrací celkového fosforu dochází k omezení růstu makrofyt (obr. 3, Jeppesen, 2000). Ve variantě DH došlo k významnému poklesu biomasy hrotnatek *Daphnia* spp. S rostoucím celkovým fosforem biomasa perlooček klesá a naopak biomasa klanonožců stoupá (Jeppesen, 2000). To nám v pokusu vyšlo také, ale velký vliv na pokles biomasy perlooček měly ryby, které se ve variantě DH výrazně rozmnožili (bylo odchyceno až 230 kusů). Je známo, že v eutrofních vodách má významný vliv na společenstvo kontrola shora (Benndorf, 1990). V našem pokusu vyžrala hlavně perloočky a klanonožci zůstali, což bylo pravděpodobně způsobeno i tím, že klanonožci se umí lépe vyhýbat predátorům (Santer a Bosch 1994). Eliminací velkých perlooček došlo ve variantě DH k velkému nárůstu fytoplanktonu, který účinně pohlcoval světlo, což přispělo k úbytku makrofyt. To potvrzuje nízký poměr mezi zooplanktonem i fytoplanktonem dokazující převahu fytoplanktonu (obr. 6). Ve směsných vzorcích měly varianty DH a SH přibližně stejnou biomasu celkového zooplanktonu, perlooček, klanonožců a vířníků, ale při porovnání jednotlivých druhů jsou vidět odchylky. Hlavně u *Daphnia* spp. a *Eudiaptomus gracilis*, kdy se *Daphnia* nevyskytovala ve variantě DH, ale zato naopak měla největší biomasu ve variantě SH (nedocházelo k predačnímu tlaku od ryb). *E. gracilis* měl největší biomasu v DH a nejmenší v SH. Tyto výsledky mohou naznačovat, že si tyto druhy konkurovaly a každý druh se spíše prosadil ve variantě, která mu více vyhovovala. U vířníků nedošlo k ničemu neobvyklému a podle očekávání se více vyskytovali v eutrofních variantách (Bērziņš a Pejler, 1989). U rodu *Keratella* bylo zajímavé

jak se ovlivňovaly oba druhy. Silná konkurence byla v mělkém eutrofním mesokosmu, kdy *K. quadrata* byla konkurenčně silnější než *K. cochlearis* a naopak v srpnu *K. cochlearis* byla konkurenčně silnější než *K. quadrata* v hlubokém eutrofním mesokosmu (obr. 8).

Podle Jeppesena (2000) se s nízkou koncentrací celkového fosforu zvyšuje poměr mezi zooplanktonem a fytoplanktonem, klesá biomasa ryb a zvyšuje se množství makrofyt. V našem pokusu se zvýšilo množství makrofyt a klesla biomasa ryb. U poměrů se tato hypotéza potvrdila u hlubokých mesokosmů, ale nikoliv u mělkých, kde bylo velké množství perlooček ve variantě SH. U celkového zooplanktonu, perlooček, klanonožců a vířníků bylo v oligotrofních variantách (DL i SL) méně biomasy než v eutrofních. Jediná zaznamenaná výjimka byla u vířníka rodu *Polyarthra*, kde jeho největší biomasa byla ve variantě DL. Tento vířník významně žádnou trofickou úroveň nepreferoval (Bērziņš a Pejler 1989) a díky tomu se lépe přizpůsobil podmínkám ve variantě DL, kde nebyla tak velká konkurence. Ze sezónní dynamiky vířníků je jasné, že se jim nedaří v mělkých oligotrofních mesokosmech v této variantě dochází během celé sezóny k mírnému poklesu (obr. 7). U ostatních variant byl začátek sezóny celkem vyrovnaný. Ke změnám docházelo až v srpnu 2011, kdy došlo k poklesu biomasy v hlubokém eutrofním mesokosmu způsobeném konkurencí s perloočkami a poté následoval nárůst, když na perloočky začal působit predanční tlak ryb (obr. 7).

6. Závěr

- Biomasa fytoplanktonu byla signifikantně vyšší v eutrofních mesokosmech.
- Makrofyta se statisticky signifikantně více vyskytovala v oligotrofních mělkých mesokosmech, kde měl velký význam vliv světla.
- Celková biomasa zooplanktonu i biomasa vířníků, perlooček a kopepoditů buchanek byla statisticky průkazně vyšší v eutrofních mesokosmech. V mělkých mesokosmech došlo ke zvýšení diverzity a zvýšení nerovnoměrnosti společenstva perlooček. Průběh pokusné sezóny zooplanktonu vykazoval jeden vrchol biomasy uprostřed sezóny.
- V eutrofních mesokosmech byl větší počet ryb. Vyšší trofie tak pozitivně stimulovala rozmnožování koljušek.
- Během experimentu bylo zaznamenáno 57 druhů vířníků, 25 druhů perlooček a tři druhy klanonožců. Mezi jednotlivými variantami byly zaznamenány změny ve složení společenstva, např. ve variantě DH se nevyskytovaly perloočky.
- Hloubka se statisticky signifikantně projevila u vířníků a na druhové úrovni zooplanktonu. Vířníci *Asplanchna* spp., *Brachionus* spp., *Filinia longiseta*, *Keratella quadrata*, *Polyarthra* spp. a *Trichocerca* spp. spolu s kopepoditovými stádii i dospělci vznášivek měli průkazně vyšší biomasu v hlubokých mesokosmech. Naopak biomasa hrotnatek *Daphnia* spp. byla vyšší v mělkých mesokosmech.

7. Použitá literatura

Allen, A.P., Gillooly J.F., 2009. Towards an integration of ecological stoichiometry and the metabolic theory of ecology to better understand nutrient cycling. *Ecol. Let.*, 12, 369-384.

Andersen, T., Hessen, D.O., 1991. Carbon, nitrogen, and phosphorus content of freshwater zooplankton. *Limnol. Oceanogr.*, 36, 807-814.

Arim, M., Bozinovic, F., Marquet, P.A., 2007. On the relationship between trophic position, body mass and temperature: reformulating the energy limitation hypothesis. *Oikos*, 116, 1524–1530.

Beklioğlu, M., Romo, S., Kagalou, I., Quintana, X., Bécáres, E., 2007. State of the art in the functioning of shallow Mediterranean lakes: workshop conclusions. *Hydrobiologia*, 584, 317–326.

Benndorf J., 1990. Conditions for effective biomanipulation; conclusion derived from wholelake experiments in Europe. *Hydrobiologia*, 200/201, 187-203.

Berne, T.V., 1991. Abundance, standing crop and production of microcrustacean populations (Cladocera, Copepoda) in the littoral zone of Lake Biel, Switzerland. *Arch. Hydrobiol.*, 123: 165-185.

Bērziņš, B., Pejler, B., 1989. Rotifer occurrence and trophic degree. *Hydrobiologia*, 182, 171-180.

Blenckner, T., 2005. A conceptual model of climate-related effects on lake ecosystems. *Hydrobiologia*, 533, 1–14.

Bottrell, H. H., Duncan, A., Gliwicz, Z. M., Grygierek, E., Herzig, A., Hillbricht-Ilkowska, A., Kurasawa, H., Larsson, P., Weglenska, T., 1976. A review of some problems in zooplankton production studies. *Norw. J. Zool.*, 24: 419-456.

Brown, J.H., Gillooly, J.F., Allen, A.P., Savage, V.M., West, G.B., 2004. Toward a metabolic theory of ecology. *Ecology*, 85, 1771– 1789.

Brucet, S., Boix, D., Quintana, X.D., Jensen, E., Nathansen, L.W., Trochine, C., Meerhoff, M., Gascón, S., Jeppesen, E., 2010. Factors influencing zooplankton size structure at contrasting temperatures in coastal shallow lakes: Implications for effects of climate change. *Limnol. Oceanogr.*, 55, 1697–1711.

Canfield Jr., D. E., Shireman, J. V., Colle, D. E., Haller, W. T., Watkins II, C. E., Maceina, M. J., 1984. Prediction of chlorophyll a concentrations in Florida lakes: importance of aquatic macrophytes. *Can. Journ. Fish. Aquat. Scien.*, 41, 497-501.

Carpenter, S.R., Caraco, N.F., Correll, D.L., Howarth, R.W., Sharpley, A.N., Smith, V.H., 1998. Nonpoint pollution of surface waters with phosphorus and nitrogen. *Ecol. Appl.*, 8, 559–568.

Charnov, E.L., Gillooly, J.F., 2004. Size and temperature in the evolution of fish life histories. *Integr. Comp. Biol.*, 44, 494–497.

Christensen, M.R., Graham, M.D., Vinebrooke, R.D., Findlay, D.L., Paterson, M.J., Turner, M.A., 2006. Multiple anthropogenic stressors cause ecological surprises in boreal lakes. *Glob. Change Biol.*, 12, 2316–2322.

Christensen J.H., Hewitson B., Busuioc A., Chen A., Gao X., Held I. et al., 2007. Regional climate projections. In *Climate Change 2007: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change* (Eds S. Solomon, D. Qin, M. Manning, Z. Chen, M. Marquis, K.B. Averyt, M. Tignor & H.L. Miller), 847- 940. Cambridge University Press, Cambridge, U.K.

Coops, H., Beklioğlu, M., Chrisman, T.L., 2003. The role of water-level fluctuations in shallow lake ecosystems - workshop conclusions. *Hydrobiologia*, 506, 23–27.

- Culver, D. A., Boucherle, M. M., Bean, D. J. & Fletcher, J. W., 1985. Biomass of freshwater crustacean zooplankton from length-weight regressions. *Can. Journ. Fish. Aquat. Scien.*, 42: 1380-1390.
- Daufresne, M., Lengfellner, K., Sommer, U., 2009. Global warming benefits the small in aquatic ecosystems. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 106, 12788–12793
- Declerck, S., Vandekerkhove, J., Johansson, L., Muylaert, K., Conde-Porcuna, J.M., Van der Gucht, K., Pérez-Martínez, C., Lauridsen, T., Schwenk, K., Zwart, G., Rommens, W., López-Ramos, J., Jeppesen, E., Vyverman, W., Brendonck, L., De Meester, L., 2005. Multi-group biodiversity in shallow lakes along gradients of phosphorus and water plant cover. *Ecology*, 86, 1905–1915.
- De Stasio B.T., Hill D.K., Kleinhans J.M., Nibbelink N.P. & Magnuson J.J., 1996. Potential effects of global climate change on small north-temperate lakes: physics, fish, and plankton. *Limnol. Oceanogr.*, 41, 1136–1149.
- De Senerpont Domis, L. N., Elser, J. J., Gsell, A. S., Huszar, V. L. M., Ibelings, B. W., Jeppesen, E., Kosten, S., Mooij, W. M., Roland, F., Sommer, U., Van Donk, E., Winder, M., Lürling, M., 2013. Plankton dynamics under different climatic conditions in space and time. *Freshwat. Biol.*, 58(3), 463-482.
- Dodson, S.I., Arnott, S.E., Cottingham, K.L., 2000. The relationship in lake communities between primary productivity and species richness. *Ecology*, 81, 2662–2679.
- Drake J.M., 2005. Population effects of increased climate variation. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences*, 272, 1823–1827.
- Dumont, H. J., de Velde, I. V., Dumont, S., 1975. The dry weight estimate of biomass in a selection of Cladocera, Copepoda and Rotifera from the plankton, periphyton and benthos of continental waters. *Oecologia*, 19(1): 75-97.
- Forster, J., Hirst, A.G., Atkinson, D., 2011a. How do organisms change size with changing temperature? The importance of reproductive method and ontogenetic timing. *Funct. Ecol.*, 25, 1024–1031.
- Forster, J., Hirst, A.G., Woodward, G., 2011b. Growth and development rates have different thermal responses. *Am. Nat.*, 178, 668–678.
- Gardner, J.L., Peters, A., Kearney, M.R., Joseph, L., Heinsohn, R., 2011. Declining body size: a third universal response to warming? *Trends Ecol. Evol.*, 26, 285–291.
- Gerten, D., Adrian, R., 2001. Differences in the persistency of the North Atlantic Oscillation signal among lakes. *Limnol. Oceanogr.*, 46, 448–455.
- Gerten, D., Adrian, R., 2002. Responses of lake temperatures to diverse North Atlantic Oscillation indices. *Verhandlungen der international Vereinigung für theoretische und angewandte Limnologie*, 28, 1593–1596.
- Gillooly, J.F., 2000. Effect of body size and temperature on generation time in zooplankton. *J. Plankt. Res.*, 22, 241–251.
- Gillooly, J.F., Dodson, S.I., 2000. Latitudinal patterns in the size distribution and seasonal dynamics of new world, freshwater cladocerans. *Limnol. Oceanogr.*, 45, 22–30.
- Gonzales Sagrario M.A., Jeppesen E., Goma J., Sondergaard M., Lauridsen T., Landkildehus F., 2005. Does high nitrogen loading prevent clear-water conditions in shallow lakes at moderately high phosphorus concentrations? *Freshwat. Biol.* 50, 27–41.
- Gyllström, M., Hansson, L.A., Jeppesen, E., García-Criado, F., Gross, E., Irvine, K., Kairesalo, T., Kornijow, R., Miracle, M.R., Nykänen, M., Noges, T., Romo, S., Stephen, D., van Donk, E., Moss, B., 2005. The role of climate in shaping zooplankton communities of shallow lakes. *Limnol. Oceanogr.*, 50, 2008–2021.
- Hanson J.M., Peters R.H., 1984. Empirical prediction of crustacean zooplankton biomass and profundal macrobenthos biomass in lakes. *Can. Journ. Fish. Aquat. Scien.*, 41, 439–445.

- Huszar V.L.M., Reynolds C.S., 1997. Phytoplankton periodicity and sequences of dominance in an Amazonian flood-plain lake (Lago Batata, Para, Brazil): responses to gradual environmental change. *Hydrobiologia*, 346, 169–181.
- Jeppesen, E., Jensen, J.P., Sondergaard, M., Lauridsen, T., Landkildehus, F., 2000. Trophic structure, species richness and biodiversity in Danish lakes: changes along a phosphorus gradient. *Freshwat. Biol.*, 45, 201–218.
- Jeppesen, E., Jensen, J.P., Sndergaard, M., Lauridsen, T.L., 2005. Response of fish and plankton to nutrient loading reduction in eight shallow Danish lakes with special emphasis on seasonal dynamics. *Freshwat. Biol.*, 50, 1365–2427.
- Jeppesen E., Sondergaard M., Meerhoff M., Lauridsen T.L. & Jensen J.P., 2007. Shallow lake restoration by nutrient loading reduction - some recent findings and challenges ahead. *Hydrobiologia*, 584, 239–252.
- Jeppesen, E., Kronvang, B., Meerhoff, M., Sndergaard, M., Hansen, K.M., Andersen, H.E., Lauridsen, T.L., Beklioglu, M., Özen, A., Olesen, J.E., 2009. Climate change effects on runoff, catchment phosphorus loading and lake ecological state, and potential adaptations. *J. Environ. Qual.*, 38, 1030–1041.
- Jeppesen, E., Meerhoff, M., Holmgren, K., González-Bergonzoni, I., Teixeira-de Mello, F., Declerck, S.A.J., De Meester, L., Sndergaard, M., Lauridsen, T.L., Bjerring, R., Conde-Porcuna, J.M., Mazzeo, N., Iglesias, C., Reizenstein, M., Malmquist, H.J., Liu, Z.W., Balayla, D., Lazzaro, X., 2010. Impacts of climate warming on lake fish community structure and potential ecosystem effects. *Hydrobiologia*, 646, 73–90.
- Kalff J., 2002. *Limnology: inland water ecosystems*. Prentice-Hall, New Jersey.
- Kosten, S., Jeppesen, E., Huszar, V.L.M., Mazzeo, N., van Nes, E., Peeters, E.T.H.M., Scheffer, M., 2011. Ambiguous climate impacts on competition between submerged macrophytes and phytoplankton in shallow lakes. *Freshwat. Biol.*, 56, 1540–1553.
- Kruk, C., Rodríguez-Gallego, L., Meerhoff, M., Quintans, F., Scasso, F., Lacerot, G., Mazzeo, N., Paggi, J., Peeters, E., Scheffer, M., 2009. Determinants of diversity in subtropical shallow lakes (Atlantic coast, Uruguay). *Freshwat. Biol.*, 54, 2628–2641.
- Kruk, C., Huszar, V.L.M., Peeters, E.T.H.M., Bonilla, S., Costa, L., Lüring, M., Reynolds, C.S., Scheffer, M., 2010. A morphological classification capturing functional variation in phytoplankton. *Freshwat. Biol.*, 55, 614–627.
- Landkildehus, F., Søndergaard, M., Beklioglu, M., Adrian R., Angeler, G. D., Hejzlar, J., Papastergiadou, E., Zinge, P., Çakiroğlu, A. I., Scharfenberger, U., Drakare S., Nöges T., Šorf, M., Stefanidis, K., Tavşanoğlu, N., Triga, C., Mahdy, A., Papadaki, C., Tuvikene, L., Kernan, M., Jeppesen E., In prep., Assessing climate change effects on shallow lakes: Design and assessment of a cross-European climate gradient mesocosm experiment.
- Laybourn-Parry J., Marshall W.A., 2003. Photosynthesis, mixotrophy and microbial plankton dynamics in two high Arctic lakes during summer. *Polar Biology*, 26, 517–524.
- Lehtiniemi, M., Hakala, T., Saesmaa, S., Viitasalo, M., 2007. Prey selection by the larvae of three species of littoral fishes on natural zooplankton assemblages. *Aquat. Ecol.*, 41(1), 85-94.
- Lellák, J., Kubíček, F., 1991. *Hydrobiologie*. Univerzita Karlova, Praha
- Lewis, W.M., 1996. Tropical lakes: how latitude makes a difference. In: Schiemer, F., Boland, K.T. (Eds.), *Perspectives in Tropical Limnology*. SPB Academic Publishing bv, Amsterdam, 43–64.
- McCauley, E., 1984. The estimation of the abundance and biomass of zooplankton in samples. In Downing, J. A. & F. H. Rigler (Eds.): *A manual on methods for the assessment of secondary productivity in freshwaters*, 228-265.
- McCauley E., Kalff J., 1981. Empirical relationships between phytoplankton and zooplankton biomass in lakes. *Can. Journ. Fish. Aquat. Scien.*, 38, 458–463.

- McKee, D., Atkinson, D., Colling, S., Eaton, J.W., Gill, A.B., Harvey, I., Hatton, K., Heyes, T., Wilson, D., Moss, B., 2003. Response of freshwater microcosm communities to nutrients, fish, and elevated temperature during winter and summer. *Limnol. Oceanogr.*, 48, 707–722.
- Meerhoff, M., Clemente, J.M., Teixeira-de Mello, F., Iglesias, C., Pedersen, A.R., Jeppesen, E., 2007a. Can warm climate-related structure of littoral predator assemblies weaken the clear water state in shallow lakes? *Glob. Change Biol.*, 13, 1888–1897.
- Meerhoff, M., Iglesias, C., Teixeira-de Mello, F., Clemente, J.M., Jensen, E., Lauridsen, T.L., Jeppesen, E., 2007b. Effects of habitat complexity on community structure and predator avoidance behaviour of littoral zooplankton in temperate versus subtropical shallow lakes. *Freshwat. Biol.*, 52, 1009–1021.
- Meerhoff, M., Teixeira-de Mello, F., Kruk, C., Alonso, C.; González-Bergonzoni, I., Pacheco, J. P., Lacerot, G., Arim, M., Beklioglu, M., Balmana, S. B.; Goyenola, G., Iglesias, C., Mazzeo, N.; Kosten, S., Jeppesen, E., 2012. Environmental warming in shallow lakes: a review of potential changes in community structure as evidenced from space-for-time substitution approaches. *Adv. Ecol. Res.*, 46, 259–349.
- Michaloudi, E., 2005. Dry weights of the zooplankton of Lake Mikri Prespa (Macedonia, Greece). *Belg. J. Zool.*, 135 (2): 223–227.
- Mooij, W.M., Hulsmann, S., De Senerpont Domis, L.N., Nolet, B.A., Bodelier, P.L.E., Boers, P.C.M., Pires, M.D., Gons, H.J., Ibelings, B.W., Noordhuis, R., Portielje, R., Wolfstein, K., Lammens, E.H.R.R., 2005. The impact of climate change on lakes in the Netherlands: a review. *Aquat. Ecol.* 39, 381–400.
- Moss, B., Kosten, S., Meerhoff, M., Battarbee, R.W., Jeppesen, E., Mazzeo, N., Havens, K., Lacerot, G., Liu, Z., De Meester, L., Paerl, H., Scheffer, M., 2011. Allied attack: climate change and eutrophication. *Inland Waters*, 1, 101–105.
- Özen, A., Karapınar, B., Kucuk, I., Jeppesen, E., Beklioglu, M., 2010. Drought-induced changes in nutrient concentrations and retention in two shallow Mediterranean lakes subjected to different degrees of management. *Hydrobiologia*, 646, 61–72.
- Paerl, H.W., Huisman, J., 2009. Climate change: a catalyst for global expansion of harmful cyanobacterial blooms. *Environ. Microbiol. Reports*, 1, 27–37.
- Peeters F., Livingstone D.M., Goudsmit G.H., Kipfer R. & Forster R., 2002. Modeling 50 years of historical temperature profiles in a large central European lake. *Limnol. Oceanogr.*, 47, 186–197.
- Perkins, D.M., McKie, B.G., Malmqvist, B., Gilmour, S.G., Reiss, J., Woodward, G., 2010. Environmental warming and biodiversity-ecosystem functioning in freshwater microcosms: partitioning the effects of species identity, richness and metabolism. *Adv. Ecol. Res.*, 43, 177–209.
- Reynolds C.S., 2006. *The ecology of phytoplankton*. Cambridge University Press, Cambridge, 535
- Rosen, R., 1981. Length-cry weight relationships of some freshwater zooplankton. *J. Freshwat. Ecol.*, 1, 225–229.
- Santer B., Van den Bosch F., 1994. Herbivorous nutrition of *Cyclops vicinus*: the effect of a pure algal diet on feeding, development, reproduction and life cycle. *Journ. Plankt. Res.*, 16, 171– 195.
- Scheffer, M., Van Geest, G.J., Zimmer, K., Jeppesen, E., Sndergaard, M., Butler, M.G., Hanson, M.A., Declerck, S., De Meester, L., 2006. Small habitat size and isolation can promote species richness: second-order effects on biodiversity in shallow lakes and ponds. *Oikos*, 112, 227–231.
- Schindler, D.W., 2006. Recent advances in the understanding and management of eutrophication. *Limnol. Oceanogr.*, 51, 356–363.
- Sommer U., 1985. Seasonal succession of phytoplankton in Lake Constance. *BioScience*, 35, 351–357.

- 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, 433–471.
- Sommer, U., Adrian, R., Domis, L.S., Elser, J.J., Gaedke, U., Ibelings, B., Jeppesen, E., Lürling, M., Molinero, J.C., Mooij, W.M., Donk, E., Winder, M., 2012. Beyond the plankton ecology group (PEG) model: mechanisms driving plankton succession. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.*, 43:429–48
- Sterner, R.W., Elser, J.J., 2002. *Ecological Stoichiometry: The Biology of Elements from Molecules to the Biosphere*. Princeton University Press, Princeton, NJ.
- Teixeira-de Mello, F., Meerhoff, M., Pekcan-Hekim, Z., Jeppesen, E., 2009. Substantial differences in littoral fish community structure and dynamics in subtropical and temperate shallow lakes. *Freshwat. Biol.*, 54, 1202–1215.
- Trochine, C., Guerrieri, M., Liboriussen, L., Meerhoff, M., Lauridsen, T.L., Sndergaard, M., Jeppesen, E., 2011. Filamentous green algae inhibit phytoplankton with enhanced effects when lakes get warmer. *Freshwater Biology*, 56, 541–553.
- Vitousek, P.M., 1994. Beyond global warming: ecology and global change. *Ecology*, 75, 1861–1976.
- Waide, R.B., Willig, M.R., Steiner, C.E., Mittelbach, G., Gough, L., Dodson, S.I., Juday, G.P., Parmenter, R., 1999. The relationship between productivity and species richness. *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, 30, 257–300.
- Walther, G.R., Roques, A., Hulme, P.E., Sykes, M.T., Pysek, P., Kuhn, I., Zobel, M., Bacher, S., Botta-Duka 't, Z., Bugmann, H., Czucz, B., Dauber, J., Hickler, T., Jarosik, V., Kenis, M., Klotz, S., Minchin, D., Moora, M., Nentwig, W., Ott, J., Panov, V.E., Reineking, B., Robinet, C., Semchenko, V., Solarz, W., Thuiller, W., Vila', M., Vohland, K., Settele, J., 2009. Alien species in a warmer world: risks and opportunities. *Trends Ecol. Evol.*, 24, 686–693.
- Yvon-Durocher, G., Montoya, J.M., Trimmer, M., Woodward, G., 2011 Warming alters the size spectrum and shifts the distribution of biomass in freshwater ecosystems. *Glob. Change Biol.*, 17, 1681–1694.