

Jihočeská univerzita v Českých Budějovicích

Přírodovědecká fakulta

**Sezónní změny vybraných parametrů životního cyklu
u dominantních druhů perlooček a klanonožců ÚN Slapy**

Bakalářská práce

Hana Nováková

Školitel: RNDr. Michal Šorf, Ph.D.

Odborný konzultant: prof. RNDr. Jaroslav Vrba, CSc.

České Budějovice 2018

Nováková, H., 2018: Sezónní změny vybraných parametrů životního cyklu u dominantních druhů perlooček a klanonožců ÚN Slapy. [Seasonal changes of selected life history parameters of the dominant cladoceran and copepod species of the Slapy Reservoir, Bc. Thesis, in Czech] 34 p., Faculty of Science, The University of South Bohemia, České Budějovice, Czech Republic.

Anotace:

V literární rešerši byly rozebírány podmínky ovlivňující životní cykly zooplanktonu. Sezónní dynamika zooplanktonu ÚN Slapy byla zkoumána v roce 2016. Zpracovaná data popisují faktory ovlivňující životní cykly planktonních korýšů a vyhodnocují sezónní dynamiku dominantních druhů korýšů Slapské nádrže.

Annotation:

The seasonal changes of crustacean zooplankton abundance and fertility of the Slapy Reservoir was investigated in 2016. Presented thesis describes factors influencing life cycles of planktonic crustaceans and evaluates in detail the seasonal dynamics of the dominant species of crustacean zooplankton of the Slapy Reservoir.

Prohlašuji, že svoji bakalářskou 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 bakalářské 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

.....

Hana Nováková

Poděkování:

Především bych ráda poděkovala školiteli RNDr. Michalu Šorfovi, Ph.D. a odbornému konzultantovi prof. RNDr. Jaroslavu Vrbovi, CSc. za odborné vedení této bakalářské práce, bezmeznou ochotu a trpělivost a za laskavý přístup, při mém vedení. Dále bych chtěla poděkovat Mgr. Janě Zemanové, Mgr. Kateřině Kocourkové za poskytnuté rady a materiály, které jsem ve své práci mohla využít. Také bych chtěla poděkovat Hydrobiologickému ústavu za chemické analýzy a Mgr. Stanislavu Grillovi za poskytnuté materiály. Poděkování také patří mé rodině a kamarádce Michaelé Novotné za poskytnutou podporu při mém studiu.

Obsah

1	Úvod.....	1
2	Literární přehled.....	3
2.1	Důležité vnější faktory ovlivňující ekosystém stojatých vod.....	3
2.1.1	Teplotní stratifikace.....	3
2.2	Vliv abiotických podmínek prostředí na biomasu organismů.....	4
2.2.1	Monomiktické nádrže.....	8
2.3	Vliv planktivorních ryb.....	9
2.4	Způsob rozmnožování klíčových druhů sladkovodního zooplanktonu.....	10
2.4.1	Klanonožci (Copepoda).....	10
2.4.2	Perloočky (Cladocera).....	11
2.5	Vliv teploty na biomasu organismů.....	11
2.6	Souhrn literární rešerše.....	13
3	Metodika.....	14
3.1	Popis lokality: Vodní dílo Slapy.....	14
3.2	Odběr a zpracování vzorků.....	15
4	Výsledky.....	18
4.1	Podmínky prostředí.....	18
4.2	Sezónní dynamika zooplanktonu.....	20
4.3	Analýza plodností.....	22
5	Diskuze.....	27
5.1	Sezónní vývoj zooplanktonu.....	27
6	Závěry.....	30
7	Použitá literatura.....	31

1 Úvod

Vodní ekosystémy jsou velice složité a komplexní systémy. Ačkoliv se sledují již mnoho let, stále nám nejsou dostatečně známy mnohé zákonitosti a procesy, které zde probíhají. Nedílnou součástí vodních ekosystémů je zooplankton, bezobratlí živočichové vznášející se ve vodním sloupci. Zooplankton reaguje na změny okolního prostředí relativně ustálenými, každoročně se opakujícími změnami svého druhového složení, velikosti i početnosti. Hlavními složkami sladkovodního zooplanktonu jsou perloočky (Cladocera), klanonožci (Copepoda) a vířníci (Rotifera). Velké perloočky jsou považovány za tzv. *keystone species*, protože díky svému způsobu přijímání potravy filtrací omezují biomasu fytoplanktonu a tím také například ovlivňují průhlednost vody. Proto je jedním z cílů mé bakalářské práce zjistit, jaké faktory ovlivňují životní cykly planktonních korýšů Slapské přehradní nádrže. V literární rešerši jsem se proto zaměřila na to, jak změny okolního prostředí mění abundanci, plodnost nebo druhové zastoupení zooplanktonu. Důkladný slovní popis sezónních změn odehrávajících se ve vodních nádržích je uveden v tzv. PEG modelu, který popisuje abiotické i biotické interakce v nádrži, zachycuje sezónní vývoj planktonních společenstev a odhaluje vzájemné interakce vodních organismů (Sommer et al., 2012). PEG model byl sestaven především pro dimiktická jezera. Nádrž Slapy je průtočná, monomiktická, kaňonovitá údolní nádrž v kaskádě. Mým úkolem bylo vyhodnotit poměry v přehradní nádrži Slapy pro rok 2016. Snažila jsem se porovnat PEG model s konkrétním stavem Slapské nádrže a zjistit příčinu některých dějů odehrávajících se v nádrži v průběhu sezóny. Jedním z důležitých abiotických faktorů ovlivňující vodní ekosystémy a organismy v nich žijící je teplota. Teplotní stratifikace odděluje vodu v nádrži do několika vrstev, které se liší teplotou a hustotou vody. Teplota tedy ovlivňuje prostředí, ve kterém se zooplankton nachází, a má tak přímý vliv na jeho sezónní dynamiku. Predace ryb je dalším významným činitelem, se kterým se zooplankton potýká (Sommer et al., 2012). Ryby jsou nedílnou součástí vodních ekosystémů a jejich přítomnost a žrací tlak, který je na zooplankton vyvíjen, ovlivňuje nejen zooplankton samotný, ale skrze trofickou kaskádu následně např. i abundanci fytoplanktonu.

Slapskou nádrží protéká velká část vody z jižních a části středních Čech. Celý vodní ekosystém, tudíž i zooplankton, reaguje na změny, které se odehrávají v povodí a může nám tak pomoci pochopit některé procesy a zákonitosti, které zde probíhají. Proto bylo dalším cílem mé práce sledovat životní cykly tří dominantních druhů zooplanktonu ve Slapské nádrži – perloočky *Daphnia gr. longispina*, vznášivky *Eudiaptomus gracilis* a buchanky

Cyclops vicinus. Záměrem mé práce bylo porovnat naměřené plodnosti, abundance a velikosti vybraných druhů zooplanktonu s PEG modelem a odhalit možné příčinné souvislosti abiotických a biotických parametrů v nádrži.

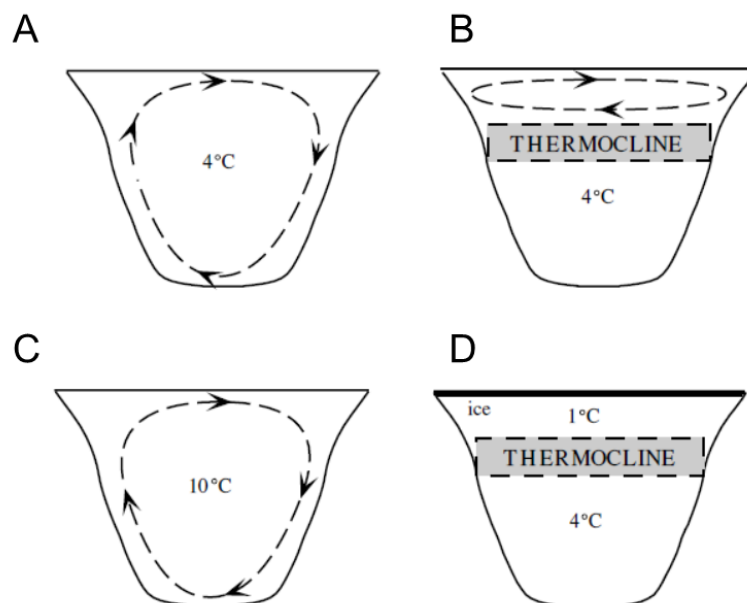
2 Literární přehled

2.1 Důležité vnější faktory ovlivňující ekosystém stojatých vod

2.1.1 Teplotní stratifikace

Zdrojem tepelné energie ve vodách je infračervená oblast slunečního záření (> 700 nm). Infračervené záření neprochází do větších hloubek, a proto jsou horní vrstvy teplejší než hlubší vrstvy. Teplá voda má oproti chladné vodě nižší hustotu a zůstává tak u povrchu. Teplotní rozvrstvení stojatých vod se nazývá stratifikace. Hlavními hybnými silami stratifikace jsou vítr a sluneční energie. Během stratifikace se oddělují masy vody lišící se teplotou a hustotou. Horní prohřátá vrstva vody, která je v přímém kontaktu s atmosférou, se nazývá epilimnion. V této míchané vrstvě se odehrávají důležité biologické děje ovlivňující například průhlednost vody. Pod epilimniem dochází k prudkému snížení teploty vody ve vrstvě zvané metalimnion, kde lze rozlišit také skočnou vrstvu vody (termoklina) vyznačující se největší změnou teploty. Pod metalimniem se nachází vrstva studené vody, hypolimnion, kam často nepronikne sluneční záření. Hloubka metalimnia se může během sezóny měnit například prohříváním vodního sloupce nebo působením větru (Kalff, 2002).

Dimiktická jezera, která se nacházejí v mírném pásu, se promíchávají dvakrát ročně, na jaře a na podzim. Během jarní cirkulace vody jsou živiny rovnoměrně distribuovány v celém vodním sloupci (obr. 1A). U hladiny dochází k prohřátí povrchové vrstvy vody a tvorbě epilimnia, který se postupně prohlubuje. Postupným ohříváním vody dochází k teplotnímu rozvrstvení vody v nádrži (obr. 1B). V osvětlené vrstvě blízko hladiny jsou spotřebovávány živiny, které jsou převáděny do těl organismů. Těla uhynulých organismů klesají pomalu na dno, společně s nimi klesají ke dnu i živiny v nich obsažené. S postupným ochlazováním nastává podzimní cirkulace (obr. 1C). Dochází při ní ke snižování rozdílů teplot mezi epilimniem a hypolimniem, kdy se epilimnion ochlazuje a brzy dosahuje hodnot metalimnia. Podzimní cirkulace začíná ochlazováním a mícháním celého vodního sloupce. Díky podzimní cirkulaci jsou živiny navraceny do horních vrstev nádrže. V zimních měsících zamrzají horní vrstvy vody a teplejší voda v nádrži (4 °C) se díky vyšší hustotě drží u dna. Tato vrstva je velmi důležitá pro přežití vodních organismů. V zimě není voda větrem promíchávána kvůli ledu. Tento jev, kdy je teplota vody u dna nádrže (4 °C) vyšší než teplota vody pod ledem (0 °C) nazýváme tzv. inverzní stratifikace (Kalff, 2002).



Obr. 1: Tepelný režim dimiktického jezera (Brönmark a Hansson, 2017). Na jaře (A) je promíchána voda v celém vodním sloupci nádrže. Díky postupnému ohřívání vody dochází v nádrži k teplotní stratifikaci (B). V horní prosvětlené vrstvě probíhají důležité biologické děje. Spotřebovávané živiny, které jsou zabudovávány do těl organismů klesají s uhynulými jedinci na dno nádrže. Při podzimní cirkulaci (C), dochází k ochlazení a promíchávání celé vodní nádrže. Teplota klesá až na 4 °C. Podzimní cirkulace navrácí živiny do horních vrstev nádrže. V zimě dochází k inverzní stratifikaci (D).

2.2 Vliv abiotických podmínek prostředí na biomasu organismů

Sezónní dynamika planktonu byla podrobně popsána předními planktonními ekology, kteří se zabývali výzkumem dimiktických nádrží. Jejich cílem bylo generalizovat sezónní vývoj fytoplanktonu a zooplanktonu v jezerech, nádržích a rybnících. Jednotlivá vodní tělesa představují odlišné klimatické, stratifikační a trofické podmínky, protože jsou ovlivňovány různými činiteli. Souhrnem dlouholetého výzkumu je tzv. PEG model (Plankton Ecology Group), který popisuje sezónní dynamiku vývoje fytoplanktonu a zooplanktonu ve slovním modelu (Sommer et al., 1986).

Během zimního období obvykle dochází ke snížení fotosyntézy (nižší množství slunečního záření, ledová a sněhová pokrývka). Proto mohou v tomto období získat převahu mixotrofní druhy. Mixotrofie je způsob výživy některých rostlin, řas či bičíkoviců, kteří dokáží kombinovat autotrofní a heterotrofní způsob výživy, popřípadě i fototrofní a chemotrofní způsob. Mixotrofie poskytuje konkurenční výhodu, díky které mohou mixotrofní organismy přežít v chladné vodě, kam dopadá málo slunečního záření. Mezi

typické mixotrofy patří například *Dinobryon* (Laybourn-Parry a Marshall, 2003). V polárních jezerech jsou svou mixotrofií známy i skrytěnky (Roberts a Laybourn-Parry, 1999; Marshall a Laybourn-Parry, 2002).

Vlivem stále se zvyšujícího podílu dopadajícího světla a přísunu živin (které přinese jarní míchání) dochází k nárůstu biomasy fytoplanktonu. V nádrži dominují řasy vyznačující se rychlým růstem (tzv. r-stratégové), které využívají dostupnosti živin. Mezi první jarní producenty patří například skrytěnky a malé centrické rozsivky. Skrytěnky jsou díky svému měkkému povrchu těla lehce stravitelné pro zooplankton. Tvoří tak důležitou složku potravy jarního zooplanktonu. Zvyšující se biomasa herbivorního zooplanktonu postupně zvyšuje svůj tlak na fytoplankton, jehož biomasa tudíž klesá. V tomto čase dochází k tzv. období čiré vody, kdy jsou řasy výrazně eliminovány zooplanktonem. Období čiré vody je tedy charakteristické vysokou biomasou zooplanktonu a nízkou biomasou fytoplanktonu provázenou vysokou průhledností vody. Toto období přežije zejména fytoplankton, který je pro zooplankton nepoživatelný, např. *Planctosphaeria gelatinosa*, *Volvox*, *Pandorina*, *Aphanizomenon*, *Microcystis* (Sommer et al., 1986). V období čiré vody začíná být herbivorní zooplankton limitovaný živinami. Dochází ke snižování velikosti a plodnosti zooplanktonních organismů, což vede ke snižování jejich populační hustoty a biomasy. Také žrací tlak planktivorních ryb negativně spolupůsobí na abundanci zooplanktonu. Zejména rybí plůdek je důležitým konzumentem zooplanktonu. Predací ryb na velkých filtrujících perloočkách dochází k opětovnému nárůstu fytoplanktonu a snížení průhlednosti vody (Sommer et al., 1986).

Se zvyšující se hustotou ryb se snižuje biomasa herbivorního zooplanktonu. Ryby zpravidla selektují větší potravu a vybírají si pro ně viditelný, větší zooplankton (Brooks a Dodson, 1965). Velikost zooplanktonních organismů se predčním tlakem ryb snižuje a v planktonu zůstanou menší jedinci. Díky snížení početnosti filtrujícího zooplanktonu, zejména velkých perlooček, mohou řasy rychleji růst a stávají se dominantní složkou nádrže. Nastává letní vrchol fytoplanktonu s vyšší druhovou bohatostí než v jarních měsících. Kromě malých druhů fytoplanktonu, které jsou spásány herbivorním zooplanktonem jsou přítomny i větší druhy, které nejsou vhodné ke konzumaci zooplanktonem. Převažují K-stratégové vyznačující se menší rychlostí růstu populace s lepším využíváním podmínek prostředí. V úživnějších rybnících může být letní vrchol fytoplanktonu doprovázený nárůstem sinic. Vysoká biomasa fytoplanktonu má velké nároky na živiny a díky tomu dochází k téměř úplnému vyčerpání rozpuštěného reaktivního fosforu. Růst zelených řas je tedy omezen fosforem i zooplanktonem, který zelené řasy konzumuje. Kompeticí

o jednotlivé živiny dochází ke změnám druhového složení fytoplanktonu. Nastalá situace ve vodním sloupci je výhodnější pro řasy, které nejsou vhodné jako potrava pro zooplankton (např. nepoživatelné koloniální řasy). Kompetice o fosfor vede k nahrazení zelených řas velkými rozsivkami, které jsou vhodné ke konzumaci zooplanktonem jen zčásti. Rozsivky mají velké nároky na množství oxidu křemičitého, po jeho vyčerpání dojde k nahrazení rozsivek např. velkými obrněnkami a sinicemi. Následuje vyčerpání dusíku, a to poskytuje vhodné podmínky pro rozmach organismů fixujících dusík – vláknitých sinic. Velké druhy herbivorních korýšů jsou nahrazeny menšími druhy a vířníky. Malé druhy jsou méně ohroženy predací ryb. Druhové složení zooplanktonu se v závislosti na různých faktorech mění po celé léto (Sommer et al., 1986). Biomasa zooplanktonu je proměnlivá, ale pozitivně koreluje s množstvím chlorofylu *a* (Dokulil a Herzig, 2009).

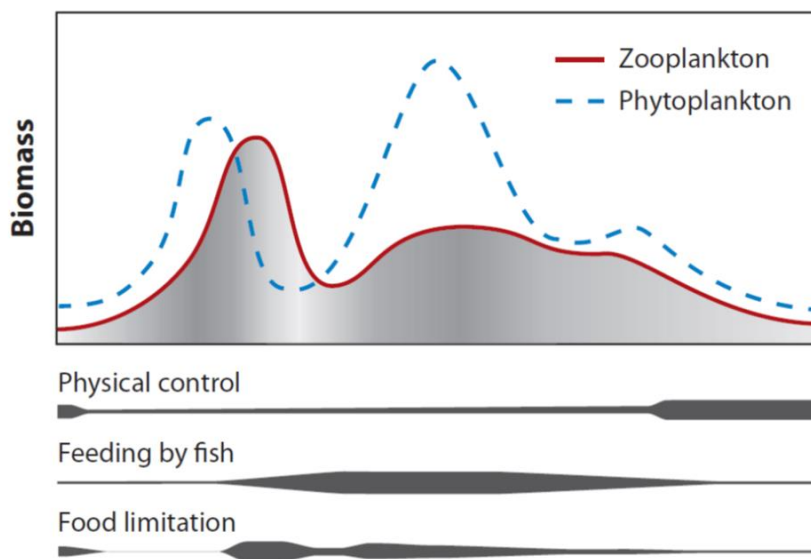
Na podzim dochází k míchání a ochlazení celého vodního sloupce. Míchání celého vodního sloupce vede k doplnění živin a ke zhoršení světelných podmínek ve vodním sloupci. Rozvíjí se fytoplankton, který je lépe adaptovaný na tyto změny. Vlivem hlubšího míchání se křemík a fosfor dostávají zpět do vodního sloupce. Přísun křemíku může opětovně podpořit biomasu rozsivek. Hlavní složkou podzimního fytoplanktonu jsou rozsivky a velké jednobuněčné a vláknité řasy. V závislosti na zvýšené kvantitě a potravy a také díky nižší predaci ryb dochází k růstu biomasy zooplanktonu – podzimnímu maximu – včetně velkých druhů perlooček (Sommer et al., 1986).

Poslední fází uzavírající sezónní cyklus je zimní stagnace. Nedostatek slunečního záření způsobuje snížení primární produkce, což vede ke snížení biomasy řas na zimní minimum. Následkem toho dochází k redukci herbivorů, u kterých se kvůli nedostatku potravy a klesající teplotě snižuje plodnost. Některé druhy vytváří v této době svá klidová stadia (např. sedélka u perlooček) jiné druhy začaly svá klidová stadia tvořit již dříve v sezóně (např. diapauza kopepoditů) (Sommer et al., 1986; Jeppesen et al., 2004).

PEG model byl v roce 2012 přehodnocen a významně rozšířen (Sommer et al., 2012). Zvláštní důraz byl kladen na další důležité mechanismy, které byly v minulosti z různých důvodů zanedbávány, nebo pouze okrajově zmíněny. Mezi takové patří například mikrobiální potravní síť, parazitismus, přezimování, limitace dostupností kvalitních živin a celkový vliv na vyšší trofickou úroveň (Sommer et al., 2012). Klasické eutrofní a oligotrofní nádrže, kde nebyl brán tak velký zřetel na přezimování zooplanktonu, byly rozděleny do několika podskupin podle velikosti rybí obsádky. Například nádrže s nízkou rybí obsádkou se vyznačují významným přezimujícím zooplanktonem. Zvýšená biomasa zooplanktonu v zimě je zde také podpořena vyššími teplotami během zimy. Naopak nádrže

s nadměrným počtem ryb vykazují nízký výskyt velkých jedinců zooplanktonu po celý rok. Dále bylo zjištěno, že malé druhy fytoplanktonu jsou vyžírány filtrací perlooček rodu *Daphnia*, zatímco větší druhy fytoplanktonu jsou pravděpodobně více konzumovány klanonožci. Avšak citlivost zooplanktonu na rybí predaci se stále zvyšuje se zvyšující se velikostí zooplanktonu. Pokud v nádrži převažují velké druhy zooplanktonu, mohou být doprovázeny malou biomasou menších druhů, avšak s velkou produktivitou na jedince (Sommer et al., 2012).

Některé novější studie zabývající se PEG modelem poukazují na to, že fyzikální vlastnosti vody (teplota, dostupnost světla, vodivost, narušování sedimentu) mohou mít větší vliv na složení fytoplanktonu a celkovou biomasu než podmínky biologické. To platí zejména v zimě. Celkově se ukázalo, že důležitost a načasování biologických i fyzikálních omezení je v jednotlivých nádržích velmi individuální. Nádrže se mohou zdát stejné, avšak liší se biomasou i skladbou fytoplanktonního i zooplanktonního společenstva (Padišák et al., 2010).



Obr. 2: PEG model popisující sezónní průběh zooplanktonu (šedá oblast lemovaná plnou červenou čarou) a fytoplanktonu (čárkovaná modrá čára) v dimiktickém jezeře. Pod modelem jsou zdůrazněné faktory, které ovlivňují celkovou biomasu zooplanktonu a fytoplanktonu. Z modelu je zřetelné, že fyzikální faktory ovlivňují nádrž nejvíce v zimě. Na jaře pak pozorujeme nárůst fytoplanktonu a následně i zooplanktonu, po kterém následuje období tzv. čiré vody. Zatížení rybí predací je zde největší v letních měsících (převzato ze Sommer et al., 2012).

2.2.1 Monomiktické nádrže

Monomiktická jezera se oproti dimiktickým míchají pouze jednou za rok, a to v létě (studená monomiktická jezera) nebo v zimě (teplá monomiktická jezera). Mezi teplé monomiktické nádrže patří vodní nádrž Slapy, kde míchání probíhá zhruba od podzimu do počátku jara (obr. 6).

Pace (1982) popisuje abundanci, biomasu a sezónní vývoj planktonních nálevníků na malém monomiktickém jezeře. Zjistil, že struktura a zastoupení nálevníků se lišilo zejména v období zimního míchání a letní stratifikace. Během období míchání (listopad–březen) dominovalo několik málo druhů nálevníků, zatímco ve fázi letní stratifikace bylo zastoupení rozmanitější. Nejvyšší hustota zastoupení planktonních nálevníků byla od srpna do října s vrcholem v listopadu. Velmi důležitou roli hraje i koncentrace vhodných zdrojů, která je klíčová pro abundanci a strukturu nálevníků (Pace, 1982).

Abundance, biomasa a sezónní posloupnost zooplanktonu byla také zkoumána v eutrofním, monomiktickém jezeře Oglethorpe. Výzkum zde probíhal 13 měsíců. Ze získaných dat byla zjištěna inverzní korelace mezi abundancemi vířníků a zooplanktonních korýšů. Vířníci dominovali v měsících červen–září (> 69%), zatímco ve zbytku roku dominoval zooplankton korýšů (>89%). Nejvyšší zastoupení korýšů bylo v říjnu a v květnu. Nejhojněji zde z korýšů byli zastoupeni *Diatomus siciloides* a *Daphnia parvula* (Orcutt, 1984).

V jezeře Oglethorpe dominují zooplanktonní korýši zejména v zimě, v průběhu léta je biomasa korýšů vzácná. Několikanásobně nižší populace zooplanktonu od jara do začátku podzimu byla pravděpodobně způsobena predátory. Nízká teplota vody od pozdního listopadu do března byla primárním faktorem ovlivňujícím růst *Daphnia* v tomto období. Jedná se však jen o krátké období (týdny) během chladnějších zim. Od dubna do začátku listopadu byla populace ovlivněna omezenými zdroji potravy. Růst populací hrotnatek je vždy omezen dostupností potravních zdrojů; ve vodním prostředí tedy v čase nízké biomasy fytoplanktonu (Sommer et al., 1986; Saunders et al., 1999).

2.3 Vliv planktivorních ryb

Druhové složení a biomasa zooplanktonu závisí na teplotě vody, dostupnosti potravy, predaci a vzájemné konkurenci jednotlivých skupin a druhů zooplanktonu (Gliwicz, 1985; Sterner, 1989). Zooplankton tvoří různě velkou součást potravy našich planktivorních ryb. Nicméně všechna juvenilní stádia našich ryb jsou významnými konzumenty zooplanktonu. Zejména perloočky představují cennou součást potravy planktonožravých ryb. Velké perloočky jsou oproti ostatnímu zooplanktonu větší a viditelnější potravou. Perloočky mohou být kompletně eliminovány rybí predací a nahrazeny menšími druhy zooplanktonu, jako jsou například vířníci (Macháček, 2001). Zejména v letních měsících je rybí predace důležitým faktorem snižujícím biomasu a velikostní strukturu zooplanktonu. Tehdy zooplankton vyvíjí nižší tlak na fytoplankton a průhlednost vody následně klesá (Jeppesen et al. 2004). Bez ohledu na množství dopadajícího světla, vede přítomnost ryb ke snížení biomasy korýšů, nahrazení velkých druhů korýšů menšími a vysoké biomase vířníků. Světlo ovlivňuje zejména biomasu fytoplanktonu, efekt rybí predace na fytoplankton je celkově malý (Bramm et al., 2009). Pro zvýšení pravděpodobnosti přežití může zooplankton v tomto období využít úkryt mezi makrofyty nebo v temném hypolimniu. V zimě úbytkem a rozkladem makrofyt přichází zooplankton o svá útočiště mezi porostem (Jeppesen et al. 2004, Lampert et al. 2010).

Sladkovodní organismy přijímají informace o vnějších podmínkách prostředí mimo jiné i pomocí chemických látek. Látky signalizující přítomnost predátora se nazývají kairomony a jejich chemické složení není doposud dostatečně známé. Díky kairomonům pozná živočich přítomnost dravce a může spustit obranný mechanismus. Perloočky rodu *Daphnia* rozlišují mezi kairomony bezobratlých predátorů a ryb a díky tomu se mohou lépe přizpůsobit aktuální hrozbě. Mezi obranné mechanismy patří například růst týlních zubů potomkům perlooček, které pravděpodobně slouží k obraně proti dravým larvám koreter (Macháček, 2001).

Obrannou strategií perlooček proti velikostní selektivní predaci vizuálně se orientujícím predátorům, rybám, je zmenšení velikosti potomků. Planktivorní ryby dávají selektivně přednost velkému a dobře viditelnému zooplanktonu (Brooks a Dodson, 1965). Čím menší jedinec, tím větší šance nebýt predátorem spatřen a polapen. Zejména v létě souvisí snížená velikost perlooček se zvýšenou rybí predací (Hrbáček et al., 1962; Brooks and Dodson, 1965). Menší perloočky nemají tak velkou filtrační schopnost jako větší jedinci, s čímž souvisí zvýšení biomasy fytoplanktonu a následné zhoršení průhlednosti vody

(Brooks a Dodson, 1965). Je-li rybí predace intenzivní, mění se také struktura zooplanktonu. Zooplankton je v době intenzivní rybí predace složen z menších druhů perlooček, vířníků a klanonožců (Christoffersen et al., 1993). Velikost potomstva se lineárně snižuje se vzrůstající hladinou kairomonů v nádrži. Perloočky dokáží přizpůsobit své tělesné dispozice různým úrovním kairomonů a tím i různým hustotám ryb v nádrži (Reede, 1995; Macháček, 2001).

Další možností úkrytu perlooček za denního světla je skrývání v hlubších částech nádrže. Názory na tento pohyb však nejsou jednotné, velkou roli při pohybu perlooček do hloubky představuje změna světla, pravdou ale je, že pohyb perlooček je větší ve vodě obsahující kairomony. Mezi rozsahem pohybu a hustotou ryb v nádrži byla zjištěna přímá úměrnost (Macháček, 2001).

2.4 Způsob rozmnožování klíčových druhů sladkovodního zooplanktonu

Mezi tři hlavní skupiny sladkovodního zooplanktonu patří klanonožci (Copepoda), perloočky (Cladocera) a vířníci (Rotifera). Klanonožci se dále rozlišují na buchanky (Cyclopoida) a vznášivky (Calanoida). Ve své práci jsem se zabývala perloočkami a klanonožci.

2.4.1 Klanonožci (Copepoda)

Klanonožci tvoří jednu z největších a nejpočetnějších skupin organismů na Zemi vůbec. To platí zejména v mořských biotopech. V epilimniu sladkovodních jezer je jejich druhová bohatost obvykle poměrně nízká.

Téměř všechny druhy klanonožců jsou gamogenetické. Samci klanonožců jsou menší, dožívají se kratšího věku než samice a spermie předávají samicím ve spermatoforech. Vajíčka nosí samice při sobě ve váčcích (ovisacích) po celou dobu jejich vývoje. Doba embryonálního vývoje je zcela závislá na teplotě okolní vody. Buchanky mají dva ovisaky, kdežto vznášivky obvykle pouze jeden. Z vajíček se líhnou naupliové larvy, jejichž vývoj je vždy nepřímý. Než se z naupliové larvy stane dospělec, musí projít šesti kopepoditovými vývojovými stádii, kdy se při každém svlékání (ekdyzi) zvyšuje počet tělních článků jedince. V nepříznivém období tvoří buchanky klidová stádia, ve IV. kopepoditovém stádiu se obalí slizovým obalem a uloží do bahna, ze kterého se na jaře dostávají zpátky do vodního sloupce.

2.4.2 Perloočky (Cladocera)

Většina sladkovodních druhů perlooček jsou herbivoři, jen několik málo druhů perlooček se živí dravě. Zejména perloočky rodu *Daphnia* (hrotnatky) jsou díky vysokému filtračnímu potenciálu považovány za velmi důležité druhy potravních řetězců, tzv. *keystone species*.

Perloočky se rozmnožují cyklickou rodozměnou. Jedná se o střídání partenogenetického a gamogenetického rozmnožování. Za příznivých podmínek převažuje rychlý partenogenetický způsob rozmnožování, které dá vzniknout geneticky identickým jedincům. Vajíčka jsou ukládána do zárodečného prostoru, kde probíhá celý jejich vývoj. Po ukončení embryonálního vývoje jsou jedinci uvolněni ze zárodečného prostoru během ekdyze. Gamogenetický způsob rozmnožování obvykle vede k tvorbě trvalých vajíček (sedélek), které slouží k přečkání nepříznivého období. Sedélko (epipium) vzniká oplozením haploidního vajíčka. Pokud nedojde k oplození jsou haploidní vajíčka resorbována (zanikají).

2.5 Vliv teploty na biomasu organismů

Jedním z klíčových faktorů ovlivňujícím sezónní vývoj plodnosti zooplanktonu je teplota. V našich zeměpisných podmínkách jsou pro zimní období specifické nízké teploty. Teploty v zimě klesají pod bod mrazu, což vede k vytvoření ledové pokrývky. Díky jedinečným vlastnostem molekul vody má led menší hustotu než voda, proto plave na povrchu jezera, což umožňuje přežití organismů žijících ve vodě. Nízké teploty v zimě zpomalují metabolismus všech organismů, nádrže vykazují snížení intenzity fotosyntézy a dýchání, celková primární produkce je tedy v zimě nízká. Led se sněhovou pokrývkou vlivem nedostatku světla negativně ovlivňuje biomasu veškerého zooplanktonu, zhoršuje kyslíkové a potravní podmínky v nádrži. Tyto faktory poté ovlivňují druhové složení a abundanci zooplanktonu (Chen a Folt, 1996). Nízké teploty jsou nepříznivé zejména pro herbivorní zooplankton. Pokud se teplota vody pohybuje kolem 4 °C, dochází ke zpomalení metabolismu, růstu a vývoje. Produkce potomstva se snižuje nebo úplně chybí (Lampert et al., 2010). Útlum metabolismu při nízkých teplotách a při nedostatku zdrojů zvyšuje délku života zooplanktonu. Také metabolismus planktivorů je značně utlumen a snižuje se tak jejich predace vůči zooplanktonu. Zooplankton může díky snížené predaci planktivorů a fyziologické dlouhověkosti přežít zimu i při úplné absenci reprodukce (Lampert et al., 2010). Nedostatek fotosynteticky aktivního záření je kritický zejména pro fytoplankton, na kterém je zooplankton závislý. Populace zooplanktonu v zimním období je ovlivněna nejen

klimatickými podmínkami, ale také množstvím přeživší zimní populace, tzn. čím více přeživších dospělých jedinců do zimy, tím vyšší biomasa zooplanktonu v zimě (Dokulil a Herzig, 2009). Teplota vody v dubnu, květnu a červnu pozitivně koreluje s biomasou perlooček a klanonožců a naopak negativně koreluje s biomasou zimních vířníků. Z toho lze usuzovat, že optimální teplota pro růst a rozmnožování organismů není pro všechny druhy stejná (Blank et al., 2009).

Klimatické modely předpovídají zejména posunutí nástupu jara a zvýšení podzimních teplot. Tato skutečnost bude významně ovlivňovat přezimovací strategie zooplanktonu a jarní fenologii organismů jezer mírného pásu. Teplota je důležitý faktor, který stimuluje produkci klidových stádií nebo probuzení z dormance. Odpověď vodních organismů na předpovídané zvyšování podzimních teplot závisí na velikosti oteplování a na citlivosti organismů v různých obdobích (Korpelainen, 1986; Stirling a McQueen 1986; Sullivan a McManus, 1986; Marcus, 1987). Podzimní oteplování by z dlouhodobého hlediska mohlo změnit geografickou diverzitu druhů. Výzkum prováděný na *Epischura lacustris* a *Daphnia catawba* poukazuje na to, že na rozšiřování těchto druhů mohou mít vliv teploty vyšší než 15 °C. Klidová stadia vajíček *E. lacustris* mohou být vlivem vyšších teplot stimulována k líhnutí již na podzim. Z toho vyplývá, že nedosáhnou dospělosti před zimou a část populace vylíhlá z vajíček na podzim zanikne. Sexuální reprodukce *D. catawba* by mohla přejít z pohlavní na nepohlavní. Touto změnou by mohlo dojít ke snížení produkce trvalých vajíček (Chen a Folt, 1996).

Délka vývoje embryí zooplanktonu je druhově specifická a negativně závislá na teplotě. Esslová (1959) uvádí, že vývoj embryí *D. pulex* není závislý na jejich velikosti ani na výživě samice, ale především na teplotě. Dnes víme, že dalším důležitým faktorem spoluurčujícím délku vývoje vajíček je také koncentrace živin. Snížení koncentrace živin vede k prodloužení doby vývoje, snížení velikosti potomstva a vyšší úmrtnosti (Koch et al., 2017).

Snížení teploty způsobuje výrazné zvýšení doby potřebné k vývoji embryí. Například celková délka vývoje embryí *Daphnia pulex* při teplotě 20 °C je přibližně 2,6 dne na rozdíl od 26 dnů embryonálního vývoje při teplotě 2–4 °C (Esslová, 1959). Embrya vyvíjející se při teplotě vody 20 °C byla na konci vývoje větší, než embrya vyvíjející se při teplotě 2–4 °C nebo 28 °C (Esslová, 1959). Čím větší druh perlooček, tím delší doba embryonálního vývoje. Obecně platí, že vývoj embryí perlooček trvá déle než vývoj embryí klanonožců (Bottrell, 1975). Klanonožci jsou schopni embryonálního vývoje v rozmezí teplot od 1,4 °C do 27,3 °C. Nejnižší mortalita vajíček klanonožců byla zaznamenána při 20 °C (Herzig, 1983,

Koch et al., 2017). Při zvýšení teploty dochází nejen ke snížení doby potřebné k vývoji embryí, ale také ke snížení velikosti potomstva.

Maier (1989) rozděluje klanonožce na dvě skupiny. První skupina je přizpůsobená podmínkám studené vody a zahrnuje druhy *Cyclops vicinus* a *Diacyclops bicuspidatus*. Druhá skupina, která je přizpůsobena podmínkám teplé vody zahrnuje druhy *Acanthocyclops robustus*, *Mesocyclops leuckarti* a *Thermocyclops crassus*. Druhy přizpůsobené teplotám studené vody vykazovaly rychlejší vývoj embryí při teplotě 5–15 °C, než druhy přizpůsobené chladnějším teplotám vody. Vajíčka buchanky *T. crassus* se vyvíjejí při vyšších teplotách rychleji než zbylé dva druhy přizpůsobené teplým vodám. Při teplotách 10 °C a méně neprodukovaly *T. crassus* žádná vajíčka (Maier, 1989).

2.6 Souhrn literární rešerše

Nejpříznivější podmínky pro rozvoj zooplanktonu a nejvyšší plodnosti budou planktonní korýši vykazovat v jarních měsících, zejména díky dostatku vhodné potravy. Nemalá abundance zooplanktonu je ve Slapech přítomna i v zimním období právě díky monomixii.

Během sezóny se bude plodnost, abundance a velikost zooplanktonu snižovat. Zejména v letních měsících, kdy je zooplankton limitovaný rybami. Na podzim se pozvedne biomasa požitelného fytoplanktonu a následně nastane podzimní maximum zooplanktonu. V zimě bude plodnost zooplanktonu vlivem snížené teploty a nedostatku potravy nižší než ve zbylých částech roku.

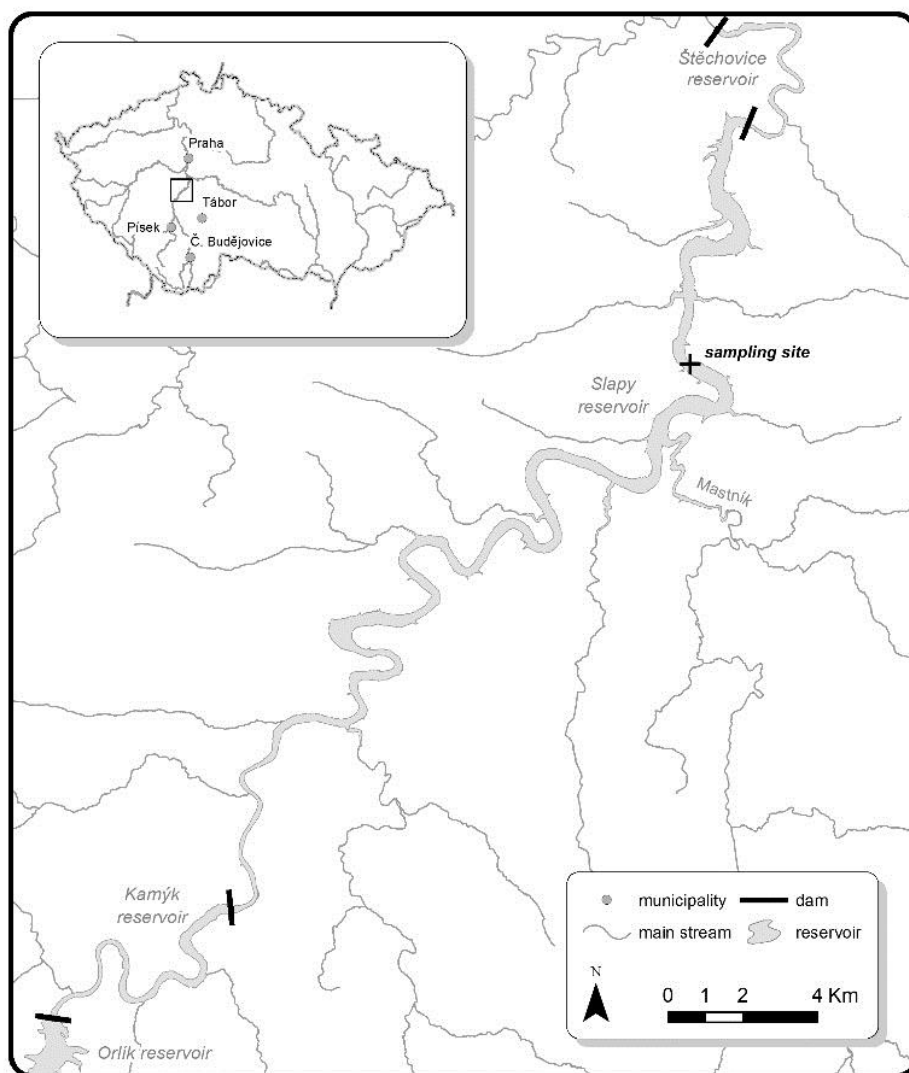
3 Metodika

3.1 Popis lokality: Vodní dílo Slapy

Přehradní nádrž Slapy je součástí Vltavské kaskády a byla vystavena v letech 1949–1955. Betonová hráz je dlouhá 260 m a vysoká 67,5 m nad své základy. Průtok přehrady je využíván k výrobě elektrické energie, odběrům pitné a průmyslové vody a při nadlepšování průtoků v plavební dopravě.

Vodní nádrž se nachází na řece Vltavě ve Středočeském kraji. Odběrové místo bylo nedaleko obce Nebřich u Živohošťského mostu, kde se nachází terénní stanice Hydrobiologického ústavu Biologického centra AV ČR (GPS 49°45'58.761"N, 14°24'51.482"E; obr 3).

Slapy jsou díky své rozloze (11,626 km²) šestou největší přehradou v České republice. Délka vodní nádrže je 43 km a maximální hloubka dosahuje až 58 m. Celkový objem činí 269,3 mil. m³.



Obr. 3: Vodní dílo Slapy s vyznačením konkrétního místa odběru vzorků (autor Stanislav Grill).

3.2 Odběr a zpracování vzorků

Vzorky byly odebrány v rámci pravidelných 3-týdenních odběrů HBÚ v průběhu roku 2016. Odběr zooplanktonu probíhal pomocí planktonní sítě o velikosti oček 200 μm vybavené Apsteinovým nástavcem. Vzorky zooplanktonu byly dva: jeden pro stanovení početností zooplanktonu a druhý pro analýzu plodností. Planktonní síť byla spuštěna do hloubky 40 m a následně vytažena k hladině. Vždy byly provedeny dva vertikální tahy sítě pro stanovení početností a jeden další pro analýzu plodností. Byly tak odebráni jedinci z celého vodního profilu. Vzorek pro stanovení početností byl převeden do vzorkovnice a následně zafixován 40% formaldehydem do finální koncentrace 4% formaldehydu ve

vzorku. Vzorek určený k analýze plodností byl fixován cukerným formaldehydem (koncentrace 4,5% formaldehydu a 4,2% cukru). Vzorek určený ke stanovení početnosti korýšů byl analyzován metodou mikroskopického počítání podvzorků o přesném objemu v Sedgwick-Rafterově počítací komůrce (Edmonson, 1971).

Pro dokreslení celkového stavu a podmínek nádrže byly také každé tři týdny měřeny i fyzikálně-chemické parametry a biomasa fytoplanktonu. Z naměřených hodnot byla sestavena tabulka s průměrnými hodnotami (Tab. 1). Naměřené hodnoty byly rozděleny do tří klíčových období v nádrži: míchání od počátku roku, stagnace a míchání do konce roku.

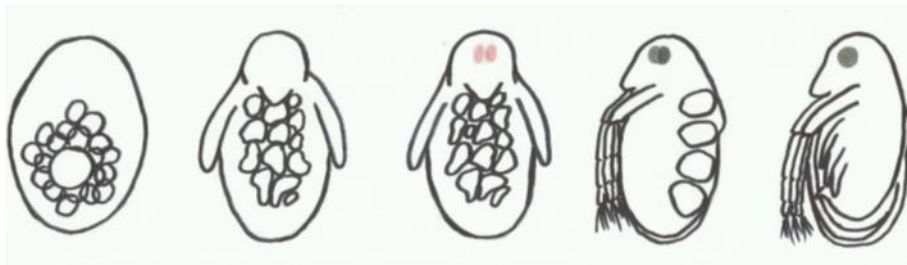
Ze sedimentovaného vzorku určeného pro analýzu plodností byla opatrně odsáta část supernatantu. Odsátí bylo provedeno odsávačkou z prostoru mezi hladinou a usazenými organismy tak, aby nedošlo ke zviření sedimentované části vzorku. Zbytek byl kvantitativně převeden do linkované Petriho misky a naředěn destilovanou vodou. Veškerá manipulace probíhala velmi opatrně, aby nedocházelo k uvolňování embryí.

Ze vzorku byly k analýze plodností vybírány buchanky *Cyclops vicinus* a vznášivky *Eudiaptomus gracilis* s ovisaky a perloočky *Daphnia* gr. *longispina* s vajíčky či embryi v zárodečném prostoru. Planktonní korýši byli vybíráni náhodně do počtu 20 jedinců. U vzorků s nižším počtem jedinců byli vybíráni všichni dostupní jedinci.

Samice s vajíčky či embryi byly pinzetou uchopeny za antény či antenuly a přeneseny na krycí sklíčka do kapky vody. Po přenesení jedinců na sklíčka byl pod mikroskopem na zvětšení 4x determinován druh, změřena velikost těla jedinců (*longitudo corporis*, LC) a popř. délka spiny u perlooček (*longitudo spinalis*, LS). Dále byl pod stereomikroskopem určen počet embryí, popř. stádium embryí u perlooček. Hlava perloočky byla přidržena jehlou a druhou jehlou byla opatrně vybrána embrya ze zárodečného prostoru perloočky. Poté byla spočítána a určena stádia embryí. Stádia byla rozlišena do pěti skupin (obr. 4). Rozlišení jednotlivých stádií bylo inspirováno prací Esslové (1959). První stádium je pouze ovál s tukovými zásobami uvnitř. U druhého stádia je již náznak hlavy a antén. Třetí stádium je velmi podobné druhému, ale liší se viditelností dvou růžových očí. Toto stádium bylo často nutné ověřit pod mikroskopem. Čtvrté stádium má lépe organizovaný vnitřní prostor těla a dvě černé oči, které mohou být částečně srostlé. Páté stádium má již plně diferencovaný vnitřek těla a jedno černé kulaté oko.

Klanonožci byly obdobně jednotlivě přendány na krycí sklíčka a změřeny od hlavy po konec posledního zadečkového článku. Ovisaky klanonožců byly odděleny jehličkami, rozvolněny a následně byla spočítána vajíčka. Vývojová stádia nebyla u klanonožců

určována. Zpracovaný vzorek byl kvantitativně převeden do lahvičky a zafixován formaldehydem.



Obr. 4: Rozlišená vývojová stádia embryí druhu *D. gr. longispina* (převzato ze Zemanová, 2015).

4 Výsledky

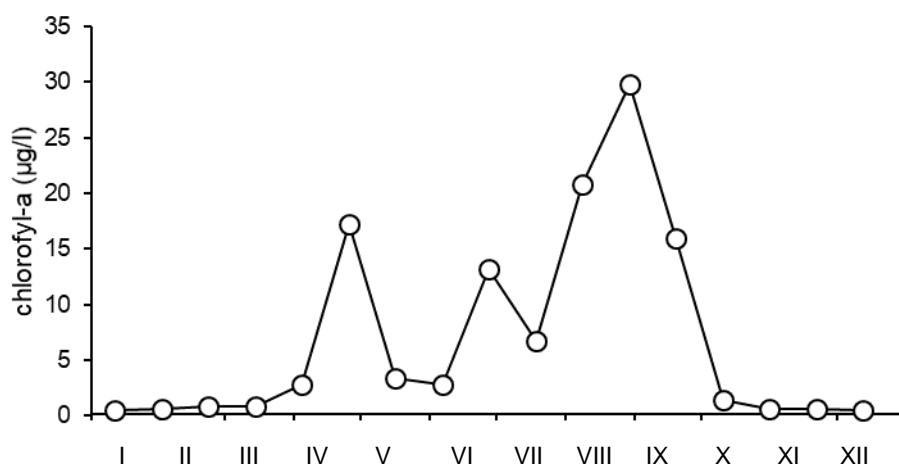
V průběhu roku 2016 byly sledovány abundance, plodnosti a velikosti jedinců dominantních taxonů koryšů Slapské nádrže, buchanky *C. vicinus*, vznášivky *E. gracilis* a perloočky *D. gr. longispina*. U hrotnatek bylo také zjišťováno vývojové stádium embryí.

4.1 Podmínky prostředí

V době stagnace bylo naměřeno více fytoplanktonu než ve zbylých měsících roku. Teplota vodního sloupce byla nejnižší od počátku roku. Množství celkového fosforu bylo oproti letní stagnaci vyšší v období míchání nádrže (Tab. 1).

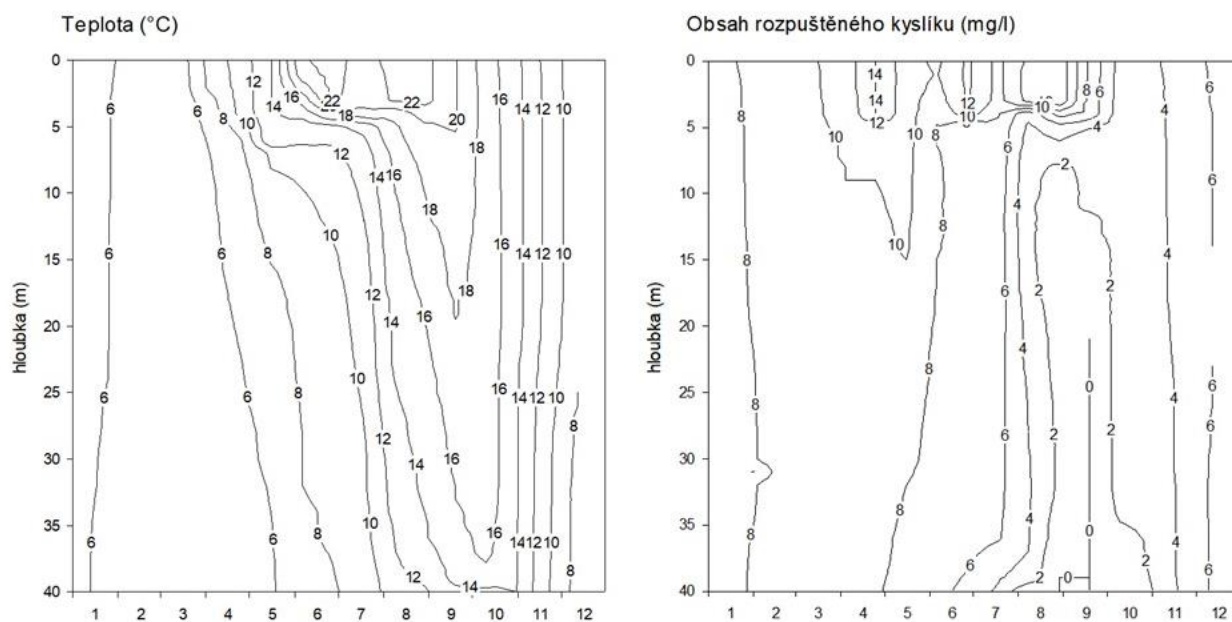
Tab. 1: Tabulka průměrných hodnot biomas fytoplanktonu a naměřených fyzikálně-chemických parametrů nádrže pro rok 2016. DOC – rozpuštěný organický uhlík, POC – partikulovaný organický uhlík, VP – celkový fosfor, PON – partikulovaný organický dusík, DON – rozpuštěný organický dusík. Udávaná teplota je průměrná teplota celého vodního sloupce 0–40 metrů.

Měřené parametry	Míchání od počátku roku (11.1.–4.4.)	Stagnace (25.4.–19.9.)	Míchání do konce roku (10.10.–12.12.)
koncentrace chlorofylu <i>a</i> (µg/l)	1,1 ± 0,8	13,7 ± 8,7	0,8 ± 0,4
biomasa fytoplanktonu (mg/l)	0,2 ± 0,1	2,1 ± 1,6	0,1 ± 0,1
biomasa fytoplanktonu < 40 µm	0,1 ± 0,1	1,5 ± 1,5	0,1 ± 0,1
teplota vodního sloupce (°C)	5,5 ± 0,8	12,1 ± 3,7	12,7 ± 3,4
průhlednost (m)	3,5 ± 0,4	2,9 ± 1,5	3,3 ± 0,4
DOC (mg/l)	6,7 ± 0,4	6,5 ± 0,7	7,5 ± 0,5
POC (mg/l)	0,3 ± 0,1	1,2 ± 0,8	0,2 ± 0
VP (µg/l)	48,1 ± 2,1	25,3 ± 8,2	61,1 ± 4,8
PON (mg/l)	0,04 ± 0,01	0,19 ± 0,08	0,03 ± 0,01
DON (mg/l)	0,58 ± 0,03	0,65 ± 0,03	0,6 ± 0,03



Obr. 5: Množství ($\mu\text{g/l}$) naměřeného chlorofylu *a* v průběhu roku 2016.

Velký nárůst koncentrace chlorofylu *a* byl zaznamenán v dubnu. V květnu došlo k viditelnému snížení chlorofylu *a*. Minimum bylo zaznamenáno od konce října do března (obr. 5). Nejvyšší koncentrace naměřeného chlorofylu *a* byla na přelomu srpna a října (obr. 5).



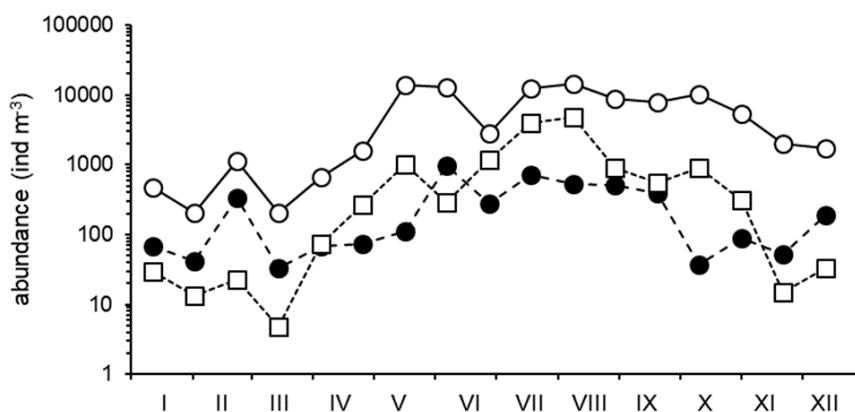
Obr. 6: Vertikální profil teploty (levý panel, $^{\circ}\text{C}$) a obsahu rozpuštěného kyslíku (pravý panel, mg l^{-1}) u odběrového místa VN Slapy v roce 2016.

Podzimní míchání vodního sloupce započalo přibližně v polovině října, kdy dosahovala teplota vody 16 °C. Teplota při postupném ochlazování vody klesla v lednu až na 6 °C, tato teplota byla stejná až do dubna. V následujících měsících se teplota vody zvyšovala. V létě se v nádrži tvoří vrstvy různě teplé (a husté) vody. Horní prohřátá vrstva (epilimnion) se v tomto období prohlubuje až do pěti metrů od hladiny nádrže. Probíhají zde důležité biologické děje (fotosyntéza, respirace, atd.). Studená voda zůstává u dna nádrže (obr. 6, levý panel). Míchání probíhá jednou ročně, od podzimu do jara, teplota je v tomto období stabilní v celém vodním sloupci (obr. 6, levý panel). S přibývajícím časem teplota nádrže klesne až na 6 °C (březen). V dubnu se voda vlivem slunečního záření ohřívá na teplotu 8 °C. V následujících měsících se teplota nádrže zvyšuje a v nádrži vzniká teplotní stratifikace. (obr. 6, levý panel).

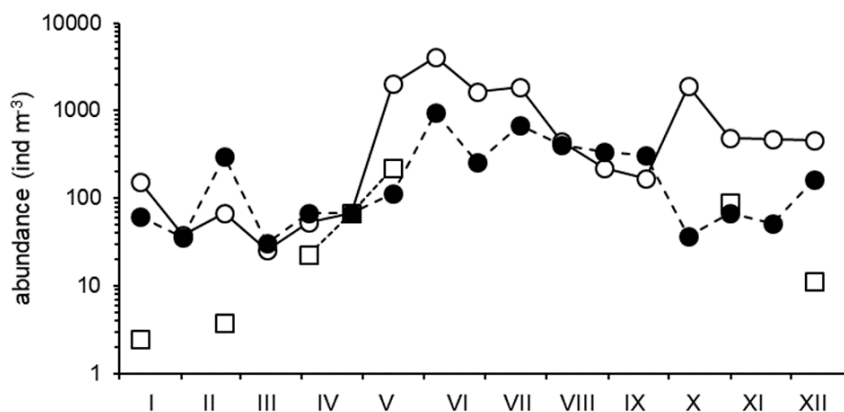
Koncentrace rozpuštěného kyslíku byla stejná v celém vodním sloupci od ledna do konce března, kdy se začalo ustalovat stabilní epilimnion (obr. 6, pravý panel). V jarních měsících se množství rozpuštěného kyslíku v celém profilu vodní nádrže zvyšuje. Obsah rozpuštěného kyslíku je směrem k hladině vyšší než v hlubších vrstvách nádrže, to je způsobeno primární produkcí fytoplanktonu (obr. 6, pravý panel). V září se po promíchání vodního sloupce vymíchala spodní anoxická voda do celého sloupce a nastalo sezónní minimum koncentrace kyslíku. Z grafu je také patrná anoxie u dna, která v nádrži nastala v září (obr. 6, pravý panel).

4.2 Sezónní dynamika zooplanktonu

Abundance celkového zooplanktonu byla celkově od dubna do října vyšší oproti zimním měsícům (obr. 7). Jarní maximum abundance zooplanktonu (zejména perlooček) od počátku dubna (obr. 7) způsobilo tzv. období čiré vody, kdy je významně potlačena biomasa fytoplanktonu (obr. 5).



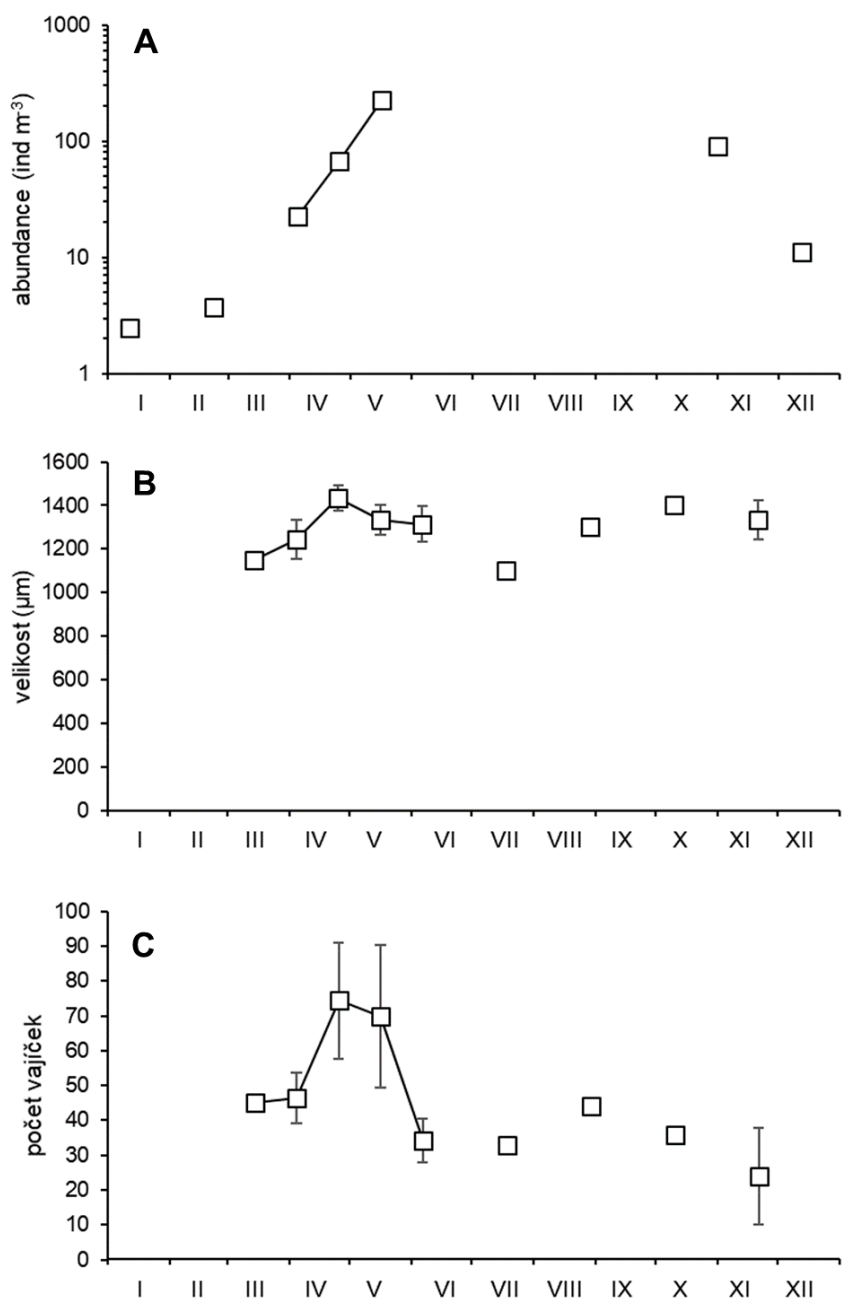
Obr. 7: Celková abundance (ind m³) zooplanktonu za rok 2016. Data jsou pro větší přehlednost zlogaritmovaná. Plná kolečka – abundance vznášivek, prázdná kolečka – abundance perlooček, čtverečky – abundance buchanek.



Obr. 8: Abundance (ind m³) *C. vicinus*, *D. gr. longispina* a *E. gracilis* v roce 2016. Data jsou pro větší přehlednost zlogaritmovaná. Plná kolečka – abundance *E. gracilis*, prázdná kolečka – *D. gr. longispina*, čtverečky – *C. vicinus*.

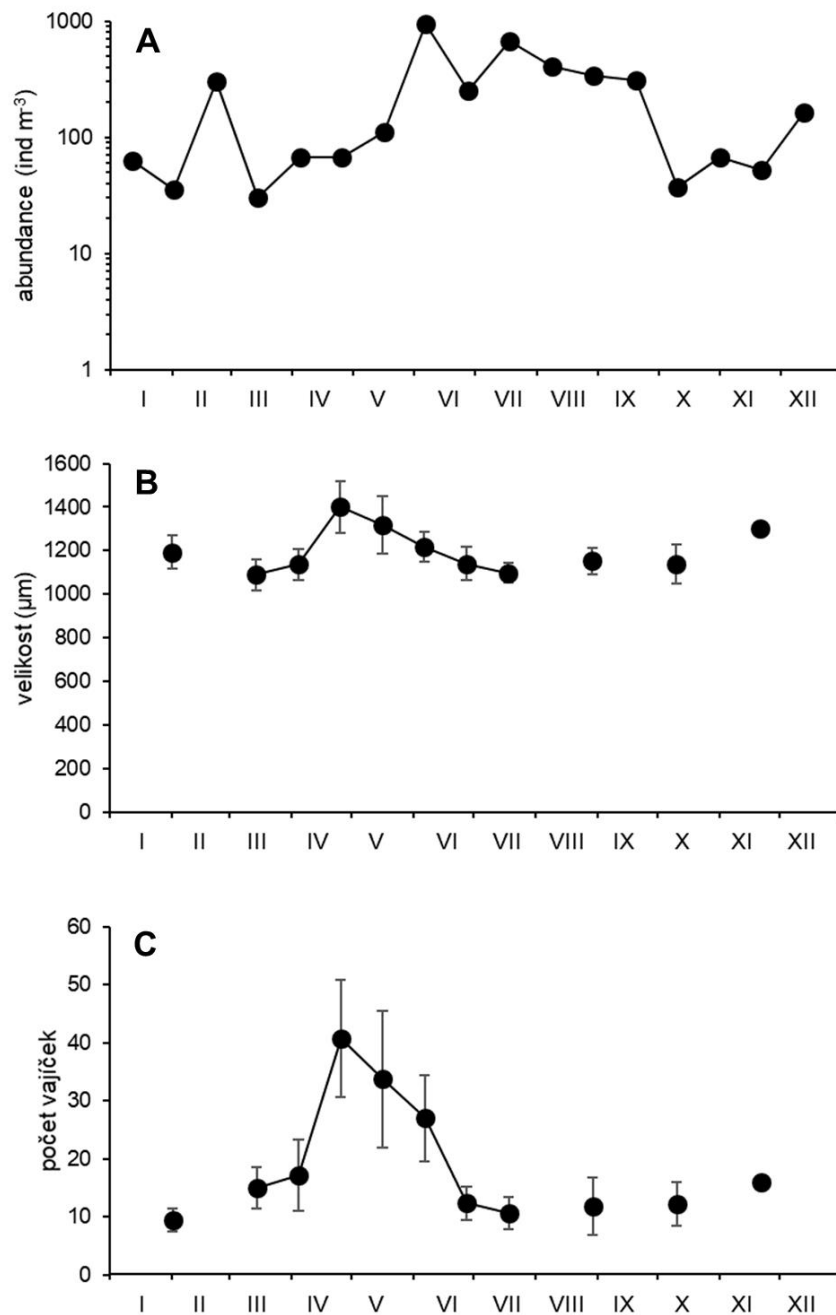
Od počátku června do poloviny října nebyly buchanky *C. vicinus* nacházeny. Buchanky *C. vicinus* se v nádrži vyskytovaly od počátku roku do května a poté až od konce října (obr. 8). Naproti tomu druhy *D. gr. longispina* a *E. gracilis* byly nacházeny v průběhu celého roku (obr. 8).

4.3 Analýza plodností



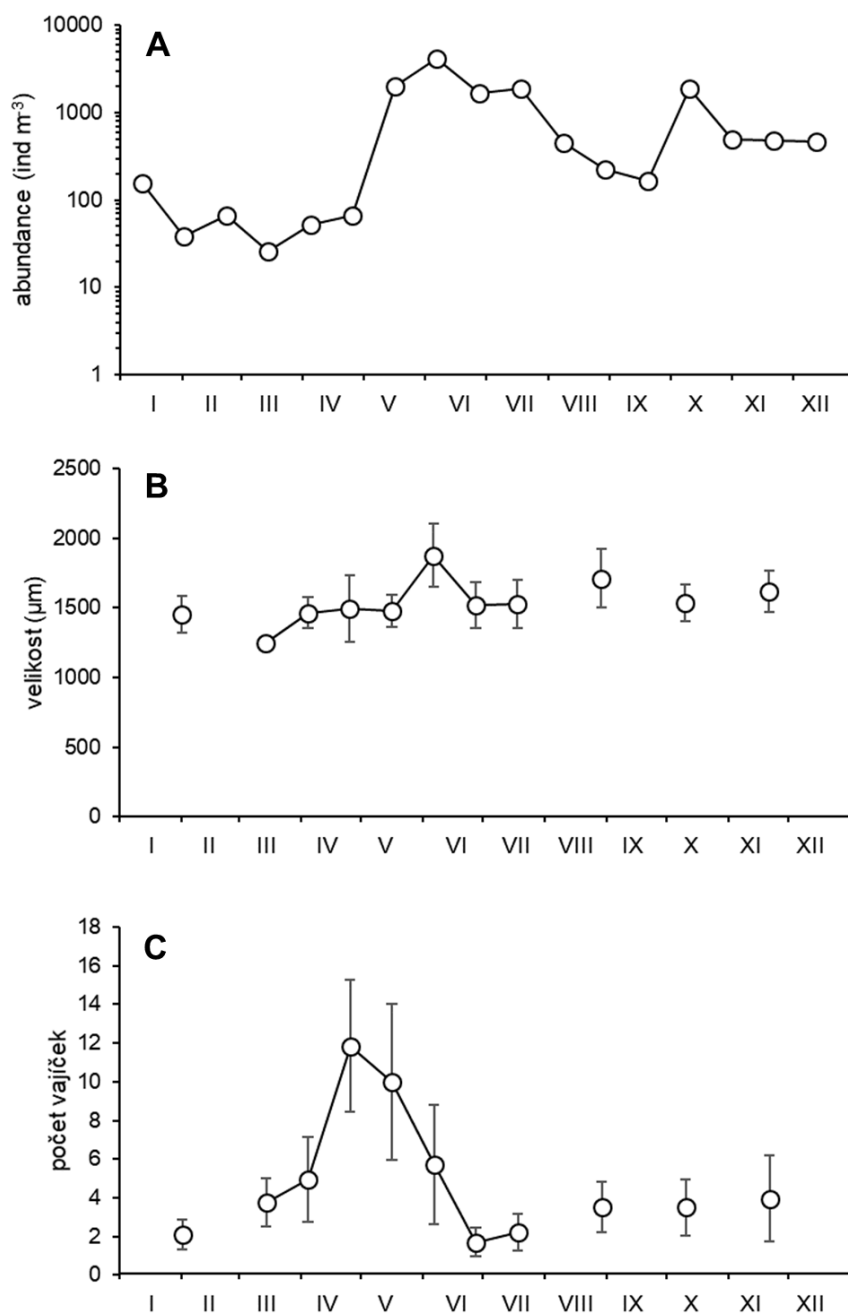
Obr. 9: A – abundance (ind m³) *C. vicinus*, B – průměrná velikost těl (μm) zjištěná z dostupných dat u buchanky *C. vicinus*, C – počet vajíček náhodně vybraných jedinců buchanky *C. vicinus* (prázdné čtverečky). Data byla analyzována pro rok 2016.

Největší počet vajíček *C. vicinus* byl zaznamenán v dubnu, odchylky však byly v tuto dobu největší (obr. 9C). V prosinci, lednu, únoru a září nebyly samice s vajíčky nacházeny vůbec. Pokles počtu vajíček byl pozorován v červnu (obr. 9A). V létě byla také zpozorována zmenšující se velikost jedinců.

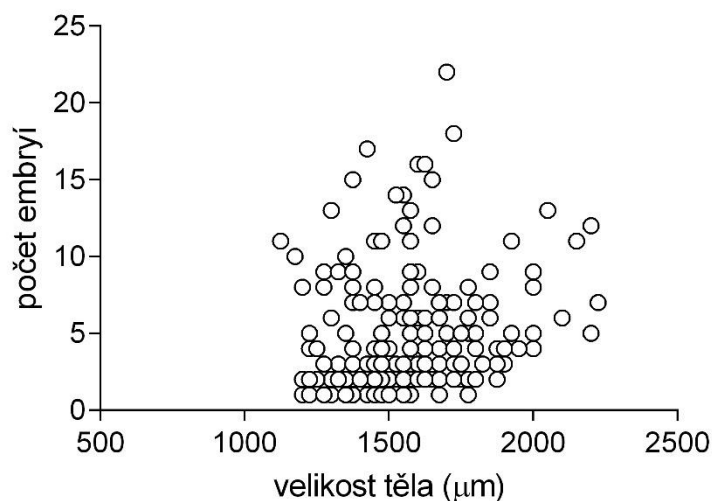


Obr. 10: A – abundance (ind m³) *E. gracilis*, B – průměrná velikost těl (μm) vznášivky *E. gracilis*, C – průměrný počet vajíček náhodně vybraných jedinců vznášivky *E. gracilis* (plná kolečka). Data byla analyzována pro rok 2016.

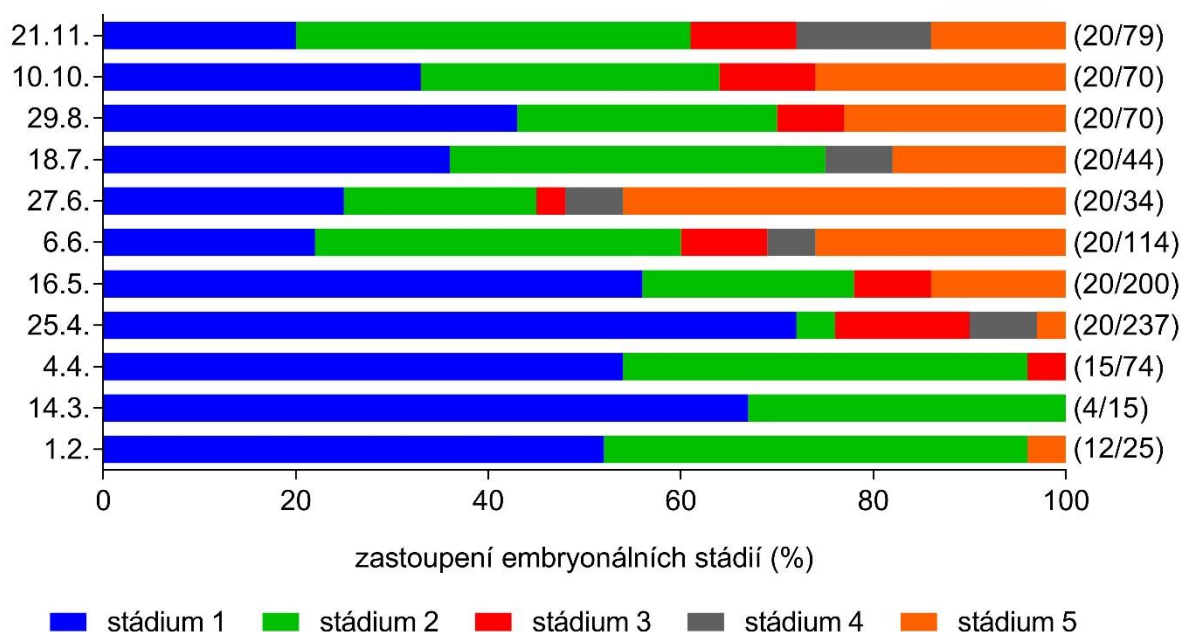
Nejvyšší abundance vznášivek a velikost jejich těl byl podobně jako u buchanek zaznamenán na jaře. Od jara docházelo k postupnému snižování počtu vajíček i velikostí těl organismů (obr. 10B, C). Mírný nárůst počtu vajíček, těl organismů i abundance byl zaznamenán až koncem léta a začátkem podzimu (obr. 10A, B, C).



Obr. 11: A – abundance (ind m³) *D. gr. longispina*, B – průměrná velikost těl (μm) perloočky *D. gr. longispina*, C – průměrný počet embryí náhodně vybraných jedinců *D. gr. longispina*. Data byla analyzována pro rok 2016.



Obr: 12: Závislosti velikosti těl (μm) samic *D. gr. longispina* na počtu vajíček.



Obr: 13: Procentuální podíl zastoupení jednotlivých stádií u embryí *D. gr. longispina* v jednotlivých obdobích roku 2016. Vpravo je uveden počet změřených samic v konkrétním období/celkový počet embryí v samicích.

Oproti druhům *C. vicinus* a *E. gracilis* byla u *D. gr. longispina* zjišťována i vývojová stadia embryí (obr. 13). Nejvíce zastoupena byla stadia 1 a 2 nejméně pak stadia 4 a 3, zejména stádium tři je méně časté (obr. 13). Za období duben a květen bylo zjištěno nejvíce embryí na samici (obr. 11C). V dubnu bylo současně zjištěno nejvíce embryí ve stádiu 1 (obr. 13). Velikost těl jedinců se v průběhu roku nijak dramaticky neměnila. Největší jedinci

byli zaznamenáni v červnu, v tomto období jsou zde zastoupena všechna vývojová stádia embryí. Období, kdy byli jedinci největší přicházelo u předchozích druhů o něco dříve (obr. 9B, 10B)

5 Diskuze

Údolní nádrž Slapy je monomiktická, průtočná nádrž v kaskádě, a její sezónní vývoj, se liší od PEG modelu, který byl sestaven pro dimiktická jezera. To, že byl koncem jara fytoplankton výrazně vyžírán a potlačen zooplanktonem ukazuje nízká koncentrace chlorofylu *a* od poloviny května do poloviny června (obr. 5). V tomto období nastala v nádrži fáze čiré vody (Sommer et al., 2012). Tuto skutečnost nám potvrdila hodnota celkových abundancí zooplanktonu, která se v těchto měsících výrazně zvýšila zejména u perlooček (obr. 7). Poté se celková abundance snížila, protože vysoký žrací tlak zooplanktonu nedovolil obnovu biomasy fytoplanktonu. V letních měsících se pravděpodobně vlivem sníženého žracího tlaku a dostupnosti živin zvyšuje druhová bohatost a biomasa řas (Sommer et al., 2012). Tento nárůst můžeme na Slapech pozorovat od července (obr. 5). Se zvyšujícím se nárůstem řas se průhlednost vody v nádrži snižovala (Tab. 1). V období stagnace v epilimniu nádrže významně poklesla koncentrace fosforu, který je spotřebováván fytoplanktonem, jehož biomasa je nejvyšší právě v letních měsících (Tab. 1).

Přibližně v dubnu započala v nádrži teplotní stratifikace, v následujících měsících došlo k prohloubení epilimnia do pěti metrů. Podzimní míchání vodního sloupce započalo poměrně brzy a při vysoké teplotě (16 °C) (obr. 6, levý panel). Do Slapské nádrže v té době přitéká teplá voda z nádrže Orlík. Slapy jsou charakteristické krátkou dobou zdržení a vysokou průtočností vody. Voda v nádrži nestihne vychladnout a většinou nezamrzá. Perloočky byly přítomné po celý rok včetně nezanedbatelné abundance v zimních měsících (obr. 7). Tento fakt byl pravděpodobně způsoben poměrně vysokou teplotou vody i v zimních měsících, což je charakteristické právě pro monomiktické nádrže v kaskádě (obr. 6, levý panel).

5.1 Sezónní vývoj zooplanktonu

Nejvyšší počet embryí *C. vicinus* byl v dubnu (obr. 9C). Současně byli jedinci v tomto ročním období největší (obr. 9B). V červnu byl zaznamenán pokles počtu vajíček, což pravděpodobně souvisí s limitací herbivorního zooplanktonu živinami a predátory. Planktivorní ryby selektují zooplankton větších velikostí (Jeppesen et al. 2004). Tato skutečnost způsobuje snižování celkové abundance a velikosti zooplanktonu.

Nejvyšší počet vajíček *E. gracilis* na samici byl zaznamenán shodně s největší velikostí těl vybraných jedinců (koncem dubna) (obr. 10B, C). V květnu se velikost těl

i počet vajíček *E. gracilis* postupně snižoval, v tomto období je herbivorní zooplankton limitovaný planktivorními rybami i dostupností živin (obr. 2). Zatímco snižování velikostí těl jedinců bylo více pozvolné, počet vajíček poměrně prudce klesl koncem června. Na podzim došlo k nárůstu velikosti těl vznášivek i počtu jejich vajíček, mohlo by se jednat o podzimní maximum zooplanktonu (obr. 10B, C).

Kromě určování počtu embryí a měření velikostí těl vybraných jedinců *D. gr. longispina*, byla stanovena i vývojová stádia embryí (obr. 13). Vývojová stádia embryí byla rozdělena do pěti fází (obr. 4). Nejvíce zastoupena byla stádia 1 a 2 nejméně pak stádia 3 a 4, zejména stádium tři je méně časté, pravděpodobně s tím souvisí nejkratší doba trvání tohoto stádia (obr. 13). Od počátku roku převažovala nižší vývojová stádia, s postupem času i vyšší. Na začátku roku byl počet měřených perlooček malý (1.2. – 4 samice), nebylo proto možné zaznamenat všechna vývojová stádia. Důvodem, proč v tomto období nebyla vyšší vývojová stádia zachycena mohl být i fakt, že při nízkých teplotách trvá vývoj embryí delší dobu, a proto jsem je ve zkoumaném vzorku nenašla. Z mých výsledků je ale patrné, že nejméně zastoupené je stádium 4. Koncem dubna bylo nejvíce zastoupeno první stádium, v tomto období byl zaznamenán i nejvyšší počet embryí na samičku. V tomto období se herbivornímu zooplanktonu daří, protože je dostatek živin a nastává fáze tzv. čiré vody (Sommer et al., 1986). Nejmenší počet embryí na samičku byl pozorován koncem června, kdy je zooplankton limitovaný živinami i planktivorními rybami (obr. 2). Koncem června byla zastoupena všechna vývojová stádia, byl zde také zaznamenán nejvyšší počet embryí ve vývojovém stádiu 5. Embrya byla zakládána v dřívější době, za jiných podmínek v nádrži, než byl jejich vývoj ukončen (obr. 13). Záleželo na podmínkách okolního prostředí, ve kterém se samice právě nacházela a dala tak vznik embryím. Příkladem může být konec června, kdy bylo zaznamenáno nejvíce jedinců ve stádiu 5. Je možné, že samice se před měsícem nacházela v příznivém prostředí a dala vzniknout mnoha embryím. Podmínky okolního prostředí se však během vývoje embryí založených před měsícem zhoršily a samice založila koncem června embryí méně. Od počátku června do konce listopadu je embryí ve vývojovém stádiu 1 méně než v předchozích měsících, začátkem června můžeme také pozorovat pokles počtu embryí na samici (obr. 11C). V letních měsících je díky vyšší teplotě vývoj embryí velmi rychlý (cca 3 dny) (Esslová, 1959). Z jednoho náhodného okamžiku (odebraného vzorku) nebylo proto možné domnívat se, že se situace v nádrži do dalšího odběru významně změnila. V létě by vlivem významné rybí predace mohl být zaznamenán snížený počet embryí ve vývojovém stádiu 3–5. Ryby si vybírají samice v pokročilém stupni vývoje embryí, protože jsou díky již pigmentovým očím embryí lépe viditelné, rozlišitelné

ve vodě (Zemanová et al., in prep.). Toto tvrzení se ale nepotvrdilo (obr. 13), příčinou mohl být delší interval, mezi odebíranými vzorky, díky němuž nebyl propad zaznamenán, nebo snížená rybí obsádka. Konkrétní příčina ale není jasná. Počet embryí na samici se zvýšil na podzim (obr. 11C), kdy míchání celého vodního sloupce vrací živiny ode dna do celého vodního profilu a nastává podzimní maximum biomasy zooplanktonu (Sommer et al., 1986). Nebylo potvrzeno, že čím větší samice, tím více embryí založí (obr. 12).

Podzimní maximum zooplanktonu nebylo doprovázeno výrazným zvýšením počtu vajíček na samici (obr. 13). V tomto období by už mohla hrát významnou roli klesající teplota nádrže. Konec dubna a polovina listopadu by mohly být pokládány za měsíce, kdy se mění povaha nádrže. U druhu *D. gr. longispina* můžeme pozorovat, že samice v odběru s maximálním počtem vajíček (konec dubna) dávají později vznik nárůstu abundanci tohoto druhu v následujících měsících (obr. 11C).

6 Závěry

Získaná data podrobně popisují sezónní změny zooplanktonu v nádrži Slapy v roce 2016. Podařilo se mi zachytit sezónní vývoj abundancí zooplanktonu a analyzovat plodnost dominantních druhů zooplanktonu nádrže.

- V jarních měsících došlo k nárůstu abundancí zooplanktonu (pravděpodobně vlivem stále se zvyšujícího podílu dopadajícího světla a přísunu živin), která byla následována fází čiré vody. Nejvyšší plodnost u všech tří druhů zkoumaných planktonních koryšů byla zaznamenána v dubnu a květnu.
- V letním období byl zooplankton limitovaný živinami a pravděpodobně i predací planktivorních ryb, což vedlo ke snížení jeho celkové abundance i velikosti těl. Plodnosti koryšů se od června do konce roku výrazně neměnily.
- K podzimnímu maximu zooplanktonu došlo v době podzimního míchání, které doplnilo živiny do celého vodního sloupce. Zvýšení abundancí na podzim však nebylo doprovázeno výrazným zvýšením počtu vajíček na samici.
- Nedostatek potravy, nízká plodnost a klesající teplota měly za následek snížení abundance zooplanktonu.
- Skutečnost, že plodnost zooplanktonu je závislá na teplotě okolní vody nebyla z mých výsledků zcela zřejmá.
- Ze začátku roku dominovala u *D. gr. longispina* nižší vývojová stádia a s postupem času se objevovala i vyšší.
- Velikost těla *D. gr. longispina* nebyla ve vztahu s počtem embryí ve snůšce.

7 Použitá literatura

- Blank, K., Haberman, J., Haldna, M., Laugaste, R., 2009. Effect of winter conditions on spring nutrient concentrations and plankton in a large shallow Lake Peipsi (Estonia/Russia). *Aquatic Ecology*, 43, 745–753.
- Bottrell, H. H., 1975. Generation time, length of life, instar duration and frequency of moulting, and their relationship to temperature in eight species of Cladocera from the River Thames, Reading. *Oecologia*, 19, 129–140.
- Bramm, M. E., Lassen, M. K., Liboriussen, L., Richardson, K., Ventura, M., Jeppesen, E., 2009. The role of light for fish–zooplankton–phytoplankton interactions during winter in shallow lakes – a climate change perspective. *Freshwater Biology*, 54, 1093–1109
- Brönmark, Ch., Hansson, L.-A., 2017. *The Biology of Lakes and Ponds*. 3rd edition. Oxford University Press, New York, ISBN 9780198713593.
- Brooks, J. L., Dodson S. I.; 1965. Predation, body size, and composition of plankton. *Science*, 150, 28–35.
- Dokulil, M. T., Herzig, A., 2009. An analysis of long-term winter data on phytoplankton and zooplankton in Neusiedler See, a shallow temperate lake, Austria. *Aquatic Ecology*, 43, 715–725.
- Edmonson, W. T., 1971. Counting zooplankton samples, In: *A Manual on Methods for the Assessment of Secondary Productivity in Fresh Waters* (Ed. Edmonson, W. T., Winberg, G. G.). IBP HandBook 17, Blackwell Scientific Publications, Oxford and Edinburgh, 127–137.
- Esslová, M., 1959. Embryonální vývoj parthenogenetických vajíček perloočky *Daphnia pulex* (Embryonic development of parthenogenetic eggs of *Daphnia pulex*); *Věstník Československé zoologické společnosti* (Acta Societatis Zoologicae Bohemoslovenicae), 23, 80–88.
- Gliwicz, Z. M., 1985. Predation or food limitation: an ultimate reason for extinction of planktonic cladoceran species. *Ergebnisse der Limnologie*, 21, 419–430.

- Herzig, A., 1983. The ecological significance of the relationship between temperature and duration of embryonic development in planktonic freshwater copepods. *Hydrobiologia*, 100, 65–91.
- Hrbáček, J., 1962. Species composition and the amount of the zooplankton in relation to the fish stock; *Rozpravy Československé akademie věd*, 10, 116 pp.
- Chen, C. Y., Folt, C. L., 1996. Consequences of fall warming for zooplankton overwintering success. *Limnology and Oceanography*, 41, 1077–1086.
- Christoffersen, K., Riemann, B., Klynsner, A., Søndergaard, M., 1993. Potential role of fish predation and natural populations of zooplankton in structuring a plankton community in eutrophic lake water. *Limnology and Oceanography*, 38, 561–573.
- Jeppesen, E., Jensen, J. P., Søndergaard, M., Fenger-Grøn, M., Bramm, M. E., Sandby, K., Møller, P. H., Rasmussen, H. U., 2004. Impact of fish predation on cladoceran body weight distribution and zooplankton grazing in lakes during winter. *Freshwater Biology*, 49, 432–447.
- Kalff, J., 2002. *Limnology: inland water ecosystems*. Prentice Hall, Upper Saddle River, ISBN 0-13-033775-7.
- Koch, J., Bui, T. T., Belleza, E.L., Brinkmann, M., Hollert, H., Breitholtz, M., 2017. Temperature and food quantity effects on the harpacticoid copepod *Nitocra spinipes*: Combining in vivo bioassays with population modeling. *PLOS ONE*, 12, e0174384.
- Korpelainen, H., 1986. The effects of temperature and photoperiod on life history parameters of *Daphnia magna* (Crustacea: Cladocera). *Freshwater Biology*, 16, 615–620.
- Lampert, W., Lampert, K. H., Larsson, P., 2010. Coexisting overwintering strategies in *Daphnia pulex*: A test of genetic differences and growth responses. *Limnology and Oceanography*, 55, 1893–1900.
- 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.
- Macháček, J., 2001. Chemické signály k sebeobraně perlooček. *Vesmír*, 80, 629.

- Maier, G., 1989. The effect of temperature on the development times of eggs, naupliar and copepodite stages of five species of cyclopoid copepods. *Hydrobiologia*, 184, 79–88.
- Marcus, N. H., 1987. Differences in the duration of egg diapause of *Labidocera aestiva* (Copepoda: Calanoida) from the Woods Hole, Massachusetts, region. *The Biological Bulletin*, 173, 169–177.
- Marshall, W., Laybourn-Parry, J., 2002. The balance between photosynthesis and grazing in Antarctic mixotrophic cryptophytes. *Freshwater Biology*, 47, 2060–2070.
- Orcutt, J. D., Pace, M. L., 1984. Seasonal dynamics of rotifer and crustacean zooplankton populations in a eutrophic, monomictic lake with a note on rotifer sampling techniques*. *Hydrobiologia*, 119, 73–80.
- Pace, M. L., 1982. Planktonic Ciliates: Their Distribution, Abundance, and Relationship to Microbial Resources in a Monomictic Lake. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences.*, 39, 1106–1116.
- Padisák, J., Hajnal, É., Naselli-Flores, L., Dokulil, M. T., Nöges, P., Zohary, T., 2010. Convergence and divergence in organization of phytoplankton communities under various regimes of physical and biological control. *Hydrobiologia*, 639, 205–220.
- Reede T., 1995. Life history shifts in response to different levels of fish kairomones in *Daphnia*. *Journal of Plankton Research*, 17, 1661–1667.
- Roberts, E. C., Laybourn-Parry, J., 1999. Mixotrophic cryptophytes and their predators in the Dry Valley lakes of Antarctica. *Freshwater Biology*, 41, 737–746.
- Saunders, P. A., Porter, K. G., Taylor, B., 1999. Population dynamics of *Daphnia* spp. and implications for trophic interactions a small, monomictic lake. *Journal of Plankton Research*, 21, 1823–1845.
- Sommer, U., Adrian, R., Domis, L. S., Elser, J. J., Gaedke, U., Ibelings, B., Jeppesen, E., Lüring, M., Molinero, J. C., Mooij, W. M., Donk, E., Winder, M., 2012. Beyond the plankton ecology group (PEG) model: mechanisms driving plankton succession. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematic*, 43, 429–48.
- Sommer, U., Gliwicz Z. M., Lampert, W., Duncan, A., 1986. The PEG-Model of seasonal succession of planktonic events in fresh waters. *Archiv für Hydrobiologie*, 106, 433–471.

- Sterner, R.W., 1989. The role of grazers in phytoplankton succession. In: Plankton Ecology. Succession in Plankton Communities (Ed. U. Sommer). Springer-Verlag, New York, 107–70.
- Stirling, G., Mcqueen, D. J., 1986. The influence of changing temperature on the life history of *Daphniopsis ephemeralis*. *Journal of Plankton Research*, 8, 583–595.
- Sullivan, B. K., Mcmanus, L. T., 1986. Factors controlling seasonal succession of the copepods *Acartia hudsonica* and *A. tonsa* in Narragansett Bay, Rhode Island: Temperature and resting egg production. *Marine Ecology Progress Series*, 28, 121–128.
- Zemanová J., 2015. Vliv rybí predace a litorální vegetace na strukturu a chování zooplanktonu. Magisterská diplomová práce, Přírodovědecká fakulta Jihočeské univerzity v Českých Budějovicích, 1–53.
- Zemanová, J., Šorf, M., Hejzlar, J., Šorfová, V., Vrba, J., (in prep.). Planktivorous fish positively select *Daphnia* bearing advanced embryos.