Přírodovědecká fakulta Univerzity Karlovy v Praze

Katedra ekologie

JANA NOVOTNÁ

Sezónní změny a vertikální distribuce fytoplanktonu Roklanského jezera (Bayerischer Wald)

Bakalářská práce

Praha, květen 2006

Vedoucí práce : Mgr. Linda Nedbalová

Poděkování:

Děkuji vedoucí mojí práce Mgr. Lindě Nedbalové za pomoc při shromažďování literatury a poskytnuté rady při sepisování práce a zpracování vzorků.

OBSAH

1. ÚVOD 2

2. ACIDIFIKACE A FYTOPLANKTON 3

2.1. PŘÍČINY ACIDIFIKACE 3

2.2. DŮSLEDKY ACIDIFIKACE PRO FYTOPLANKTON 6

2.2.1. VLIV pH A HLINÍKU NA DOSTUPNOST FOSFORU V ACIDFIKOVANÝCH JEZERECH 6

2.2.2. DRUHOVÉ SLOŽENÍ A BIOMASA FYTOPLANKTONU ACIDIFIKOVANÝCH JEZER 9

2.3. HISTORIE VÝZKUMU FYTOPLANKTONU ŠUMAVSKÝCH JEZER 13

2.4. ZOTAVOVÁNÍ Z ACIDIFIKACE 14

3. MATERIÁL A METODY 17

3.1. POPIS LOKALITY 17

3.2. ODBĚR A ZPRACOVÁNÍ VZORKŮ 17

4. VÝSLEDKY 19

5. DISKUSE 23

6. ZÁVĚR 27

7. PŘEHLED LITERATURY 28

1. ÚVOD

Šumavská ledovcová jezera představují unikátní přírodní vodní ekosystém výjimečný vzácnými druhy a specifickými biologickými společenstvy. Ačkoli jezera leží v přírodních rezervacích a jsou chráněna před přímým narušováním člověkem, přesto byla výrazně ovlivněna antropogenní acidifikací. Zvýšením emisí síry a dusíku v celé střední Evropě v minulém století došlo ke zvýšení atmosférické depozice síry a dusíku, a tím i k vzestupu těchto látek ve vodě jezer (HEJZLAR *et al*., 1998). Díky dlouhodobému limnologickému výzkumu šumavských jezer můžeme dnes sledovat významné změny v chemismu jezerní vody a následně změny v druhové diverzitě. V důsledku silného okyselení došlo ke snížení počtu druhů zooplanktonu, bentosu a také k vyhynutí ryb, a proto dnes v pelagiálu téměř všech jezer dominují mikroorganismy (VRBA *et al*., 2003a). Acidifikace dosáhla svého vrcholu na konci 80. let a od této doby můžeme pozorovat známky zotavování. Problémem ovšem je, že i přes značný pokles koncentrace síranů a dusičnanů v ovzduší, zůstávají koncentrace těchto látek v jezerech stále na vyšší úrovni než by se dalo očekávat, čímž dochází k určitému zpožďování v biologickém zotavení (KOPÁČEK *et al*., 2002). I přesto se již objevují v některých jezerech první známky ozdravení, jako například návrat perloočky *Ceriodaphnia quadrangula* do pelagiálu Černého jezera nebo zvýšení biomasy fytoplanktonu a počtu vířníků v jiných jezerech (VRBA *et al*., 2003a).

Podle stupně acidifikace můžeme šumavská jezera rozdělit na: v minulosti silně acidifikovaná, kam patří Plešné, Černé, Čertovo a Roklanské jezero, mírně acidifikovaná - Prášilské a Malé Javorské a jezera málo ovlivněná acidifikací - Velké Javorské a jezero Laka (VRBA *et al*., 2000).

Tato práce bude věnována fytoplanktonu Roklanského jezera v Bavorském lese. Hlavním důvodem je to, že toto jezero bylo také silně postiženo acidifikací, ale na rozdíl od jezer na české straně Šumavy, která byla v minulosti intenzivně zkoumána, stálo poněkud v pozadí zájmu. V současné době zde také dochází k velkým změnám v chemismu, klesají koncentrace síranů, dusičnanů, hliníku, roste kyselinová neutralizační kapacita a pH jezerní vody, což nám dává jedinečnou příležitost studovat jezero z hlediska možného biologického zotavení. Hlavním cílem proto bude zjistit, zda měnící se chemismus jezera ovlivnil druhové složení a biomasu fytoplanktonu a zda již můžeme uvažovat o určitém stupni biologického zotavení. Podkladem pro tyto úvahy bude porovnání dat z let 1999, 2003, 2004 a mých zpracovaných výsledků z roku 2005. Tato práce je také jednou z prvních studií sezónních změn fytoplanktonu Roklanského jezera.

2. ACIDIFIKACE A FYTOPLANKTON

2.1. PŘÍČINY ACIDIFIKACE

První známky acidifikace šumavských jezer byly pozorovány již počátkem 60. let minulého století. I přes určité rozdíly ve složení vod jednotlivých jezer je zřejmé, že měnící se chemismus vody odpovídal změnám v emisích síry a dusíku ve střední Evropě (VRBA *et al*., 2000). Atmosférická acidifikace začala pravděpodobně v 50. letech. Zvýšení emisí odpovídá obnově německého průmyslu po 2. světové válce a přechodu k těžké průmyslové produkci, která vedla ke zvýšené spotřebě energie založené hlavně na spalování uhlí, což se odrazilo na vzestupu emisí oxidů síry a dusíku. Emise acidifikačních polutantů se dále zvyšovaly až do poloviny 80. let, kdy tento vzestup vyvrcholil. Od té doby byl zaznamenán významný pokles emisí síry a od počátku 90. let také pokles emisí dusíku. Hlavní příčinou byly pravděpodobně ekonomické a politické změny v zemích střední Evropy v roce 1989 související s přechodem od centrálně plánovaného hospodářství k tržní ekonomice (KOPÁČEK *et al*., 1998). Zlepšení kvality ovzduší vyplývá ze snížení spotřeby energie, produkce dobytka, hnojení a kontrolování emisí v celém regionu. Vedle toho došlo k významné redukci uvolňování popílku do ovzduší kontrolou bodových zdrojů (KOPÁČEK *et al.*, 2001c). V současné době se úroveň emisí síry a dusíku již snížila přibližně na úroveň v době před acidifikací a další pokles již nelze očekávat. Koncentrace oxidů dusíku v ovzduší se ustálily a naopak lze pozorovat dokonce i mírný vzestup, v důsledku zvýšení automobilové dopravy (KOPÁČEK *et al*., 1998).

První nápadné změny v kvalitě vody v důsledku antropogenní acidifikace se projevily odlišnou barvou jezerní vody a zvýšenou průhledností. V minulosti byla všechna šumavská jezera charakteristická tmavě hnědou až černou barvou vody. Za nejtmavší jezero bylo považováno Roklanské jezero (ŠVAMBERA, 1914, podle VRBA, 2000). Během období acidifikace se jezera stávala zřetelně průhlednější. V současnosti lze pozorovat u většiny jezer návrat k přirozené hnědavé barvě, s výjimkou Roklanského jezera, které narozdíl od minulého století patří k jezerům s největší průhledností na Šumavě s charakteristicky namodralou barvou vody (VRBA *et al*., 2000). Vysoká průhlednost vody většiny šumavských jezer typická pro acidifikovaná jezera je vysvětlována vysrážením huminových látek ve vodě. Průhlednost může vzrůst během acidifikace až o 10 až 15 metrů (ALMER *et al*., 1974).

Zvýšení depozicí atmosférických polutantů se výrazně odrazilo v poklesu pH jezerní vody počátkem 60. let, který pokračoval až do počátku 80. let. Zvýšená koncentrace aniontů a následné negativní hodnoty kyselinové neutralizační kapacity (ANC) odrážejí vyčerpání uhličitanového pufračního systému (VRBA *et al*., 2000). Během 90. let došlo k významnému poklesu depozicí a tím i k určitému zotavování z acidifikace, což bylo zřejmé nejen na Šumavě, ale i v mnoha evropských a severoamerických oblastech (STODDARD *et al*., 1999). Absolutní pokles depozice síranových aniontů (SO_4^{2-}) v horských oblastech byl nejvíce ovlivněn suchou a horizontální depozicí. Tyto typy depozice podstatně přispívají k celkovému množství depozicí v blízkosti emisních center, což bylo typické především pro oblasti českých hor v 80. letech. (MOLDAN, 1991, podle KOPÁČEK *et al*., 2002). Pokles atmosférických depozicí byl znatelnější než změny koncentrací SO_4^{2-} v povodí jezer. Takové zpožďování je způsobeno uvolňováním uložených sulfátů z půd z povodí jezer, a to pravděpodobně brání rychlejšímu zotavení jezerních ekosystémů z acidifikace. Se zvyšujícím se množstvím síry v ovzduší došlo k akumulaci síry do půdy adsorpčními procesy. Jestliže retenční kapacita půd je přesažena, sírany jsou vyluhovány do hlubších vrstev půdy a do vody. Protože je uvolňování SO_4^{2-} vždy spojeno i s vyluhováním kationů, dochází tím k okyselení půd, půdního roztoku a vody, což je charakteristické pro kyselé lesní půdy. Uvolňování síranových aniontů z lesních půd způsobujících okyselení povrchových vod může být zapříčiněno desorpcí anorganických síranů, oxidací, zvýšením mineralizace organických částic s navázanou sírou nebo zvětráváním minerálů obsahujících síru (PRECHTELL *et al.*, 2001). Rychlost jakou okyselená voda odpovídá na snižující se množství atmosférických depozicí je závislá na odlišném rozvoji půd v různých oblastech. V oblastech, kde jsou půdy staré hluboce zvětralé s vysokou akumulační schopností, dochází k zotavování s větším zpožděním (až několik desítek let) než v oblastech s mladými tenkými půdami a nižší akumulační kapacitou (PRECHTELL *et al.*, 2001). Do druhého případu můžeme zařadit oblast Šumavy a Vysokých Tater. U šumavských jezer lze však určité zpožďování také pozorovat (KOPÁČEK *et al.*, 2001a). Alpínská jezera v Tatrách se skalnatým podložím mají nižší retenční kapacitu pro zadržení síranových aniontů a odpověď na snížení depozicí síry je zde rychlejší (KOPÁČEK *et al.*, 1998).

Stejný trend jako v emisích síry byl zaznamenán v minulých letech v emisích dusíku. Se zvyšujícím se množstvím emisí oxidů síry a dusíku rostly také emise amoniaku, které vyplývají především ze zemědělské produkce. Emise dusíku a amoniaku se začaly snižovat později než emise síry, na počátku 90. let poklesem atmosférických depozicí dusičnanů a poklesem produkce dobytka a hnojení zemědělské půdy (KOPÁČEK *et al.*, 2001c).

Narozdíl od sulfátů je biogeochemický cyklus dusíku více ovlivněn biochemickými procesy v půdě, vodě a v sedimentech. Původně byly koncentrace všech forem anorganického dusíku na velice nízké úrovni, dokonce v některých případech pod detekčním limitem, čímž docházelo k limitaci terestrické vegetace dusíkem (VRBA *et al.*, 2000). Trvale se zvyšujícími koncentracemi dusičnanů v období 1960-1990 se zvýšil atmosférický vstup celkového množství anorganického dusíku (TIN), a to vedlo k saturaci povodí dusíkem a tím ke zvýšenému exportu dusíku z povodí. Znaky saturace povodí dusíkem zahrnují acidifikaci, vyluhování důležitých živin z půd, jako například vápníku společně s potenciálně toxickými kovy např. hliníkem. Půdy na Šumavě obsahují vysoké množství anorganických částic, které mohou izolovat dusík z atmosféry tak, že je jen pomalu rozkládán (ANDERSON *et al*., 2000).

V posledních dvou desetiletích byl zaznamenán pokles koncentrací dusičnanů v povrchových vodách Šumavy (VESELÝ *et al*., 1996). I když stále nemůže být srovnatelný s poklesem emisí dusíku. Toto zpožďování má různé příčiny. Může být způsobeno vrůstající mineralizací organického dusíku nebo snižováním mikrobiálních procesů ve vodním sloupci. Disturbance v prostředí mohou zvýšit mineralizaci organického dusíku jako tomu bylo například u Prášilského a Roklanského jezera, jejichž povodí bylo odlesněno a postiženo kůrovcovou kalamitou. Roklanské jezero bylo vystaveno 2-3krát vyššímu množství dusičnanů než ostatní šumavská jezera, tím se výrazně snížila biospotřeba dusičnanů v povodí (VRBA *et al.*, 2000). Tato narušení měla také za následek snížení absorpce dusíku v lese a rostoucí rychlost mineralizace dusíku (ANDERSON *et al*., 2000). Produkce anorganického dusíku mineralizací může zvýšit proces nitrifikace, jejímž výsledkem je zvýšené množství nitrátů, které se snadno může dostávat do jezer skrze přítoky a podzemní vodu vyluhováním z půd. Koncentrace dusičnanů v povodí se mohou lišit důsledkem sezónních změn, kdy minima můžeme pozorovat během vegetační sezóny v důsledku vyšší biospotřeby v létě a maxima v zimním období (KOPÁČEK *et al*., 2000).

2.2. DŮSLEDKY ACIDIFIKACE PRO FYTOPLANKTON

2.2.1. VLIV pH A HLINÍKU NA DOSTUPNOST FOSFORU V ACIDFIKOVANÝCH JEZERECH

Acidifikace ovlivňuje nejen chemismus jezerní vody, ale má také vliv na trofii jezer. Se snižujícím se pH dochází ke změnám ve speciaci různých forem hliníku, které negativně ovlivňují dostupnost fosforu pro planktonní organismy. Jezera s nízkými koncentracemi fosforu můžeme zařadit do kategorie oligotrofních až ultraoligotrofních. Oligotrofizace je chápána jako pokles zásoby a dostupnosti živin (OLSSON *et* PETTERSSON, 1993). Redukce v přísunu fosforu z vnitřních nebo vnějších zdrojů, stejně jako snížení dostupnosti fosforu pro fytoplankton, může snížit produktivitu jezer (NALEWAJKO *et* PAUL, 1985). Inaktivace fosforu je způsobena zvýšenou koncentrací hliníku ve vodě vyplývající z atmosférické acidifikace povodí a jezer. Koncentrace hliníku pravděpodobně řídí jak dostupnost fosforu, tak strukturu potravních sítí v acidifikovaných jezerech (VRBA *et al*., v příp.).

Pozorování oligotrofizace a poklesu koncentrace fosforu v acidifikovaných jezerech vedlo k domněnce, že oligotrofizace vyplývá z acidifikace. Touto hypotézou se podrobně zabývali OLSSON *et* PETTERSSON (1993). Acidifikovaná jezera se většinou vyskytují v povodí s tenkými půdami citlivými k acidifikaci. Proto ani podzemní voda a voda, která přichází ze zvětralých půd není obohacená živinami. Mnoho acidifikovaných jezer mohlo být proto oligotrofních ještě před začátkem acidifikace (OLSSON *et* PETTERSSON, 1993). JANSSON (1986) navrhl, že nejdůležitějším procesem, který vede k oligotrofizaci je zachytávání fosforu v povodí. Půda v povodí acidifikovaných jezer slouží jako účinná past pro zadržování fosforu. A to především důsledkem zvýšené hladiny rozpuštěného hliníku v půdách, který dokáže efektivně vázat fosfor. Pozorování několika jezer na východním pobřeží Švédska vedlo některé autory k závěru (JANSSON, 1986), že pokles koncentrace fosforu jako limitující živiny pro fytoplankton je primárně způsobena právě acidifikací. Možným mechanismem oligotrofizace při nízkém pH může být inhibice fixace dusíku, klesající mineralizace organického materiálu a především srážení fosforu v komplexy s těžkými kovy (HÖRNSTRÖM, 1973, podle OLSSON *et* PETTERSSON, 1993). Naproti tomu výsledky jiných studií ukazují, že acidifikovaná jezera se nestávají více oligotrofní během acidifikace (FINDLAY, 2003). ALMER *et al*. (1978) nalezli nejnižší biomasu fytoplanktonu ve švédských jezerech při pH 5.1–6.2 a nejvyšší při pH menším než 4.5, což značí, že silná acidifikace nemusí zvyšovat oligotrofizaci.

Současné studie poukazují na existenci komplexu interakcí mezi hliníkem a fosforem. Mezi tři nejvýznamnější vlivy hliníku na strukturu planktonu a dynamiku ekosystému v acidifikovaných jezerech patří: inaktivace fosforu partikulovanou formou hliníku (Al_{part}), inhibice extracelulárních fosfatáz iontovou formou hliníku (Al_i), a přímá toxicita hliníku pro organismy (VRBA *et al.*, v příp.).

Vysoká koncentrace hliníku narušuje přirozený stav cyklu fosforu v jezerech mezi vodním sloupcem a sedimenty (KOPÁČEK *et al*., 2000, ULRICH *et* PÖTHIG, 2000). Cyklus fosforu v jezerních ekosystémech je regulován jak biotickými, tak abiotickými faktory. Co se týče abiotických faktorů, sorpce ortofosfátů na anorganické částice (koloidy, jíly, minerály) železa, hliníku a vápníku, stejně jako na huminové látky a následná sedimentace jsou procesy, které vedou k odstranění fosforu z vodního sloupce (ULRICH *et* PÖTHIG, 2000). Ve všech šumavských jezerech byl v hypolimniu pozorován kyslíkový deficit, který je způsoben disimilačními redukčními procesy (KOPÁČEK *et al.*, 2001b). Důsledkem anoxie v hypolimniu, kde je adsorpční kapacita sedimentů drasticky snížena, dochází za normálních podmínek k uvolňování fosforu, když iont Fe^{III} je redukován na Fe^{II+} (ULRICH *et* PÖTHIG, 2000). V acidifikovaných jezerech na Šumavě byly nade dnem zaznamenány velice nízké hodnoty rozpuštěného reaktivního fosforu. Rozpuštěný reaktivní fosfor přitom obvykle dosahuje v neacidifikovaných mesotrofních jezerech v anoxickém hypolimniu desítek až stovek $\mu mol.l^{-1}$ v důsledku uvolňování ortofosfátů z železitých oxyhydroxidů. Většina fosforu z celkového množství v jezerech byla přítomna v partikulované formě. Přítomnost koloidního fosforu a absence rozpuštěného reaktivního fosforu ve vodě nad sedimenty během anoxie je důkazem existence redoxně nezávislých fosfor vázajících částic ve vodním sloupci a v sedimentech, což je charakteristické pro jezera postižená acidifikací (KOPÁČEK *et al.*, 2001b).

V těchto jezerech s vyčerpaným uhličitanovým pufračním systémem redukční procesy vedou ke zvýšení pH nade dnem během anoxie, narozdíl od neacidifikovaných jezer, kde se pH v hypolimniu obvykle snižuje. Vnitřní biochemické procesy redukce nitrátů a sulfátů v šumavských jezerech značně přispívají k rozvoji pH gradientu mezi jezery a jejich přítoky a to hlavně v jezerech, jejichž přítoky mají vysoké koncentrace těchto látek (KOPÁČEK *et al*., 2000). Vznik tohoto gradientu je klíčovým faktorem, který má vliv na speciaci hliníku. Hliník může při nízkém pH dominovat pufračnímu systému, čímž udržuje pH na stabilně nízkých hodnotách. Tento stav byl pozorován v kyselách vodách se zvýšenou koncentrací hliníku (DRISCOLL, 1985). Iontová forma hliníku, která je ve vyšším množství přítomna v kyselých přítocích, je hydrolyzována v méně kyselé vodě v jezerech, což vede ke vzniku

partikulovaného hliníku ve formě hliníkových oxyhydroxidů (Al_{part}) (KOPÁČEK *et al.*, 2001b). Srážení hliníku probíhá především na rozhraní sediment-voda nebo pod ním, protože se zde vytváří alkalinita redukcí nitrátů a sulfátů a tím roste pH (ULRICH *et* PÖTHIG, 2000). Koloidní vločky hliníkových oxyhydroxidů mají velký specifický povrch a silně váží fosfáty, které jsou uvolňovány z organických sedimentů disimilačními procesy a následně odstraňovány z kapalné fáze adsorpcí na Al_{part} (KOPÁČEK *et al*., 2000). Koloidní formy hliníku navíc také ovlivňují transport ortofosfátů ze sedimentů. Usazováním hlinitých oxyhydroxidů na dně se zvyšuje jejich koncentrace v sedimentech. Po sedimentaci pak Al_{part} mění sorpční vlastnosti sedimentů a brání uvolňování fosforu ze sedimentů zpět do vodního sloupce v období anoxie (KOPÁČEK *et al*., 2000), díky tomu, že partikulovaný hliník není citlivý k redoxním změnám.

Pro většinu acidifikovaných jezer je typická extrémně vysoká fosfatázová aktivita fytoplanktonu (JANSSON, 1986). Fosfatázy katalyzují uvolňování ortofosfátů z organických částic, čímž umožňují jejich příjem organismy. Jsou rozlišovány dva typy extracelulárních fosfatáz: kyselá s maximální aktivitou při nízkém pH (přibližně okolo 5) a alkalická s maximální aktivitou při vyšších hodnotách pH. Kyselá fosfatáza plní stejnou funkci jako alkalická v neacidifikovaných jezerech a reprezentuje určitou fyziologickou adapataci na stav okyselení (JANSSON, 1988). Příčinou vysoké fosfatázové aktivity je zvýšená koncentrace iontové formy hliníku. Předpokládá se, že iontová forma hliníku působí jako kompetitivní inhibitor extracelulární fosfatázy, protože vytváří komplexy s ortofosfáty. Tím dochází ke kompetici extracelulární fosfatázy a iontového hliníku (Al_i) o substrát (JANSSON, 1981, podle BITTL *et al.*, 2001). BITTL *et al*. (2001) pozorovali vliv hliníku a pH na aktivitu extracelulárních fosfatáz (AcPA) planktonu většího něž 2 μm v Plešném jezeře a zjistili významnou redukci aktivity extracelulárních fosfatáz v přítomnosti Al_i. Potvrdili tím přímý inhibiční efekt iontového hliníku na aktivitu extracelulárních fosfatáz, který závisí na koncentraci Al_i a na hodnotách pH. Při vysokých stupních acidifikace, jako v případě šumavských jezer při pH okolo 4.5 a celkové koncentraci hliníku přibližně 1 $mg.l^{-1}$, planktonní mikroorganismy uvolňují více extracelulárních fosfatáz, aby překonaly zablokování okolních organických fosfátů iontovou formou hliníku. Při pH 5 a vyšším se výskyt iontového hliníku ve vodě snižuje, zatímco koncentrace partikulované formy roste a fosfáty, které se uvolňují působením fosfatáz se vážou na partikulovaný hliník. VRBA *et al*. (v příp.) předpokládají, že metabolismus fosforu planktonních organismů je nejvíce stresován při současném působení iontové a partikulované formy hliníku při pH 4.5-5.2. Produkce extracelulárních fosfatáz se může lišit mezi jednotlivými druhy mikroorganismů. Fosfatázová aktivita byla v šumavských jezerech prokázána u některých heterotrofních bakterií, vláknitých

sinic a určitých druhů řas, např. u *Monoraphidium dybowskii, Koliella corcontica, Chlorogonium fusiforme* (všechny Chlorophyta), *Chlamydomonas sp.* (Chlamydophyceae), *Spiniferomonas abei, Mallomonas* sp. (Chrysophyceae), *Peridinium umbonatum* a *Gymnodinium uberrimum*. Zatímco např. druhy z rodu *Dinobryon*. nebo *Cryptomonas*. fosfatázovou aktivitu nevykazují (VRBA *et al.*, v příp.).

2.2.2. DRUHOVÉ SLOŽENÍ A BIOMASA FYTOPLANKTONU ACIDIFIKOVANÝCH JEZER

Fytoplankton odpovídá na měnící se chemické podmínky v jezerech spojené s acidifikací poklesem druhové diverzity a změnami v druhovém složení, biomase a primární produkci (FINDLAY *et al.*, 1999; ANDERSON *et al*., 2005). Fytoplankton silně acidifikovaných a oligotrofních jezer je reprezentován velmi nízkým počtem druhů s pomalým růstem, charakterističtí jsou především pohybliví bičíkovci, kteří jsou prostřednictvím vertikální migrace pravděpodobně schopni lépe využít sníženou zásobu živin a také optimálně využívat světelné energie (HÖRNSTRÖM *et al.*, 1984). Jako příklad mohou sloužit jezera na západním pobřeží Švédska, kde byl zjištěn počet 30 až 80 druhů fytoplanktonu na při normálním pH v rozsahu 6-8, v jezerech s pH pod 5 bylo nalezeno okolo deseti druhů a v některých velice silně acidifikovaných jezerech s pH menším než 4 byly zaznamenány pouze tři druhy fytoplanktonu (ALMER *et al*., 1978). Pokles druhové diverzity fytoplanktonu není výsledkem pouhého snížení pH, ale souvisí především s trofickou úrovní jezer. Kvalitativní složení fytoplanktonu závisí hlavně na zásobě živin, úrovni pH a toxicitě těžkých kovů. Jestliže je množství fosforu ve vodě sníženo důsledkem zvýšené mobilizace hliníku při hodnotách pH menších než 5.5, pak dochází k drastickému poklesu počtu druhů fytoplanktonu (ALMER *et al*., 1978). Zásoba fosforu je nejdůležitějším faktorem, který rozhoduje o druhovém bohatství v acidifikovaných jezerech (HÖRNSTRÖM *et al*., 1984). Přítomnost určitých druhů řas v acidifikovaných jezerech značí jejich fyziologickou schopnost odolávat nízkému pH nebo změnám souvisejícími s pH. Mezi mechanismy, které umožňují ochranu proti kyselému prostředí, můžeme zahrnout například omezený transport iontů H^+ přes buněčnou membránu při nízkých hodnotách pH. Některé rody (např. *Gymnodinium, Chlorella, Chroococcus*) mohou produkovat tenká rosolovitá pouzdra, která vytváří částečnou bariéru proti kyselému prostředí a poskytují tím buňkám také výhodu oproti jiným druhům. Mnoho druhů bičíkovců

může svým pohybem vyhledávat úkryt v méně kyselém metalimniu (FINDLAY *et* KASIAN, 1986, podle DIXIT *et al*., 1989; FINDLAY *et al*., 1999).

V neacidifikovaných oligotrofních jezerech jsou převažujícími planktonními řasami zlativky (Chrysophyceae), zelené řasy (Chlorophyta) a rozsivky (Bacillariophyceae), typický je ojedinělý výskyt sinic (DIXIT *et* SMOL, 1989). V acidifikovaných jezerech jsou tyto druhy postupně nahrazeny obrněnkami (Dinophyceae) a také určitým množstvím zástupců třídy Cryptophyceae, protože Dinophyceae a Cryptophyceae jsou více tolerantní k značnému poklesu pH a extrémním podmínkám než ostatní třídy (YAN, 1978, podle DIXIT *et* SMOL, 1989; FINDLAY *et al*., 1999). Největší změny ve složení fytoplanktonu se podle YANA (1978) vyskytují při pH přibližně od 4.7 do 5.6, přibližně ve stejném rozsahu kdy je vyčerpán uhličitanový pufrační systém. Dominantními zástupci třídy Dinophyceae v acidifikovaných jezerech jsou *Peridinium umbonatum* a *Gymnodinium uberrimum* (ALMER *et al*., 1974; ALMER *et al*., 1978; ROSÉN, 1981). Druh *Peridinium umbonatum* je obecně pokládán za typickou dominantu silně acidifikovaných lokalit (ALMER *et al*., 1978), je to acidotolerantní pomalu rostoucí druh vyskytující se především v ultraoligotrofních neacidifikovaných i acidifikovaných vodách, kde je jeho schopnost kompetovat s jinými druhy o živiny vysoká. Je to také druh, který je tolerantní k vysokým hodnotám hliníku a jiným těžkým kovům (YAN, 1979, podle HÖRNSTRÖM, 2002). Jedním z možných vysvětlení také může být, že druh *Peridinium umbonatum,* který může tvořit 30 až 40 % biomasy fytoplanktonu, není snadnou potravou pro herbivorní zooplankton. Pro některé malé druhy zooplanktonu, jako například častý druh acidifikovaných vod *Bosmina longirostris* jsou buňky druhu *Peridininium umbonatum* pravděpodobně příliš velké ke konzumaci (HAVENS *et* DECOSTA, 1985, podle DIXIT *et al*., 1989). Dalšími hojnými druhy acidifikovaných oligotrofních jezer jsou zástupci rodu *Dinobryon*. a další malí bičíkovci z třídy Chrysophyceae, malí bezschránkatí zástupci třídy Dinophyceae a zástupci rodu *Chlamydomonas* (Chlorophyta) (ALMER *et a*l., 1978; ROSÉN, 1981; SCHINDLER *et al*., 1985). Obecně je ale známo, že počet druhů třídy Chrysophyceae a oddělení Chlorophyta je v acidifikovaných vodách značně redukovaný, což může být vysvětleno tím, že tyto druhy jsou slabými kompetitory při nízkém pH (DIXIT *et al*., 1989). Skupina Chlorophyta je v acidifikovaných a oligotrofních vodách reprezentována spíše řídce. Ale i přesto zde lze nalézt formy s vysokou tolerancí k aciditě, jako například *Monoraphidium dybowskii*, který je kromě toho odolný i k vysokým hodnotám koncentrací hliníku, vyskytuje se však v jezerech s vyšším přísunem živin (ROSÉN, 1981). Jeho příbuzný druh *Monoraphidium griffithii* charakterizovaný jako indikátor oligotrofie chybí při nejnižších hodnotách pH a to pravděpodobně důsledkem jeho nižší tolerance k vysokým koncentracím

hliníku (HÖRNSTRÖM, 2002). Se zvyšujícím se stupněm acidifikace dochází k poklesu výskytu sinic (Cyanobacteria) a epilitických a planktonních rozsivek (Bacillariophyceae). Zástupci celé skupiny Cyanobacteria preferují vyšší trofickou úroveň a vyskytují se proto obvykle v eutrofních vodách. Výjimkou je pouze druh *Merismopedia tenuissima*, který je vázán převážně na oligotrofní vody (ROSÉN, 1981). Jeho výskyt byl potvrzen v několika acidifikovaných švédských jezerech, nejčastěji při pH 5.6-6.2, což může mít význam z hlediska biomasy (HÖRNSTRÖM, 1999). Výskyt druhu *Merismopedia tenuissima* je obvykle doprovázen zelenou řasou *Monoraphidium dybowskii* (ROSÉN, 1981). Dalšími druhy, které byly nalezeny v kyselých oligotrofních vodách v menším množství je například *Bitrichia ollula*, rod *Mallomonas*, S*ynura echinulata* (Chrysophyceae) nebo *Isthmochloron trispinatum* (Xanthophyceae) (HÖRNSTRÖM, 2002).

Acidifikace má vliv nejen na změny v druhovém složení, ale i na celkovou biomasu fytoplanktonu. Pro fytoplankton acidifikovaných jezer jsou typické nízké hodnoty biomasy. Biomasa fytoplanktonu a primární produkce jsou značně ovlivněny sezónním vývojem, tolerancí jednotlivých druhů k měnící se kvalitě vody, dostupností živin a světelnými podmínkami. Sledováním změn v průběhu acidifikace bylo zjištěno, že celková biomasa může se snižujícím se pH dokonce růst. Hlavní roli v tomto jevu při velice nízkých hodnotách pH (menších než 5) hraje pravděpodobně nahrazení malých druhů velkými. S čímž souvisí také zvýšená průhlednost oligotrofních acidifikovaných jezer (FINDLAY *et al.*, 1999; FINDLAY *et* KASIAN, 1986, podle DIXIt *et al.*,1989; ALMER *et al*., 1978). Hodnoty biomasy jsou určovány především koncentracemi rozpuštěného fosforu, který je závislý na množství hliníku ve vodě. Proto nejnižší hodnoty biomasy byly zaznamenány v rozsahu pH mezi 5 a 6, kdy dochází k vytváření komplexů fosforu s hliníkem a fosfor se stává těžko dostupnou živinou (KOPÁČEK *et al*., 2000).

Dlouhodobý výzkum šumavských jezer ukazuje, že druhové složení fytoplanktonu se výrazně neliší od jiných acidifikovaných jezer v Evropě a Severní Americe. V planktonu šumavských jezer se běžně vyskytuje asi 30 druhů řas (NEDBALOVÁ, 2001), dominantu zde tvoří bičíkovci, typicky třídy Dinophyceae, Chrysophyceae, a Cryptophyceae (FOTT *et al*., 1980; LUKAVSKÝ in WEILNER 1997; LUKAVSKÝ 2004, NEDBALOVÁ *et* VRTIŠKA 2000; SCHAUMBURG 2000). SCHAUMBURG (2000) nalezl během dlouhého období pozorování až 39 a 63 druhů fytoplanktonu ve Velkém a Malém Javorském jezeře, ale pouze 22 druhů v Roklanském jezeře, z čehož můžeme usuzovat na silné následky acidifikace Roklanského jezera. Druhové zastoupení fytoplanktonu všech sedmi šumavských jezer je více méně stejné. Srovnání současného stavu se staršími studiemi dokazuje, že mnoho druhů fytoplanktonu

acidifikovaných oligotrofních jezer bylo schopno přežít období, kdy se voda v jezerech stávala kyselejší (FOTT *et al*. 1994). Nejčastějšími druhy téměř všech šumavských jezer jsou *Peridinium umbonatum, Gymnodinium uberrimum* (Dinophyceae), *Cryptomonas* spp. (Cryptophyceae) a zástupci rodu *Dinobryon* (Chrysophyceae). Ve Velkém a Malém Javorském jezeře byl zjištěn významný podíl zástupců třídy Cryptophyceae a dalších zástupců třídy Chrysophyceae, jako například *Synura echinulata* nebo *Chromulina* sp. Pro Plešné a Roklanské jezero byl typický vysoký podíl zelených řas (NEDBALOVÁ, 2001). Většina druhů fytoplanktonu byla nalezena ve všech sledovaných jezerech. Zajímavostí je přítomnost druhu *Katodinium planum,* který byl poprvé popsán B. FOTTEM v Černém jezeře roku 1938 (FOTT B., 1938), v současnosti byl jeho výskyt potvrzen opět v Černém jezeře a nově v Plešném a Roklanském jezeře (NEDBALOVÁ, 2001). Právě v posledně zmiňovaném se zdá být v současnosti jeho vývoj úspěšný. Výjimečné postavení mezi šumavskými jezery má Plešné jezero, které je charakteristické dominancí nepohyblivého druhu *Monoraphidium dybowskii* (Chlorophyta) a dvěma druhy vláknitých sinic – *Pseudanabaena* sp. a *Limnothrix* sp., což je zajímavé z hlediska toho, že výskyt sinic není pro acidifikovaná jezera typický. Výskyt těchto druhů je způsoben pravděpodobně tím, že pro Plešné jezero je charakteristický vyšší přísun rozpuštěného reaktivního fosforu z povodí než v jiných šumavských jezerech (VRBA *et al*., 2000). S tím také souvisí vyšší biomasa fytoplanktonu, která je typická pro mezotrofní jezera, kam může být Plešné jezero spolu s Prášilským zařadit (VRBA *et al*., 1996). Společným znakem všech šumavských jezer je mimo jiné značný výskyt vláknitých bakterií v bakterioplanktonu (FOTT *et al*., 1980, VRBA *et al*., 1996), což souvisí s nízkou zásobou celkového fosforu. Čím nižší je zásoba fosforu, tím vyšší je podíl heterotrofních bakterií v planktonu. Bakterioplankton má zřejmě větší schopnost než fytoplankton využívat fosfor. Kompetice o fosfor je obecně významným aspektem ve vztahu řas a bakterií, ve kterém se bakterie jeví lepšími kompetitory než řasy (VRBA *et al*., 2003c). Výskyt velkého množství vláknitých bakterií vyplývá především z obrany proti silnému predačnímu tlaku bičíkovců, u kterých se mixotrofie může stát alternativním způsobem výživy. Mixotrofie byla často pozorována ve skupině Chrysophyceae a to především u rodu *Dinobryon* v období limitace fosforem (BIRD *et* KALFF, 1987). Rod *Dinobryon* dokáže účinně pokrýt svůj požadavek na fosfor fagotrofií jednobuněčného bakterioplanktonu, což je důvod, proč bakterie mění svou velikost a vytvářejí dlouhá vlákna, která se stávají dominantními v bakterioplanktonu (VRBA *et al*., 2003c).

2.3. HISTORIE VÝZKUMU FYTOPLANKTONU ŠUMAVSKÝCH JEZER

První hydrobiologický výzkum všech šumavských jezer byl zahájen skoro před 130 lety. Vůbec prvním kdo zkoumal šumavská jezera byl FRIČ, který se zde zabýval především dominantními druhy korýšů (FRIČ, 1872; 1873). V této době nebyla jiná technika pro koncentraci fytoplanktonu nežli sítě, a proto tato skupina v jeho seznamu chyběla (LUKAVSKÝ, 2004). Od té doby občasný hydrobiologický výzkum a paleolimnologické studie pokračovaly a díky nim jsme dnes schopni dokumentovat významné změny v chemismu vody a tím i následné změny ve složení planktonu a bentosu. HANSGRIG (ve FRIČ *et* VÁVRA, 1898) publikoval první seznam druhů řas Černého jezera (Veselý, 1994). V letech 1935-37 se Černým jezerem zabýval B. FOTT, který také jako první použil pro koncentraci fytoplanktonu sedimentaci a popsal odtud několik nových druhů fytoplanktonu: *Bitrichia ollula, Katodinium bohemicum* a *Katodinium planum* (FOTT, 1937; 1938). Druh *Katodinium planum* je zajímavý především z toho důvodu, že se jedná pravděpodobně o endemitní druh šumavských jezer. Kromě Černého jezera byl koncem 90. let objeven i v Plešném a Roklanském jezeře (NEDBALOVÁ, 2001).

V poválečné době výzkum šumavských jezer stagnoval, neboť většina lokalit byla v uzavřeném pohraničním pásmu. Od roku 1980 zde byl obnoven pravidelný limnologický výzkum a od té doby jsou jezera poměrně často zkoumána (FOTT *et al*. 1994; VRBA *et al*. 1996, 2000, 2003a; NEDBALOVÁ *et* VRTIŠKA 2000; LUKAVSKÝ 2004, atd.). Počátkem 90. let, kdy došlo k výraznému ústupu acidifikace, byl v Plešném a Čertově jezeře, ve kterých byl zaznamenán relativně nejvyšší pokles v obsahu dusičnanů ve vodě, vizuálně patrný intenzivnější růst řas. V případě kyselejšího Čertova jezera šlo o růst vláknitých řas, v Plešném jezeře především o intenzivnější růst fytoplanktonu (VESELÝ, 1996). Na konci 90. let byl rostoucí trend ve vývoji biomasy fytoplanktonu Plešného jezera potvrzen (VRBA *et al*., 2000). Současné složení fytoplanktonu sedmi šumavských jezer je přibližně stejné mezi všemi jezery i ve srovnání s druhovým složením z období před acidifikací. Výjimkou je pouze druh *Cyclotella* sp., který se vyskytoval v Černém jezeře ve 30. letech a v současnosti zde chybí (VRBA *et al*., 2003b). Druhovým složením a biomasou fytoplanktonu šumavských jezer se v nedávné době zabývali například NEDBALOVÁ *et* VRTIŠKA (2000), NEDBALOVÁ (2001), VRBA *et al*. (2003b) a další.

2.4. ZOTAVOVÁNÍ Z ACIDIFIKACE

Se snižujícími se depozicemi síry a dusíku v oblastech střední a severní Evropy a Severní Ameriky se stále důležitější otázkou stávalo, jak acidifikovaná jezera budou odpovídat na pokles kyselých depozicí. V mnoha oblastech se prvotní znaky zotavování začaly objevovat již během 80. let, ale k urychlení tohoto procesu došlo až během 90. let. Změny v chemickém složení jezerních vod, které nastávají z časového měřítka jako první poté, co dojde k redukci atmosférické depozice, úzce souvisí s biologickým zotavením jezer. Odpovídající biologické zotavení je významně zpožděno za zlepšující se kvalitou vody (KOPÁČEK *et al*., 2002). Hlavní otázkou proto zůstává jaké další změny můžeme očekávat z hlediska chemismu vody a za jak dlouho a v jak velkém měřítku dojde k biologickému zotavení acidifikovaných jezer. Zda dojde k navrácení vodních společenstev poškozených lokálním vymíráním do stavu před acidifikací nelze předpovědět v časovém měřítku na roky nebo dokonce na desetiletí. To platí obzvláště pro horská jezera, která nemají spojení s jinými jezery jako v případě šumavských jezer (KOHOUT *et* FOTT, v příp.)

Proces zotavování z acidifikace nelze jednoduše popsat jako návrat do stavu před narušením ekosystému. Ekosystémy se přirozeně mění působením vnitřních procesů stejně jako jsou ovlivněny velkým množstvím vnějších faktorů, jako například klimatickými změnami. Mohou to být také faktory, které způsobí ireverzibilní změny ve vodním ekosystému, sem můžeme zařadit například příchod invazních druhů. Proces zotavování se proto musí zkoumat s ohledem na regionální rozdíly mezi jednotlivými oblastmi a můžeme ho charakterizovat jako vývoj směrem ke stavu typickému pro nejméně narušená jezera (GUNN *et* SANDØY, 2003).

Změny v chemismu acidifikovaných jezer po poklesu depozicí síry a dusíku mohou nastat různě rychle. Ve vysokohorských oblastech, kde jsou obecně tenké půdy s nízkou výměnnou kapacitou kationů a retenční kapacita půd je malá, je odpověď na měnící se podmínky relativně rychlá. Naopak povodí jezer se silnými starými půdami a vysokou retenční schopností zadržet síru se zotavují pomaleji důsledkem uvolňování usazené síry z povodí do jezer. V některých případech dokonce může zvyšování kyselosti vody pokračovat, navzdory tomu, že depozice síry výrazně poklesly (SKJELKVÅLE *et al.*, 2003). Ke zpožďování v zotavení přispívá kromě síry významně i dusík, jehož emise neklesaly tak rychle jako v případě síry. Dusík je obvykle silně zadržován v půdě a poměrně velké množství ho může být vyluhováno v odtocích. Z největší části v podobě dusičnanů, které mohou okyselovat půdu a vodu stejně jako sírany, čímž brání rychlejšímu zotavení. Budoucí

klimatické změny mohou přispět ke vzniku nejistých předpovědí týkajících se zotavení. Tyto změny mohou buď urychlit nebo naopak zabránit zotavení acidifikovaných jezer. Řadí se mezi ně zvyšující se teplota a srážky, oba tyto faktory mohou zvýšit vyluhovaní dusičnanů do vody (WRIGHT *et al*., 2005). Prvními známkami zotavení po chemické stránce je pokles koncentrace síranů a iontů hliníku ve vodě a rostoucí hladina pH a zvyšující se kyselinová neutralizační kapacita. Celkový rozsah zotavení je závislý na mnoha okolnostech zahrnující velikost poklesu depozicí, charakteristiky povodí, hospodářské využití krajiny, složení lesa a další faktory. Mezi významné změny, které proběhly v chemismu jezerní vody v šumavských jezerech během zotavování ze stavu okyselení, patří významný pokles celkové koncentrace hliníku (přibližně o 50 % během posledních dvou desetiletí). Jestliže je hliník hlavním stresujícím faktorem jezerních ekosystémů, měli bychom pozorovat určité biologické zlepšení poté, co jeho koncentrace poklesnou (VRBA *et al.*, v příp.). Pokles koncentrace hliníku vede k určitému zvýšení celkové koncentrace fosforu a pH a rovněž ke snížení aktivity extracelulárních fosfatáz, čímž se fosfor stává lépe dostupným pro planktonní organismy a to zejména pro fytoplankton (VRBA *et al*., 2003b). Koncentrace hliníku v šumavských jezerech dosáhla velmi vysoké úrovně ve srovnání s jinými acidifikovanými jezery a současná koncentrace je stále poměrně vysoká. Proto cyklus fosforu v jezerech zůstává stále narušený, i když určité zlepšení v zásobě fosforu je patrné a vede k zotavení planktonních společenstev z acidifikace (VRBA *et al.*, v příp.).

Rychlost biologického zotavení výrazně zaostává za zlepšením kvality vody a liší se mezi jednotlivými jezery. Jezera s dlouhou dobou zdržení potřebují většinou delší dobu k dosažení nového stabilního stavu než jezera s kratší dobou zdržení (JEFFRIES *et al.*, 2003). Organismy vyžadují určitý čas k přesunu zpátky do původního habitatu a k přizpůsobení se novému prostředí. Proto může dojít k vystřídání několika generací před tím než nastane stabilizace celé populace. Charakteristická doba zpoždění je pravděpodobně velice rozdílná mezi jednotlivými skupinami, například u řasových společenstev můžeme návrat očekávat v několika rocích po acidifikaci, zatímco populace ryb mohou vyžadovat až několik desítek let (WRIGHT *et al*., 2005). Fytoplankton je skupinou, která je jako jedna z prvních ovlivněna acidifikací a také jako první zareaguje na zlepšující se kvalitu vody, a to pravděpodobně důsledkem jejich rychlého obratu. Zotavení fytoplanktonu acidifikovaných jezer můžeme popsat jako návrat společenství řas k dřívějšímu přirozenému stavu, které je založeno na druhovém složení, diverzitě a bohatství s ohledem na regionální dočasné změny ve srovnání s jinými jezery (FINDLAY, 2003). Během fáze zotavování dochází ke zvyšování pH, na což reaguje i fytoplankton a to tak, že roste druhové bohatství a diverzita. Tento proces však

nastává teprve když pH nabude hodnoty okolo 6 (FINDLAY, 2003). Společenství fytoplanktonu se pak může navrátit do svého přirozeného stavu, dominantní druhy bičíkovců ze třídy Dinophyceae ustupují a začínají se objevovat i jiné druhy charakteristické pro neacidifikovaná jezera. Dalším rysem zotavování fytoplanktonu je rostoucí celková biomasa, která souvisí s lepší dostupností fosforu a také koncentrací dusíku a rozpuštěného organického uhlíku (SKJELKVÅLE *et al.*, 2003).

První známky zotavení byly pozorovány také u šumavských jezer. V Plešném jezeře došlo k významnému nárůstu biomasy fytoplanktonu poté, co se snížily koncentrace hliníku ve vodě. Biomasa fytoplanktonu dosahovala až 80 % celkové biomasy, což je pravděpodobně důsledkem vyššího přísunu fosforu ve srovnání s ostatními šumavskými jezery (VRBA *et al*., 2000). Nárůst potravních zdrojů vedl k významnému zvýšení počtu pelagických vířníků (přibližně o 2-3 řády během 90. let) (VRBA *et al*., 2003a). V Černém jezeře byl významným znakem zotavení návrat perloočky *Ceriodaphnia quadrangula* do pelagiálu v roce 1997, která pravděpodobně přežila období silné acidifikace v kamenitém litorálu. Z hlediska druhového složení fytoplanktonu byly téměř všechny přítomné druhy pozorovány v šumavských jezerech již v 30. letech minulého století (VRBA *et al*., 2000). Toto srovnání současného stavu se starými daty naznačuje, že mnoho acidosensitivních druhů fytoplanktonu bylo schopno přežít období, kdy se jezera stávala acidifikovanými (FOTT *et al*., 1994).

Jezera na české straně Šumavy byla v minulosti i v současnosti poměrně intenzivně zkoumána, na rozdíl od jezer v Bavorském lese, o kterých máme menší množství informací. Z toho důvodu je tato práce zaměřena na sledování možných změn druhového složení, vertikální distribuce a biomasy fytoplanktonu silně acidifikovaného Roklanského jezera, ke kterým v současné době může dojít důsledkem měnícího se chemismu jezerní vody. Hlavním cílem této bakalářské práce je proto zjistit, zda v důsledku těchto změn můžeme pozorovat nějaké známky biologického zotavení Roklanského jezera.

3. MATERIÁL A METODY

3.1. POPIS LOKALITY

Šumavská ledovcová jezera byla vyhloubena ledovci uprostřed nejrozsáhlejší zalesněné oblasti ve střední Evropě, podél hranic mezi Čechami, Bavorskem a Rakouskem během poslední doby ledové. Všechna jezera jsou relativně malá s příkrými stěnami pokrytými jehličnatými lesy s převahou smrku (*Picea abies*). Leží v geologicky citlivém podloží, které je charakterizováno hlavně rulami, kvarcity a granity. Povodí je pokryto tenkou vrstvou kyselých hnědých podzolových půd s mocností 0-30 cm, častý je jen obal lesního humusu na balvanech (VESELÝ, 1996). Některá jezera na české straně byla ovlivňována člověkem už od 16. století, typická je například těžba dřeva, hutnictví rud, výroba skla nebo chov dobytka. Naproti tomu jezera v Bavorském lese byla tohoto vlivu více ušetřena (VRBA *et al*., 2000).

Roklanské jezero (Rachelsee), jedno ze tří ledovcových jezer v Bavorském lese (48°58´N, 13°24´E) leží v nadmořské výšce 1079 m jihovýchodně od vrcholu Roklanu. Jeho rozloha je 5,7 ha a maximální hloubka 13 m (SCHAUMBURG, 2000). Roklanské jezero stejně jako ostatní jezera na Šumavě patří mezi typická dimiktická jezera mírného pásu s jarním a podzimním mícháním a letní a zimní stratifikací (VRBA *et al*., 1996). Toto jezero bylo již v minulosti charakteristické nižším pH než ostatní dvě jezera v Bavorském lese, což někteří autoři vysvětlují odlišným složením lesního porostu v povodí jezera. Pro povodí Roklanského jezera je typický smrk, narozdíl od Velkého a Malého Javorského jezera, kde se kromě smrku vyskytuje také buk (VESELÝ, 1994). Částečně může být nižší pH vysvětleno také lokálními průmyslovými aktivitami v okolí jezera v polovině 19. století (SCHAUMBURG, 2000).

3.2. ODBĚR A ZPRACOVÁNÍ VZORKŮ

Vzorky fytoplanktonu v roce 2005 byly odebírány ve 4 obdobích – květen, červen, srpen a září z hloubek 0 m, 4 m, 8 m, 11 m a z hloubky 0,5 m nade dnem. Všechny odběry byly provedeny pracovníky HBÚ AV ČR. Vzorky byly fixovány Lugolovým roztokem a uchovány v plastových lahvích o objemu 1,5 l na chladném a temném místě až do doby zpracování (STRAŠKRABOVÁ *et al*., 1999).

Pro kvantitativní stanovení fytoplanktonu byla použita sedimentační metoda podle Utermöhla (UTERMÖHL, 1931, LUND *et al*., 1958). Vzorky se nechaly nejdříve sedimentovat v odměrných válcích o objemu 100 ml po dobu přibližně pěti dnů. Poté bylo nutné odsát svrchní vrstvu na poměr 5:1 původního objemu. Po důkladném promíchání jsem těmito zahuštěnými vzorky naplnila sedimentační komůrky (o průměru 25 mm a výšce 20 mm) a nechala sedimentovat nejméně 24 hodin, aby došlo k usazení i těch nejmenších organismů. Pro počítání fytoplanktonu byl použit inverzní mikroskop Nikon Diaphot s objektivem 60x vybavený fázovým kontrastem. Počítání se provádí v pruzích nebo pro hojnější druhy ve čtvercové mřížce. Pro dominantní druhy jsem se snažila napočítat nejméně 400 jedinců. Abundance jednotlivých druhů fytoplanktonu byla vyjádřena jako počet jedinců na 1 ml. Zpracování grafů bylo provedeno v programu Sigma Plot 4.

K určování jednotlivých druhů fytoplanktonu ve fixovaných vzorcích jsem použila tyto příručky: HINDÁK (1978), POPOVSKÝ *et* PFEISTER (1990), STARMACH (1985).

Vzorky z let 1999, 2003 a 2004 byly zpracovány v předešlých letech (NEDBALOVÁ, nepubl. data).

4. VÝSLEDKY

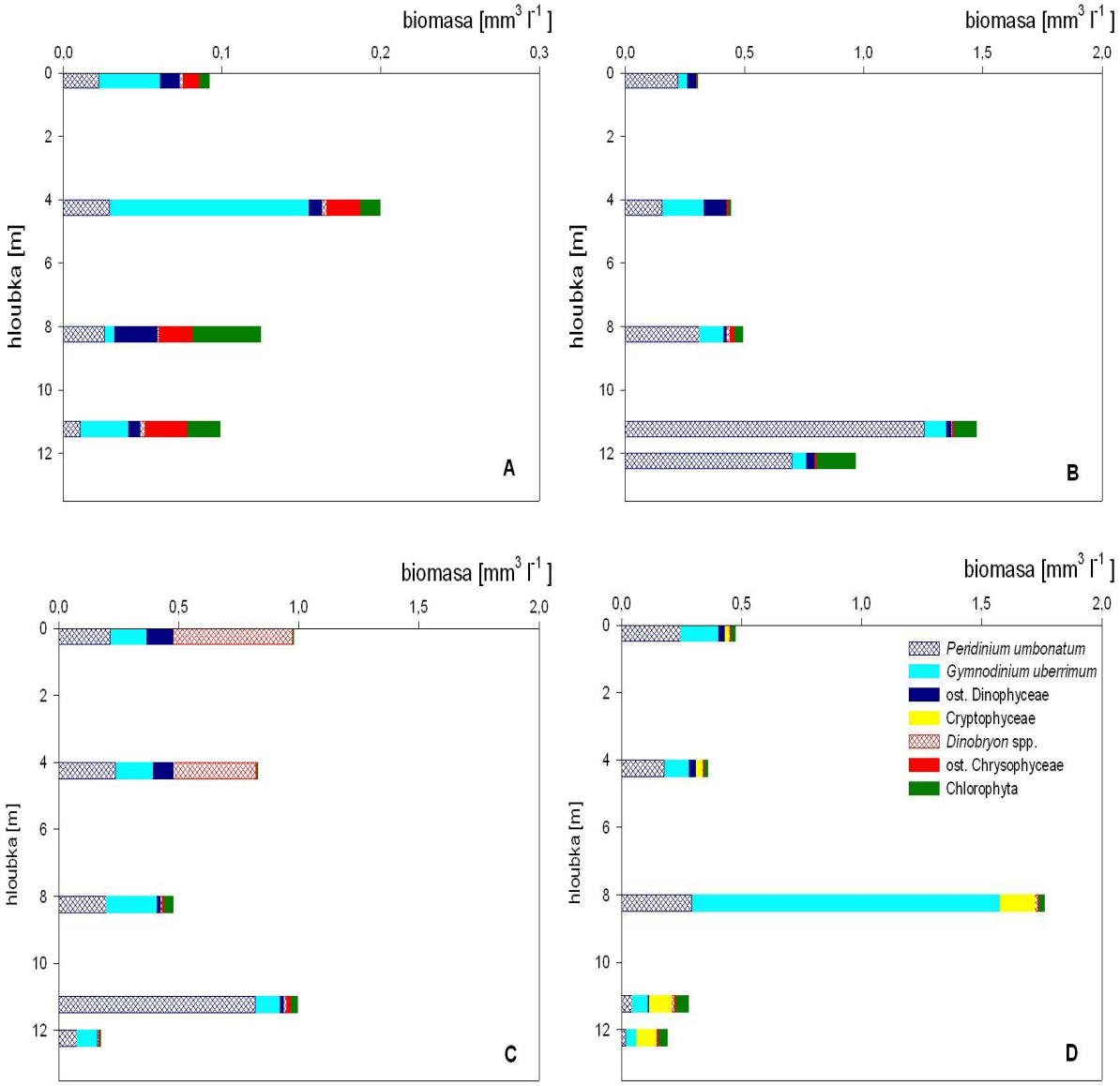
Přehled fytoplanktonu Roklanského jezera

V období let 1999-2005 se v Roklanském jezeře podle zjištěných výsledků vyskytovalo celkem 22 druhů fytoplanktonu. Přehled a zastoupení jednotlivých druhů a tříd z podzimních odběrů v tomto období je uveden v **Tabulce 1**.

Tabulka 1: Zastoupení jednotlivých druhů fytoplanktonu Roklanského jezera v letech 1999, 2003, 2004 (NEDBALOVÁ, nepubl. data) a 2005 v zářijových vzorcích.

Druh	1999	2003	2004	2005
CYANOBACTERIA				
Limnothrix sp.	x	x	x	x
Pseudanabaena sp.	x	x	x	x
DINOPHYCEAE				
Peridinium umbonatum Stein	xx	xx	xx	xx
Gymnodinium uberrimum (Allman) Kofoid et Sweezy	x	xx	xx	xx
Gymnodinium sp.	x	x	x	x
Katodinium bohemicum (Fott) Litvienko	x	–	x	x
Katodinium planum (Fott) Loeblich III	–	x	x	x
CRYPTOPHYCEAE				
Cryptomonas marsonii Skuja	–	x	–	x
Cryptomonas erosa Ehrenberg	x	x	x	x
CHRYSOPHYCEAE				
Dinobryon sp.	x	x	x	x
Bitrichia ollula (Fott) Bourrelly	x	x	x	x
Ochromonas sp.	x	x	x	x
Synura echinulata Korschikov	x	x	x	–
Mallomonas sp.	–	x	x	–
Spiniferomonas sp.	x	x	x	–
CHLOROPHYTA				
Chlamydomonas sp.	x	x	x	x
Chlorogonium fusiforme Matwienko	–	x	x	x
Carteria sp.	xx	x	x	x
Monoraphidium dybowskii (Wolosz.) Hind. & Kom.-Legn.	x	x	x	x
Koliella corcontica Hind.	x	x	–	–
Chloromonas sp.	x	x	x	–
Tetraedron minimum (A. Br.) Hansg.	x	x	x	x

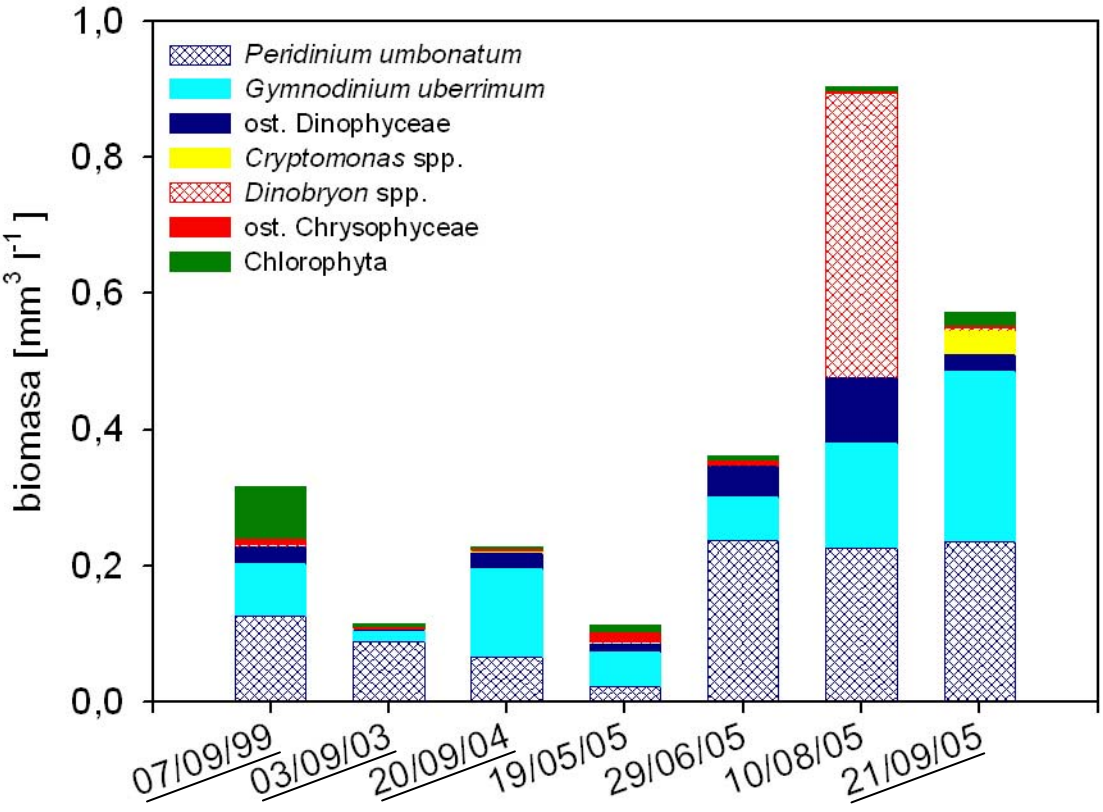
x, druh byl v jezeře přítomen, xx, druh byl významný z hlediska biomasy, –, druh chyběl



Obrázek 1: Vertikální distribuce biomasy fytoplanktonu Roklanského jezera ve čtyřech sledovaných obdobích roku 2005.
A - 19/05/05, **B** – 29/06/05, **C** – 10/08/05, **D** – 21/09/05

Sezónní vývoj a vertikální distribuce významných druhů a skupin fytoplanktonu Roklanského jezera v roce 2005 jsou zachyceny na **Obrázku 1**. Z výsledků z roku 2005 vyplývá, že dominantní skupinou fytoplanktonu Roklanského jezera je třída Dinophyceae a její dva zástupci *Peridinium umbonatum* a *Gymnodiniium uberrimum*. Tyto dva druhy mají také největší podíl na celkové biomase fytoplanktonu. Z hlediska vertikální distribuce jsou pro tyto druhy často typická hypolimnetická maxima. Výjimkou byl pouze květnový vzorek, u kterého byly zaznamenány velmi nízké hodnoty biomasy u všech druhů, což bylo pravděpodobně dáno tím, že od roztátí ledu na hladině jezera uplynula poměrně krátká doba.

Pro druh *Peridinium umbonatum* je charakteristický výskyt malé a velké formy (velká forma je považována za typickou). Malá forma dosahovala svých maxim většinou v epilminiu, zatímco typická forma se vyskytovala převážně v hypolimniu. Maximální výskyt druhu *Peridinium umbonatum* jsem zaznamenala v červnových a srpnových odběrech. Abundance druhu *Gymnodinium uberrimum* byla největší v září v hloubce 8 m, což mělo také význam z hlediska biomasy. Tak významné množství tohoto druhu jsem v ostatních odběrech nepozorovala, jeho výskyt byl přibližně rovnoměrně rozdělen ve všech sledovaných vrstvách. Přestože abundance druhu *Gymnodinium uberrimum* nedosahují příliš vysokých hodnot, vzhledem k jejich velikosti oproti ostatním více početnějším druhům, je jejich podíl na celkové biomase významný. Z třídy Dinophyceae byl kromě těchto dvou nejvýznamnějších druhů zajímavý výskyt druhu *Katodinium planum,* jehož abundance oproti minulým rokům vzrostla. Maximální výskyt tohoto druhu byl typický pro epilimnium v červnu a v srpnu, kde měl také určitý podíl na biomase.



Obrázek 2: Srovnání celkové biomasy fytoplanktonu a podílu jednotlivých druhů a taxonomických skupin v Roklanském jezeře (objemově vážené biomasy) v letech 1999, 2003, 2004 a 2005.

Srpnový vzorek byl charakteristický velmi vysokým podílem zástupců rodu *Dinobryon* (Chrysophyceae) na celkové biomase v epilimniu, což nebylo v předchozích vzorcích nikdy pozorováno. V následujícím zářijovém vzorku jeho abundance poklesla na minimální hodnoty. Z třídy Chrysophyceae byl z hlediska abundance v Roklanském jezeře poměrně významný také druh *Bitrichia ollula*, který dosahoval maximální početnosti spíše v hypolimniu.

V zářijovém odběru měla na celkové biomase určitý podíl třída Cryptophyceae a to druhy *Cryptomonas marsonii* a *Cryptomonas erosa*. Jejich výskyt jsem v tomto vzorku zaznamenala ve všech hloubkách, ale největší biomasa byla charakteristická pro hypolimnium. Ze skupiny zelených řas (Chlorophyta) se v jezeře vyskytovaly běžně druhy *Chlamydomonas* sp., *Carteria* sp. a *Chlorogonium fusiforme*. Kromě uvedených druhů řas jsem pozorovala v malém množství také dva druhy sinic *Limnothrix* sp. a *Pseudanabaena* sp., které jsou charakteristické pro všechna šumavská jezera.

Z **Obrázku 2** je patrná poměrně nízká biomasa fytoplanktonu ve všech sledovaných obdobích, která ani v jednom odběru nepřesahuje hodnotu $1 mm^3.l^{-1}$. Pro rok 2005 je charakteristická rostoucí celková biomasa během vegetační sezóny, s nejnižším podílem v jarních odběrech a s nejvyšším v pozdním létě. Ze srovnání zářijových odběrů z let 1999, 2003, 2004 a 2005 vyplývá mírný vzrůst celkové biomasy fytoplanktonu.

4. DISKUSE

Roklanské jezero patří v současné době spolu s Čertovým jezerem k jezerům, která jsou stále ještě velmi silně ovlivněna důsledky acidifikace. Pro Roklanské jezero je typický nízký počet druhů fytoplanktonu s převahou pohyblivých bičíkovců, což je charakteristické i pro jiná acidifikovaná jezera (ALMER *et al*., 1978). Důvodem může být schopnost těchto planktonních organismů migrovat ve vodním sloupci a tím efektivně využívat zásobu živin, která je v acidifikovaných jezerech snížena (HÖRNSTRÖM *et* al., 1984). Z kvalitativního hlediska je fytoplankton zastoupen především druhy ze tříd Dinophyceae, Crysophyceae a z oddělení Chlorophyta. Většina významných druhů fytoplanktonu, jejichž přehled je uveden v **Tabulce 1**, je pro acidifikované lokality typická. Dominantní druhy Roklanského jezera jako *Perridinium umbonatum*, *Gymnodinium uberrimum* a *Dinobryon* spp. jsou častými druhy vyskytujícími se v acidifikovaných jezerech. Jejich hojný výskyt je obvykle přisuzován vyšší toleranci ke kyselým vodám (DIXIT *et al*., 1989). Všechny pozorované druhy fytoplanktonu se v Roklanském jezeře vyskytovaly i v minulých letech a nezdá se pravděpodobné, že by acidifikace nějak výrazně narušila a změnila druhové složení fytoplanktonu, z čehož můžeme soudit, že většina druhů vyskytujících se v oligotrofních jezerech vykazuje určitou odolnost vůči acidifikaci (FOTT *et al*., 1994). Z hlediska druhového složení bylo zajímavé potvrzení výskytu druhu *Katodinium planum*, který zatím ještě nebyl objeven na jiných lokalitách a je tedy pravděpodobně endemitem šumavských jezer. Tento druh byl kromě Černého a Plešného jezera nalezen v roce 1999 nově také v Roklanském jezeře (NEDBALOVÁ, 2001). Druh *Katodinium planum* se typicky vyskytoval především v epilimniu, což může být dáno lepšími světelnými podmínkami v této vrstvě. Ve vzorcích z roku 2005 byla patrná poměrně vyšší abundance a díky jeho značné velikosti měl také určitý podíl na biomase v letních odběrech.

Z hlediska biomasy byl absolutně nejvýznamnější acidotolerantní druh *Peridinium umbonatum*, který může být považován za indikátor nízkých hodnot pH (YAN, 1979, podle HÖRNSTRÖM, 2002). Na celkové biomase se výrazně podílel téměř ve všech odběrových hloubkách. Tento druh je typický dvěma velikostními třídami, malá forma se vyskytovala převážně při hladině, zatímco typická forma, jež se začíná objevovat až v letních měsících, měla hodnoty svého největšího výskytu v hypolimniu. Srovnáním pozorování z minulých let a z roku 2005 lze konstatovat, že pro tento druh jsou charakteristická hypolimnetická maxima a to především v období letní stratifikace. Tato migrace ze svrchních vrstev vodního sloupce

do hypolimnia může vyplývat z vyšších hodnot pH a celkového obsahu fosforu na dně jezera během stratifikace. Hodnoty pH v hypolimniu ve sledovaných obdobích značně přesahovaly hodnotu 5 narozdíl od pH v epilimniu (KOPÁČEK, *nepubl. data*). Takový stav se obvykle vyskytuje v silně acidifikovaných jezerech s vyčerpaným uhličitanovým pufračním systémem (KOPÁČEK *et al*., 2000b). Hypolimnetická maxima některých druhů mohou mít souvislost také s určitou adaptací fytoplanktonu ke sníženým intenzitám světla v odpovídajících hloubkách, což se odráží ve změnách specifického obsahu chlorofylu *a*. V Roklanském jezeře v roce 1999 patřily hodnoty specifického chlorofylu *a* při hladině k nejnižším mezi šumavskými jezery, hodnoty v hypolimniu byly naopak vysoké. Obecně jsou takové maximální hodnoty v určitých hloubkách typické pro vertikální distribuci fytoplanktonu v mnoha jezerech (VRBA, *et al*., 2000). Na celkové biomase měl podstatný podíl také další druh ze třídy Dinophyceae a to *Gymnodinium uberrimum*, pro nějž jsou z hlediska vertikální distribuce stejně jako pro druh *Peridinium umbonatum* typické hlubší vrstvy vody. Tento trend byl ale patrný pouze ze zářijových odběrů. V letních a jarních měsících jsem maxima v hypolimniu nezaznamenala a tento druh se vyskytoval přibližně ve stejném množství ve všech odběrových hloubkách. Díky své značné velikosti, nemusí tento druh dosahovat vysokých abundancí jako jiné drobnější druhy, aby přispíval ke zvýšení celkové biomasy. Výskyt tohoto druhu je běžný pro acidifikovaná jezera a jeho odolnost proti sníženému pH je dána vytvářením tenkých gelovitých obalů okolo buněk (DIXIT *et al*., 1989). Podíl ostatních druhů na celkové biomase nebyl tak značný jako v případě těchto dvou druhů. Za zmínkou stojí určitý výskyt druhů ze skupiny zelených řas. Například pro zástupce rodu *Chlamydomonas* sp. byla charakteristická preference hypolimnia ve všech sledovaných obdobích v roce 2005 i v předešlých letech. V roce 1999 měla na celkové biomase největší podíl *Carteria* sp., která se nacházela v hloubce těsně nade dnem. V dalších letech se její abundance výrazně snížila a její příspěvek k celkové biomase byl nepatrný. S ohledem na sezónní změny se potvrdil v zářijových odběrech výskyt druhů *Cryptomonas erosa* a *Cryptomonas marsonii* ze třídy Cryptophyceae, jež se nalézaly v podzimních vzorcích i v letech 1999-2004 (Nedbalová, *nepubl. data*). Tyto druhy, které také pravděpodobně tolerují zhoršené světelné podmínky, se podílely na celkové biomase především v hypolimniu.

K významným sezónním změnám došlo v roce 2005 ve výskytu zástupců rodu *Dinobryon*. V srpnových odběrech jsem zaznamenala velmi vysokou abundanci (až 5000 buněk na ml) a tím i biomasu tohoto rodu v epilimniu, což bylo neobvyklé, jelikož ve srovnání s ostatními vzorky zástupci třídy Chrysophyceae měly v ostatních odběrech na biomase podíl spíše malý. V následujícím podzimním vzorku se biomasa této třídy vrátila na

svou obvyklou úroveň. Podobný trend byl zaznamenán v roce 1998 v Prášilském jezeře, kde stejně jako v Roklanské jezeře došlo k nárůstu biomasy rodu *Dinobryon* v letních měsících a poté v dalším období k náhlému vymizení. Toto kolísání biomasy fytoplanktonu bylo vysvětleno rozvojem populace herbivorního druhu perloočky *Daphnia longispina*, jíž sloužil rod *Dinobryon* sp. jako jeden z dobrých zdrojů potravy (NEDBALOVÁ *et* VRTIŠKA, 2000). V Roklanském jezeře vymizení rodu *Dinobryon* nelze přisuzovat k predaci herbivorního zooplanktonu, jelikož zde v důsledku silné acidifikace vyhynuly původní druhy planktonních korýšů s výjimkou dvou druhů vířníků. Proto tak náhlý pokles abundance zůstává nejasný.

Zřetelnou známkou zlepšující se kvality vody bývají většinou rostoucí hodnoty pH. Ty se v Roklanském jezeře v roce 2005 pohybovaly v rozmezí 4.8-5.0 v epilimniu (KOPÁČEK, nepubl. data). Mírný vzestup nad hodnotu 5, který byl pozorován v letech 1999-2003 dále nepokračoval a v současné době jsou hodnoty stále poměrně nízké. Při hodnotách okolo pH 5 ALMER *et al*. (1978) nalezli v acidifikovaných jezerech nejnižší biomasu fytoplanktonu. Nízká celková biomasa vyplývá i z výsledků z roku 2005, kde hodnoty nepřesahovaly $1 mm^3 l^{-1}$. Roklanské jezero proto můžeme zařadit podle rozdělení, které ustanovil ROSÉN (1981) do kategorie oligotrofních jezer. ROSÉN (1981) oddělil oligotrofní jezera od mezotrofních přibližnou hranicí $1 mm^3 l^{-1}$. Nízké hodnoty biomasy jsou důsledkem stále poměrně vysokých koncentrací hliníku, který se v koloidní formě váže na fosfáty a tím snižuje možnost jejich využití planktonními organismy (KOPÁČEK *et al*., 2000b).

Ze srovnání vzorků z jednotlivých odběrových období z roku 2005 vyplývá rostoucí celková biomasa fytoplanktonu během sezóny. Patrný je především vzestup biomasy na počátku léta. Nízké hodnoty biomasy v jarních vzorcích nejsou nijak překvapivé a jsou charakteristické pro začátek vegetační sezóny krátce po rozmrznutí ledové pokrývky (NEDBALOVÁ, 2001). Podíl jednotlivých druhů fytoplanktonu na celkové biomase byl v tomto vzorku poměrně rovnoměrný ve všech sledovaných hloubkách. V následujícím červnovém odběru se vertikální distribuce biomasy posunula do hypolimnia a celkově vzrostla, přičemž nárůst pokračoval i v dalších obdobích. Hypolimnetická maxima fytoplanktonu, která byla charakteristická i nadále, přispívají k objemově vážené biomase méně důsledkem poměrně malého objemu hypolimnia k celkovému objemu jezera. V srpnovém vzorku byla biomasa celkově nejvyšší díky vysoké abundanci zástupců rodů *Dinobryon* vyskytujících se v epilimniu. V roce 2005 ve srovnání s předešlými odběry můžeme pozorovat mírný růst celkové biomasy fytoplanktonu, i když zatím ještě ne statisticky signifikantní. Z těchto výsledků můžeme usuzovat na určitou zlepšující se dostupnost fosforu a tím i na lepší podmínky pro rozvoj planktonních organismů. U Roklanského jezera však nelze očekávat

stejný vývoj v procesu zotavování z acidifikace jako tomu bylo například u některých kanadských jezer. Poté co u nich došlo k návratu k jejich přirozenému stavu, kompozice fytoplanktonu byla stejná jako v jezerech, která acidifikací ovlivněna nebyla (FINDLAY, 2003). Důvodem je fakt, že Roklanské jezero je stejně jako ostatní šumavská jezera již částečně přirozeně acidifikováno. Tato přirozená acidifikace je dána především geologickým podložím těchto jezerních ekosystémů (FOTT, 1980). A s ohledem na určitou nadmořskou výšku, ve které se jezera nacházejí, lze předpokládat, že druhová diverzita a biomasa fytoplanktonu bude vždy nižší než v jiných neacidifikovaných povrchových vodách.

5. ZÁVĚR

Cílem mojí bakalářské práce bylo zjistit, zda s ústupem acidifikace a vlivem měnícího se chemismu Roklanského jezera lze v současné době pozorovat známky biologického zotavení.

Ze srovnání výsledků z let 1999, 2003, 2004 a vyhodnocení vzorků z roků 2005 vyplývá, že pro Roklanské jezero jsou z hlediska biomasy fytoplanktonu nejvýznamnější zástupci třídy Dinophyceae, kteří jsou obecně typičtí pro acidifikovaná jezera. K nejčastějším druhům vyskytujícím se v tomto jezeře během sledovaného období patří *Peridinium umbonatum, Gymnodinium uberrimu* a *Dinobryon* sp., což jsou druhy běžně se nacházející v acidifikovaných lokalitách. Významná je též rostoucí abundance druhu *Katodinium planum*, jež je charakteristický pro Roklanské jezero. Ze srovnání výsledků z předešlých let vyplývá, že celkově nedošlo ke změnám v druhovém složení fytoplanktonu. Maximální celková biomasa fytoplanktonu byla většinou charakteristická pro hypolimnium. Během sledovaného období roku 2005 došlo k významné změně ve vertikální distribuci biomasy v srpnovém odběru, kde výrazně vzrostla biomasa rodu *Dinobryon* sp. v epilminiu. V následujícím období se biomasa opět vrátila ke svým obvyklým hodnotám. Důvod tohoto neobvyklého kolísání je zatím nejasný. Srovnání sezónních změn biomasy fytoplanktonu v letech 1999-2004 nebylo možné provést, jelikož byly v těchto rocích provedeny pouze zářijové odběry.

Celková biomasa fytoplanktonu v průběhu celého sledovaného období vykazuje mírný rostoucí trend, i když zatím ještě ne statisticky signifikantní. I přesto se tento výsledek jeví jako pozitivní a lze z něj usuzovat na určité postupné ozdravování Roklanského jezera, které patří k jednomu z nejvíce acidifikovaných jezer na Šumavě. Tato práce je jednou z prvních studií sezónních změn biomasy fytoplanktonu a domnívám se, že další sledování změn bude potřebné k posouzení, zda současné zvýšení biomasy fytoplanktonu je známkou biologického zotavování Roklanského jezera a zda tento trend bude i nadále pokračovat.

6. PŘEHLED LITERATURY

ALMER, B., DICKSON, W., EKSTRÖM, C., HÖRNSTRÖM, E. & MILLER, U. (1974): Effects of acidification on Swedish Lakes. *Ambio*, **3**, 30-36.

ALMER, B., DICKSON, W., EKSTRÖM, C. & HÖRNSTRÖM, E. (1978): Sulphur pollution and the aquatic ecosystems. In: Nriagu, J. O. (ed.): *Sulphur in the environement, part II. Ecological impacts.* Wiley, New York, 271-311.

ANDERSON, I. C., TOBIAS, C. R., MACKO, S.A. & POTH, M. A. (2000): Sources and sinks of nitrogen in acidified glacial lakes of the Bohemian Forest, Czech Republic. *Silva Gabreta*, **4**, 135-146.

ANDERSON, N. J., JEPPESEN, E. & SONDERGAARD, M. (2005): Ecological effects of reduced nutrient loading (oligotrophication) on lakes: an introduction. *Freshwater Biology*, **50**, 1589-1593.

BITTL, T., VRBA, J., NEDOMA, J. & KOPÁČEK, J. (2001): Impact of ionic aluminium on extracellular phosphatases in acidified lakes. *Environmental Microbiology*, **3(9)**, 578-587.

BIRD, D. F. & KALFF, J. (1987): Algal phagotrophy : Regulating factors and importance relative to photosynthesis in *Dinobryon* (*Chrysophyceae*). *Limnol. Oceanogr.* **32(2)**: 277-284.

DIXIT, S. S. & SMOL, J. P. (1989): Algal assemblages in acid-stressed lakes with particular emphasis on diatoms and chrysophytes. In: Rao, S. S. (ed.): *Acid stress and aquatic microbial interactions.* CRS Press Inc., Boca Raton, Fla., 176 p.

DRISCOLL, C. T. (1985): Aluminium in acidic surface waters: chemistry, transport and effects. *Environ. Health Perspectives*, **63**, 93-104.

*FINDLAY, D. L. & KASIAN, S. E. M. (1986): Phytoplankton community responses to acidification of Lake 223, Experimental Lake Area, northeastern Ontario. *Water Air Soil Pollut.*, **30**, 719.

FINDLAY, D. L., KASIAN, S. E. M., TURNER, M. T. & STAINTON, M. P. (1999): Responses of phytoplankton and epilithon during acidification and early recovery of a lake. *Freshwater Biol.*, **42**, 159-175.

FINDLAY, D. L. (2003): Response of phytoplankton communities to acidification and recovery in Killarney Park and the experimental lakes area, Ontario. *Ambio*, **32(3)**, 190-195.

FOTT, B. (1937): Dva nové druhy rodu *Diceras* Reverdin. *Věstník Královské České Společnosti nauk*, Tř. II, 1-7.

FOTT, B. (1938): Eine neue Gymnodinium- und Massartia-Art. *Studia Botanica Čechoslovaca*, **1**, 100-104.

FOTT, J. (1980) : Předběžná zpráva o současném stavu acidifikace Černého jezera. In : *Zborník referátov celoštátneho seminára Voda – životné prostredie – problematika vody v podhorských oblastiach*. ZP SVTS, Tatranská Lomnica 1980, 214-224 (Diel I.).

FOTT, J., PRAŽÁKOVÁ, M., STUCHLÍK, E. & STUCHLÍKOVÁ, Z. (1994): Acidification of lakes in Šumava (Bohemia) and in the High Tatra Mountains (Slovakia). *Hydrobiologia*, **274**, 37-47.

*FRIČ, A. & VÁVRA, V. (1898): Výzkum dvou jezer šumavkých, Černého a Čertova. *Archívpro pro přírodovědný výzkum Čech*, **10**, 1-66.

GUNN, J. M. & SANDØY, S. (2003): Introduction to the Ambio Special Issue on biological recovery from acidification: Northern lakem recovery study. *Ambio*, **32(3)**, 162-164.

*HAVENS, K. & DECOSTA, J. (1985): The effect of acidification on the biomass and population size structure of *Bosmina longirostris*. *Hydrobiologia*, **122**, 153.

HEJZLAR, J., KOPÁČEK, J., VRBA, J., ČÍŽKOVÁ, R., KOMÁRKOVÁ, J. & ŠIMEK, K. (1998): Limnological study of Plešné Lake in 1994-1995. *Silva Gabreta,* **2**, 155-174.

HINDÁK, F. (ed.) (1978): Sladkovodné riasy. SPN, Bratislava, 278 s.

*HÖRNSTRÖM, E., EKSTRÖM, C., MILLER, U. & DICKSON, W. (1973): Effects of the acidification on lakes in the Swedish west coast region. *Inf. Indy. Freshw. Res. Drottningholm* **4**, 97 p.

HÖRNSTRÖM, E., EKSTRÖM, C. & DURAINI, O. (1984): Effects of pH and different levels of aluminium on lake plankton in the Swedisch west coast area. *Nat. Swed. Board of Fish., Inst. Of Freshwater Research Drottigholm, Lund, Report* **No 61**, 115-127.

HÖRNSTRÖM, E. (1999): Long-term phytoplankton changes in acid and limed lakes in SW Sweden. *Hydrobiologia*, **394**, 93-102.

HÖRNSTRÖM, E. (2002): Phytoplankton in 63 limed lakes in comparison with the distribution in 500 untreated lakes with varying pH. *Hydrobiologia*, **470**, 115-126.

*JANSSON, M. (1981): Induction of high phosphatase aktivity by aluminium in acidified lakes. *Arch. Hydrobiol.*, **93**, 32-44.

JANSSON, M., PERSSON, G. & BROBERG, O. (1986): Phosphorus in acidified lakes: The example of Lake Gardsjön, Sweden. *Hydrobiologia*, **139**, 81-96.

JANSSON, M., OLSSON, H. & PETTERSSON, K. (1988): Phosphatases; origin, characteristics and function in lakes. *Hydrobiologia*, **170**, 157-175.

JEFFRIES, D. S., CLAIR, T. A., COUTURE, S., DILLON, P. J., DUPONT, J., KELLER, W., MCNICOL, D. K., TURNER, M. A., VET, R. & WEEBER R. (2003): Assessing the recovery of lakes in southeastern Canada from the effects of acidic depositon. *Ambio*, **32(3)**, 176-182.

KOHOUT, L. & FOTT, J., (v příp.): Restoration of zooplankton in a small acidified mountain (Plešné Lake, Bohemian Forest) by reintoduction of key species.

KOPÁČEK, J., HEJZLAR, J., STUCHLÍK, E., FOTT, J. & VESELÝ, J. (1998): Reversibility of acidification of mountain lakes after reduction in nitrogen and sulphur emissions in Central Europe. *Limnol. Oceanogr.*, **43(2)**, 357-361.

KOPÁČEK, J., HEJZLAR, J., BOROVEC, J., PORCAL, P. & KOTOROVÁ, I. (2000): Phosphorus inactivation by aluminium in the water column and sediments: Lowering of in-lake phosporus availability in an acidified watershed-lake ecosystem. *Limnol. Oceanogr.*, **45(1)**, 212-225.

KOPÁČEK, J., HEJZLAR, J., KAŇA, J. & PORCAL, P. (2001a): Faktory ovlivňující chemismus šumavksých jezer. *Aktuality šumavského výzkumu*, 63-66.

KOPÁČEK, J., ULRICH, K. U., HEJZLAR, J., BOROVEC, J. & STUCHLÍK, E. (2001b): Natural inactivation of phospohus by aluminium in atmospherically acidified water bodies. *Water research*, **35(16)**, 3783-3790.

KOPÁČEK, J., VESELÝ, J. & STUCHLÍK, E. (2001c): Sulphur and nitrogen fluxes and budgets in the Bohemian Forest and Tatra Mountains during the Industrial Revolution (1850 – 2000). *Hydrol. Earth Syst. Sci.* **5(3)**, 391-405.

KOPÁČEK, J., STUCHLÍK, E., VESELÝ, J., SCHAUMBURG, J., ANDERSON, I. C., FOTT, J., HEJZLAR, J. & VRBA, J. (2002): Hysteresis in reversal of Central European Mountain Lakes from atmospheric acidification. *Water, Air, Soil, Pollut.: Focus*, **2**, 91-114.

LUKAVSKÝ, J. (2004): Řasy Černého jezera na Šumavě. *Aktuality šumavského výzkumu II*, 116-120.

LUND, J. W. G., KIPLING, C. A. & LE CREN, E. D. (1958): The inverted microscope method of estimating algal numbers and the statistical basis of estimation by counting. *Hydrobiologia*, **11**, 143-170.

*MOLDAN, B. (1991): *Atmospheric deposition: A biogeochemical process*. Academia, Praha, 108 p.

NALAWEJKO, C. & PAUL, B. (1985): Effects of manipulations of aluminium concentrations and pH on phosphate uptake and photosynthesis of planktonic communities in two Precambrian schield lakes. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.,* **42,** 1946-1953.

NEDBALOVÁ, L. & VRTIŠKA, O. (2000): Distribution of phytoplankton of Bohemian Forest lakes. *Silva Gabreta,* **4**, 213-222.

NEDBALOVÁ, L. (2001): Druhové složení a biomasa fytoplanktonu sedmi šumavských jezer. *Aktuality šumavského výzkumu*, 67-69.

OLSSON, H. & PETTERSSON, K. (1993): Oligotrophication of acidified lakes – a review of hypothesis. *Ambio*, **22**, 312-317.

POPOVSKÝ, J. & PFEISTER, L. A. (1990): Dinophyceae (Dinoflagellida). *Süsswasserflora von Mitteleuropa* (Band **6**), Gustav Fischer Verlag, Jena, Stuttgart, 272 p.

PRECHTELL, A., ALEWELL, C., ARMBRUSTER, M., BITTERSOHL, J., CULLEN, J. M., EVANS, C. D., HELLIWELL, R., KOPÁČEK, J., MARCHETTO, A., MATZNER, E., MEESENBURG, H., MOLDAN, F., MORITZ, K., VESELÝ, J. & WRIGHT, R. F. (2001): Response of sulphur dynamics in European catchments to decreasing sulphate deposition. *Hydrol. Earth Syst. Sci.*, **5(3)**, 311-325.

ROSÉN, G. (1981): Tusen sjöar Växtplanktons mijlökrav. *Norstedts Tryckeri, Stockholm*, 120 p.

SCHAUMBURG, J. (2000): Long-term trends in biology and chemistry of the acidified Bavarian Forest lakes. *Silva Gabreta*, **4**, 29-40.

SCHINDLER, D. V., MILLS, K. H., MALLEY, D. F., FINDLAY, D. L., SHEARER, J. A., DAVIES, I. J., TURNER, M. A., LINDSEY, G. A. & CRUIKSHANK, D. R. (1985): Long-term ecysystem stress: The effects of years of experimental acidification on small lake. *Science*, **228**, 1395-1401.

SKJELKVÅLE, B. L., EVANS, C., LARSEN, T., HINDA, A. & RADDUM, G. G. (2003): Recovery from acidification in European surface waters: A view to the future. *Ambio*, **32(3)**, 170-175.

STARMACH, K. (1985): Chrysophyceae und Haptophyceae. *Süsswasserflora von Mitteleuropa* (Band **1**), Gustav Fischer Verlag, Jena, 515 p.

STODDARD, J. L., JEFFRIES, D. S., LÜKEWILLE, A., CLAIR, T. A., DILLON, P. J., DRISCOLL, M C., FORSIUS, T., JOHANNESSEN, M., KAHL, J. S., KELLOGG, J. H., KEMP, A., MANNIO, J., MONTEITH, D. T., MURDOCH, P. S., PATRICK, S., REBSDORF, A., SKJELKVALE, B. L., STAINTON, M. P., TRAAEN, T., VAN DAM, H., WEBSTER, K. E., WIETING, J. & WILANDER, A. (1999): Regional trends in aquatic recovery from acidification in North America and Europe. *Nature*, **401**, 575-578.

STRAŠKRABOVÁ, V., CALLIERI, C., CARRILLO, P., CRUZ-PIZARRO, L., FOTT, J., HARTMAN, P., MACEK, M., MEDINA-SÁNCHEZ, J. M., NEDOMA, J. & ŠIMEK, K. (1999): Investigations on pelagic food webs in mountain lakes - aims and methods. *J. Limnol.,* **58(2**), 77-87.

*ŠVAMBERA, V. (1914): Šumavská jezera II. Velké Javorské jezero [Bohemian Forest lakes II. Großer Arbersee]. *Rozpravy české Akademie císaře Františka Josefa pro vědy, slovesnost a umění, tř. II*, Praha, **23(9)**, 1-25.

ULRICH, K.U. & PÖTHIG, R. (2000): Evidence for aluminium precipitation and phosphorus inactivation in acidified watershed-reservoir ecosystems. *Silva Gabreta*, **4**, 185-198.

UTERMÖHL, H. (1931): Neue Wege in der quatitativen Erfassung des Planktons. *Verh. Int. Verein Limnol.*, **5**, 567-596.

VESELÝ, J. (1994): Investigation of the nature of the Šumava Lakes: a review. *Časopis Národního Muzea, Řada přírodovědná,* **163(1-4)**, 103-120.

VESELÝ, J. (1996): Změny ve složení vod šumavských jezer v letech 1984 až 1995. *Silva Gabreta*, **1**, 129-141.

VRBA, J., KOPÁČEK, J., STRAŠKRABOVÁ, V., HEJZLAR, J. & ŠIMEK, K. (1996): Limnological research of acidified lakes in Czech part of the Šumava Mountains: trophic status and dominance of microbial food webs. *Silva Gabreta*, **1**, 151-164.

VRBA, J., KOPÁČEK, J. & FOTT, J. (2000): Long-term limnological research on the Bohemian Forest lakes and their recent status. *Silva Gabreta*, **4**, 7-28.

VRBA, J., KOPÁČEK, J., FOTT, J., KOHOUT, L., NEDBALOVÁ, L., PRAŽÁKOVÁ, M., SOLDÁN, N. & SCHAUMBURG, J. (2003a): Long-term studies (1871 – 2000) on acidification and recovery of lakes in the Bohemian Forest (central Europe). *Sci. Total Environ.*, **310**, 73-85.

VRBA, J., KOPÁČEK J. & NEDBALOVÁ, L. (2003b): Zotavování šumavských jezer z acidifikace – příklad Plešného jezera. *Acta Facultatis Ecologiae*, **10(1)**, 259-261.

VRBA, J., NEDOMA, J., KOHOUT, L., KOPÁČEK J., NEDBALOVÁ, L. RÁČKOVÁ P. & ŠIMEK, K. (2003c): Masive occurence of heterotrophic filaments in acidified lakes: seasonal dynamics and composition. *FEMS Mikrobiology Ecology*, **46**, 281-294.

VRBA, J., KOPÁČEK, J., BITTL, T., NEDOMA, J., ŠTROJSOVÁ, A., NEDBALOVÁ, L., KOHOUT, L. & FOTT, J. (v příp.): An aluminium role in phosphorus availability, food web structure, plankton dynamics and recovery in strongly acidified lakes.

WEILNER, C. (1997): Die Eiszeitseen des Bayrischen Waldes. *Regen,* 284 p.

WRIGHT, R. F., LARSSEN, T., CAMARERO, L. COSBY, B. J., FERRIER, R. C., HELLIWELL, R., FORSTUS, M., JENKINS, A., KOPÁČEK, J., MAJER, J., MOLDAN, F., POSCH, M., ROGORA, M. & SCHÖPP, W. (2005): Recovery of acidified European surface waters. *Environ. Sci. Technol.*, **39**, 64A-72A.

*YAN, N. D. & STOKES, P. M. (1978): Phytoplankton of an acidic lake, and its responses to experimental alterations of pH. *Environ. Conser.*, **5**, 93-102.

*YAN, N. D. (1979): Phytoplankton communities of an acidified heavy metal contaminated lake near Sudbury, Ontario: 1973-1978. *Water Air Soil Pollut.*, **11**, 43-55.