

**Univerzita Karlova v Praze**  
**Přírodovědecká fakulta**

Katedra botaniky



**Kateřina Bartořov**

Stomatocysty a řupiny chrysofyt a jejich využit v paleolimnologii  
Chrysophycean cysts and scales in paleolimnological studies

Bakalřsk prce

řkolitel: RNDr. Yvonne Nmcov, Ph.D.

Praha, 2012

## **PODĚKOVÁNÍ**

Na tomto místě bych ráda poděkovala své školitelce, RNDr. Yvonne Němcové, Ph.D., za neochvějnou trpělivost a vítanou pomoc při sepisování mé bakalářské práce.

### **Prohlášení:**

Prohlašuji, že jsem závěrečnou práci zpracovala samostatně a že jsem uvedla všechny použité informační zdroje a literaturu. Tato práce ani její podstatná část nebyla předložena k získání jiného nebo stejného akademického titulu.

V Praze, 5. 5. 2012

Podpis

## **ABSTRAKT**

Tato práce pojednává o šupinách a stomatocystách chrysofyt jako užitečném nástroji pro paleoekologické rekonstrukce prostředí v jezerních ekosystémech. V první části jsou popsány geologické, fyzikální a biologické aspekty rekonstrukcí jezer. Druhá část obsahuje informace o chrysofytách a jejich využití jako paleoekologických indikátorů. Mikrofosílie chrysofyt zahrnují dvě hlavní skupiny křemičitých indikátorů: stomatocysty a tvarované a ornamentované druhově specifické šupiny. Za pomoci kalibračních datových souborů mohou být sestaveny inferenční modely pro eutrofizaci, acidifikaci, atmosférické znečištění, zasolování, klimatické změny a jiné změny prostředí. Práce je prezentována jako literární rešerše.

**Klíčová slova:** stomatocysty, šupiny chrysofyt, paleoekologické rekonstrukce, jezero, chrysofyta, acidifikace, eutrofizace, salinita

## **ABSTRACT**

This thesis deals with chrysophyte scales and stomatocysts as useful tool of paleoecological reconstructions in lake ecosystems. In the first part the geological physical and biological aspects of lake reconstructions are described. The second part contents information about chrysophyte taxa and their utilisation as paleoekological indicators. Chrysophyte microfossils include two major groups of siliceous indicator: stomatocysts and sculptured and ornamented species-specific scales. Using surface-sediment training sets, quantitative inference models have been constructed for eutrophication, acidification, air-born pollution, salinification, climatic change, and other environmental changes. This thesis represents a literature review.

**Keywords:** stomatocysts, chrysophyte scales, paleoecological reconstructions, lake, chrysophytes, acidification, eutrophication, salinity

1. ÚVOD .....	5
2. GEOLOGICKÉ, FYZIKÁLNÍ A BIOLOGICKÉ ASPEKTY JEZER .....	6
2.1 Jezero jako archiv historie Země .....	6
2.2 Geologický vývoj jezer .....	7
2.2.1 Glaciální jezera .....	8
2.2.1.1 Pingo .....	9
2.3 Získávání a datování jezerních sedimentů .....	9
2.3.1 Kórování .....	9
2.3.2 Sedimentační pasti .....	10
2.3.3 Relativní datování .....	10
2.3.4 Absolutní datování .....	11
2.4 Geochemický archiv .....	11
2.4.1 Salinita .....	12
2.4.2 pH .....	12
2.4.3 Limitující prvky .....	12
2.4.3.1 Fosfor .....	13
2.4.3.2 Dusík .....	13
2.4.3.3 Křemík a hliník .....	13
2.4.3.4 Uhlík a organická hmota .....	13
2.5 Paleoekologické indikátory .....	14
2.5.1 Rostliny .....	14
2.5.2 Zuhelnatělé částice (charcoal) .....	15
2.5.3 Rozsivky .....	15
2.5.4 Pakomáři .....	16
3. STOMATOCYSTY A KŘEMIČITÉ ŠUPINY CHRYSOFYT .....	17
3.1 Chrysofyta jako bioindikátory prostředí .....	17
3.1.1 Bioindikátory .....	18
3.2 Základní morfologie šupin a stomatocyst .....	20
3.2.1 Šupiny .....	20
3.2.1.1 Synurophyceae .....	21
3.2.1.2 Chrysophyceae .....	21
3.2.2 Stomatocysty .....	21
3.2.2.1 Morfologie .....	23
3.2.2.2 Encystace .....	26
3.2.2.3 Podmínky a schopnost přežití, excystace .....	26
3.3 Metodika zpracování vzorků .....	27
3.4 Využití stomatocyst a křemičitých šupin v paleolimnologických studiích .....	28
3.4.1 Kalibrační datové soubory .....	28
3.4.2 Eutrofizace .....	29
3.4.3 Acidifikace a atmosférické znečištění ovzduší .....	30
3.4.4 Salinita/Konduktivita .....	32
3.4.5 Klimatické změny .....	33
4. ZÁVĚR .....	34
5. POUŽITÁ LITERATURA .....	35

## 1. ÚVOD

Ve své bakalářské práci se zabývám šupinami a stomatocystami chrysofyt a jejich využitím v paleolimnologii. Cílem mé práce je seznámit se se skupinou chrysofyt a zjistit zda a za jakých podmínek mohou být chrysofyt užitečná pro paleoekologické rekonstrukce.

Práce je rozdělena do dvou částí. V první části popisuji především jezero a jeho prostředí. Zmiňuji se o různých metodách pro získávání a datování jezerních sedimentů a uvádím důležité prvky a faktory vytvářející takzvaný geochemický archiv jezera. Dále zde představuji paleoekologické indikátory, které se často objevují ve stejných pracích jako šupiny a stomatocysty chrysofyt.

Druhá část je věnována chrysofytám. Vysvětluji zde proč jsou chrysofyt dobrými bioindikátory prostředí a jakým způsobem je možné využít jejich šupiny a stomatocysty při paleoekologických rekonstrukcích. V závěru této části uvádím několik konkrétních studií, ve kterých byly šupiny a stomatocysty chrysofyt využity jako paleoekologické indikátory.

## 2. GEOLOGICKÉ, FYZIKÁLNÍ A BIOLOGICKÉ ASPEKTY JEZER

### 2.1 Jezero jako archiv historie Země

Přirozené vodní nádrže jsou díky svým vlastnostem ideálním průvodcem historií Země. Oproti oceánům mají poměrně malou plochu a jsou mnohem více ovlivňovány faktory jako je klima, vegetace a geologie povodí nebo činnost člověka, na které reagují. Jejich reakční doba se pohybuje řádově v měsících a jsou tedy dobře využitelné i pro rekonstrukce nedávných historických období a pro řešení různých (paleo)ekologických otázek. Řešením těchto otázek a rekonstrukcí podmínek zaniklých jezer se zabývá vědní obor, který se nazývá paleolimnologie.

Pro paleolimnologický výzkum je podstatný archiv jezera, který můžeme rozdělit do tří složek (Cohen, 2003). První složkou je voda samotná a veškerý její obsah. Obsahem rozumíme rozpuštěné látky (ať už ze dna či ze spadu), částice ve vzduchu, rostliny a organismy ve vodním sloupci a ostatní materiál, který je obkloповán vodou. Druhou složkou je tvar jezerní nádrže (potažmo dna) a její březní linie, ze kterých můžeme určit, kam až jezero dosahovalo a jak se v průběhu jeho existence měnila výška hladiny či rozloha.

Poslední, pro paleolimnologii nejpodstatnější, složkou jsou sedimenty na dně jezera, ve kterých nacházíme mimo jiné zbytky organismů a rostlin. Ty jsou díky nepřístupu kyslíku dobře zachovány (Wetzel, 2001). Při volném klesání a ukládání jednotlivých složek sedimentu v čase vzniká sled po sobě jdoucích vrstev (varv) tvořících takzvaný profil, ze kterého můžeme vyčíst informace o chemismu vody, fyzikálních vlastnostech vody a klimatu, které kolem jezera panovalo. Jednotlivé vrstvy se liší jak v zastoupení zbytků organismů, rostlin a složením anorganické hmoty, tak svou mocností. Způsob a rychlost ukládání sedimentů jsou opět vázány na několik faktorů jako je morfologie dna nebo proudění a míchání vody. Akumulační rychlost je obvykle o jeden až dva řády vyšší než v oceánech (Cohen, 2003), takže výsledný profil může být podrobnější a přesněji odrážet vývoj jezera a jeho přilehlého okolí. Nejcennější profily jsou ty, které nejsou poznamenány výraznou tektonickou činností nebo bioturbací (ukládání vrstev je kontinuální bez převráceného sledu) (Smol, 1995), avšak bioturbace nám v některých případech může dobře dokládat událost mající vliv na další vývoj jezera.

V současné době se často pomocí rekonstrukce podmínek jezer zkoumá, do jaké míry člověk ovlivňuje životní prostředí a dále se zkoumají klimatické změny. A to ve všech možných měřítkách. V lokálním měřítku jde především o osidlování či odlesňování okolí jezera, v regionálním měřítku zjišťujeme míru znečištění způsobeného pálením fosilních

paliv, acidifikaci a eutrofizaci jezer. V globálním měřítku se zjišťuje nárůst oxidu uhličitého a řeší se například otázka globálního oteplování. Nejcitlivějším barometrem na globální změny je Arktida (Cohen, 2003).

## 2.2 Geologický vývoj jezer

Vznik a vývoj jezer jsou poměrně složité a obsáhlé procesy, na nichž se podílí mnoho činitelů. Je dobré si uvědomit, že jezerní prohlubeň a jezero samotné nemusí vždy vznikat současně. Prohlubeň může být vytvořena dříve a nezávisle na vodní výplni, se kterou později interaguje. Společně pak tyto dvě složky vytvářejí historii jezera. Geomorfologie jezerní prohlubně udává fyzikální, chemické a biologické vlastnosti jezera (Wetzel, 2001). Ty jsou uchovány v sedimentech. Na základě těchto dvou parametrů (geomorfologie a sedimentů) jsme schopni interpretovat evoluční mechanismus jezera. Vývoj jezera je ovlivněn také rychlostí sedimentace. Pokud je sedimentace příliš rychlá, dochází k zazemnění jezera (Rose et al., 2011). Jezera s velmi pomalou sedimentací nám mohou dokládat vývoj i několika milionů let. Jezera s rychlou sedimentací naopak zaznamenávají kratší časový úsek a pokud zde nedojde k narušení sedimentace, je tento záznam velmi kvalitní a podrobný (Kamenik & Schmitd, 2005).

Jezera můžeme rozdělit podle různých kritérií. Nejčastěji se ale rozdělují podle způsobu jejich vzniku. A to na glaciální, tektonická, fluviální, pobřežní, vulkanická a ta, která vznikají pomocí jiných činitelů. Jejich poměrné zastoupení je uvedeno v tabulce (Tab. 1). Toto rozdělení je ovšem potřeba brát s rezervou, jelikož jezero ve svém vývoji může procházet různými procesy přetváření.

Lake Type	Aggregate Area (km <sup>2</sup> )	Aggregate Volume (km <sup>3</sup> )
1. Glacial and periglacial lakes	1,247,000	38,400
2. Tectonic lakes <sup>b</sup>	524,000 (893,000)	56,600 (134,900)
3. Fluvial lakes	218,000	580
4. Coastal lakes	40,000	130
5. Volcanic lakes	3,150 <sup>c</sup>	580 <sup>c</sup>
6. Other lake types	88,000	300

<sup>a</sup>After Meybeck (1995) and Herdendorf (1990).

<sup>b</sup>Values including the Caspian Sea are shown in parentheses.

<sup>c</sup>Crater lakes only.

**Tab. 1:** Přehled poměrného zastoupení jezer na Zemi (Cohen, 2003).



Současná jezera se nacházejí především ve dvou páslech mezi 40 – 60° severní šířky a mezi 40 – 50° jižní šířky (Cohen, 2003). Tyto pásy reflektují ústup pleistocénního ledovce a zároveň skýtají vhodné klimatické podmínky pro vznik a vývoj jezer (Wetzel, 2001). Dalším, na jezera poměrně bohatým pásmem, je pásmo rovníkové. I tady nalezneme vhodné klimatické podmínky jako jsou nízký tlak a hojné srážky, které jsou objemově větší než evaporace ze zemského povrchu. Tato jezera však nemají prohlubně vzniklé působením ledovce, ale jinými mechanismy. Nejčastěji se jedná o jezera tektonická či fluviální.

### **2.2.1 Glaciální jezera**

Z tabulky (Tab. 1) je patrné, že glaciální jezera zaujímají první místo v rozloze a druhé místo v objemu sladkovodních nádrží ve světovém měřítku. Jak jsem již zmiňovala výše, velkou část glaciálních jezer vymodeloval ledovec při posledním zalednění v pleistocénu (Cohen, 2003). Jsou tedy velmi vzácnými a podrobnými archivy nedávné minulosti. Proto je jim věnována větší pozornost než jezerům ostatním.

Glaciální jezera jsou tvořena erozní a ukládací činností ledovce (Wetzel, 2001). Mohou vznikat buď v přímém kontaktu s ledovcem nebo jako nádrž napájená proudem odtávající vody. Obrovská masa ledu s sebou při pohybu strhává a nese (či hrne před sebou) nevytříděný materiál. Při odtávání se vyplňují deprese a trhliny, které svou činností ledovec vytvořil. Vyplňují se zbytky ledu i neseným materiálem. Obě tyto složky budoucí jezerní nádrž formují do její konečné podoby.

Tání ledovce může být sezónní i dlouhodobé a je poznamenáno klimatickými změnami - především změnami teplot. U jezer napájených proudem odtávající vody s sebou voda přináší velké množství písku, kamenů, siltu a dalšího materiálu, který je díky unášení proudem již částečně vytříděn. Vzdálenost, kterou materiál urazí je závislá na síle proudu. Na jaře a v létě, kdy jsou teploty vyšší, odtává více ledu a tudíž jsou proudy silnější. V tomto období je také vyšší sedimentace v jezerech. V zimě se na mnohých jezerech tvoří ledová pokrývka a sedimentace je velmi nízká (Cohen, 2003). Ukládání sedimentu může být periodické či neperiodické. Rytmičké střídání jednotlivých varv (vrstev sedimentu) značí roční cyklus (Smol, 2009). Dále ze sedimentu můžeme vyčíst nástup/ústup ledovce a zda se jedná o období glaciálu (doby ledové) či interglaciálu (doby meziledové).

### **2.2.1.1 Pingo**

Zvláštním případem glaciálních jezer jsou takzvaná pingo jezera, která vznikají v permafrostu (trvale zamrzlá půda). Působením mrazu a artézského pramene vzniká pod permafrostem ledová čočka, která je hydraulickým tlakem vytlačena vzhůru (tzv. pingo – malý kopec). Při odtávání se půdní pokryv zborší a na místě pinga se vytvoří kruhové až oválné pingo jezero. Příkladem takového jezera je v České republice zaniklé jezero pod rybníkem Švarcenberk (Pokorný & Jankovská, 2000).

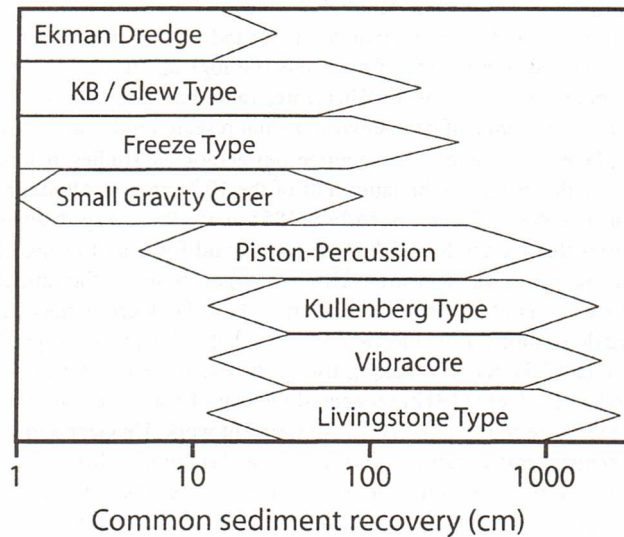
Dnes je zaledněno pouze Grónsko s arktickými ostrovy, Antarktida a vysokohorské oblasti po celém světě (Wetzel, 2001).

## **2.3 Získávání a datování jezerních sedimentů**

Správné určení časové posloupnosti a stáří materiálu je odrazovým můstkem pro jakýkoli paleolimnologický výzkum. Bez vynálezu datování by bylo jen stěží možné interpretovat události s takovou přesností, jaká se objevuje v dnešních pracích. Určovat můžeme buď relativní nebo absolutní stáří a k tomu, abychom mohli stáří určit, potřebujeme nejprve získat materiál.

### **2.3.1 Kórování**

Kórování je v současnosti nejpoužívanější metodou pro získání jezerních sedimentů. Využití této metody s sebou přináší možnost získat kvalitní neporušený profil, což je základ celého dalšího výzkumu. Aby nedošlo k poškození profilu už při kórování, je potřeba se zamyslet jaký typ kóreru je vhodné použít. Na obrázku (Obr. 1) jsou vybrané kóreru srovnány podle předpokládané hloubky vrtu. Zajímavý je například Freeze Type kórer, který umožňuje (díky zamrazování suchým ledem, který je tvořený pevnou formou CO<sub>2</sub>) odebrání měkkého sedimentu pro podrobnou stratigrafickou analýzu (Renberg & Hansson, 2010). Nejčastějším místem pro odebrání kóru je rovná plocha dna ve středu jezera. Ve středu je jezero dostatečně hluboké a předpokládáme tedy, že zde nemuselo dojít k žádným bioturbacím (Smol, 2008).



**Obr. 1:** Vybrané kórovací metody srovnané podle doporučené hloubky sedimentu pro získání kvalitního sedimentárního záznamu (Lamoureux, 2004).

Kór se vyvrtá, zdokumentuje se, rozdělí se podélně na poloviny a ošetří se proti kontaminaci (Lamoureux, 2004). Takto připravený materiál může být buď uskladněn nebo zpracován k dalšímu výzkumu.

### 2.3.2 Sedimentační pasti

Sedimentační pasti se používají pro sběr recentních vzorků z jezer. Tyto vzorky se pak často používají na vytvoření modelu pro kalibraci fosilních jezerních sedimentů. Agbeti & Smol (1995) použili sedimentační pasti pro monitorování encystace chrysofyt. Jejich pasti byly vyrobeny z 50 cm dlouhých a 5 cm širokých akrylových trubek, přičemž byly k sobě připojeny vždy 3 trubky. Takto zhotovené pasti byly přichyceny kotvou na dno jezera a označeny bójkou. Vzdálenost mezi jednotlivými pastmi byla 0,5 m.

### 2.3.3 Relativní datování

Relativní datování vychází ze zákona superpozice (Smol, 2008), který říká, že mladší vrstva sedimentu je uložena nad vrstvou starší. K určování relativního stáří využívá mnoha různých metod. Jedná se zejména o litologické korelace založené na stratigrafii jednotlivých varv sedimentu (Lamoureux, 2001) a biostratigrafii. Je dobré mít k dispozici více kórů

z jednoho jezera, které se dají porovnávat mezi sebou a v případě chybějících údajů se mohou doplnit (Cohen, 2003).

Současně s relativním datováním se mnohdy používají i seizmické metody, díky kterým jsme schopni vytvořit 3D geomorfologické modely (Scholz, 2001).

### **2.3.4 Absolutní datování**

Absolutní datování využívá především radiometrické metody. V paleolimnologii je nejčastěji používané datování založené na rozpadu izotopu uhlíku  $^{14}\text{C}$  a izotopu olova  $^{210}\text{Pb}$ .

Izotop  $^{14}\text{C}$  se tvoří ve svrchní atmosféře z izotopu  $^{14}\text{N}$  a je oxidován na  $\text{CO}_2$ . V této formě se pak dostává do vody, kde vytváří karbonátové minerály a skrze fotosyntézu také do organismů (Björk & Wohlfarth, 2001). Po určitém čase se v sedimentech mění zpět na izotop  $^{14}\text{N}$  (Cohen, 2003). Při určování stáří je důležitý poměr izotopů  $^{14}\text{C} / ^{12}\text{C}$ . Protože uhlíkový rok je odlišný od roku kalendářního, bylo nutné vymyslet, jak uhlíkové roky převést. K tomu slouží kalibrační křivka vytvořená pomocí kalibračního setu z letokruhů evropských a amerických stromů v kombinaci s  $^{14}\text{C}$  datovanými mořskými sedimenty a  $^{14}\text{C}/\text{U} - \text{Th}$  datovanými korály (Björk & Wohlfarth, 2001). Pomocí uhlíku jsme schopni datovat sedimenty až 40 000 let staré (Smol, 2008; Wagner, 2009).

Vzhledem k tomu, že za posledních 150 – 200 let stouplo atmosférické znečištění v důsledku spalování fosilních paliv, je pro tento časový úsek datování pomocí izotopu  $^{14}\text{C}$  často zkreslené (Cohen, 2003). Proto se využívá datování pomocí izotopu  $^{210}\text{Pb}$ , které má navíc tu výhodu, že izotop  $^{210}\text{Pb}$  má velmi krátký poločas rozpadu (asi 22,3 let) (Appleby, 2001). To znamená, že datování pomocí této metody je velmi přesné a podrobně dokládá různé změny včetně vlivu člověka na prostředí (Cohen, 2003).

## **2.4 Geochemický archiv**

Geochemický archiv zaznamenává chemické interakce mezi vnějším a vnitřním prostředím jezera. Jako vnitřní prostředí chápeme jezero samotné, zatímco do prostředí vnějšího zahrnujeme podloží, povodí, podzemní vodu, vegetaci, srážky a vše, co přichází s jezerem do kontaktu (Cohen, 2003). Chemismus jezer je ovlivněn také klimatickými

podmínkami a v neposlední řadě lidskou činností. Pokud tedy umíme chemická data interpretovat a máme k dispozici fosilní a sedimentologická data, jsme schopni zrekonstruovat paleoklima i vliv člověka na prostředí okolo jezera a na jezero samotné (Smol & Cumming, 2000). Chemická data nám prostřednictvím zastoupení prvků a sloučenin poskytují informace o trofii jezera, salinitě či pH vody.

### **2.4.1 Salinita**

Salinita je označení pro sumu koncentrací iontů rozpuštěných ve vodě. Je vyjadřována v miliekvivalentech nebo miligramech na litr a ovlivňují ji především tyto ionty:  $\text{Ca}^{2+}$ ,  $\text{Mg}^{2+}$ ,  $\text{Na}^+$ ,  $\text{K}^+$ ,  $\text{HCO}_3^-$ ,  $\text{CO}_3^{2-}$ ,  $\text{SO}_4^{2-}$ ,  $\text{Cl}^-$ . Zdrojem těchto iontů jsou především zvětrávací procesy (Wetzel, 2001).

V bezodtokých jezerech stoupá salinita s evaporací (Smol, 1995), v jezerech otevřených záleží na odtékající vodě a atmosféře (Wetzel, 2001).

Salinita ovlivňuje konduktivitu (schopnost vedení elektrického proudu). Čím je salinita menší, tím nižší je konduktivita.

### **2.4.2 pH**

Jedním z nejdůležitějších faktorů ovlivňujících výskyt a distribuci sladkovodních organismů je pH – pondus hydrogenii (Hindák, 1978). To je definováno jako záporný logaritmus koncentrace volných vodíkových iontů ( $\text{H}^+$ ) a slouží k indikaci kyselého či zásaditého prostředí. Nízké pH často nacházíme ve vodách bohatých na rozpuštěný organický materiál. Vysoké pH pak v bezodtokých oblastech s vysokým obsahem uhličitanu sodného ( $\text{Na}_2\text{CO}_3$ ) (Wetzel, 2001).

### **2.4.3 Limitující prvky**

Druhové složení organismů v jezeře není stálé. Mění se v závislosti na dostupnosti některých prvků, které slouží jako živiny nezbytné pro přežití. Jedná se především o fosfor, dusík a křemík. Dle druhového složení organismů tedy můžeme zpětně určit koncentrace těchto prvků a dále podmínky, které v jezeře panovaly.

#### **2.4.3.1 Fosfor**

Hlavním limitujícím prvkem produktivity ve sladkých vodách je fosfor (Committee Staff on Restoration of Aquatic Ecosystem, 1992). Do vody se nejčastěji dostává zvětráváním apatitu nebo ve formě fosfátových hnojiv jako pozůstatek lidské činnosti (Filippelli, 2008). Rozpustné fosforečnany jsou přijímány fytoplanktonem a bakteriemi. Z nich pak fosfor čerpají ostatní organismy. Při rozkladu uhynulého organismu se fosfor částečně vrací do koloběhu.

#### **2.4.3.2 Dusík**

V paleolimnologii je dusík využíván pro zjišťování původu vegetace. Pomocí poměru uhlíku a dusíku (C/N ratio) můžeme zjistit, zda je studovaný materiál terigenní (suchozemský) či akvatický (vodní). Vycházíme z předpokladu, že suchozemské rostliny obsahují méně dusíku a tudíž mají vysoký C/N poměr zatímco u vodních rostlin a fytoplanktonu je to přesně naopak (Wetzel, 2001).

Dusík ( $N_2$ ) jakožto plyn má silnou kovalentní vazbu, je proto inertní. Aby mohl být využit organismy, musí být nejprve zpracován některými druhy bakterií na amoniak ( $NH_3$ ) skrze vzdušnou fixaci dusíku (Cohen, 2003).

#### **2.4.3.3 Křemík a hliník**

Křemík i hliník jsou látky poměrně nereaktivní a nerozpustné. Nárůst terigenního Si a Al v jezerním sedimentu je způsoben zvýšeným zvětráváním, které často indikuje teplé a humidní klima. Hliník je také využíván jako indikátor pH (Cohen, 2003).

Křemík je v jezeře zastoupen ve formě kyseliny monokřemičité ( $H_4SiO_4$ ), která vzniká rozpouštěním silikátů. Kyselina monokřemičitá je buď využita organismy jako jsou rozsivky či chrysofyta nebo se rozpadne a vysráží jako opál, který je adsorbován organickým materiálem či jílovými minerály (Wetzel, 2001). Většina křemíku obsažená v jezerních sedimentech je biogenního původu. Podíl na tom nesou především rozsivky, které jsou horninotvorné – sedimentací jejich frustul (schránek) vzniká hornina nazývaná diatomit.

Křemík je jedním z indikátorů produktivity.

#### **2.4.3.4 Uhlík a organická hmota**

Organická hmota slouží jako archiv informací o lakustrinních i terestrických změnách v ekosystému. Uhlík nenachází uplatnění pouze jako prostředek pro absolutní datování, ale dokládá i množství zachované organické hmoty a tím odráží produktivitu jezera. Pro zjištění

produktivity jezera se využívá TOC (total organic carbon) analýza, při které se zjišťuje celkový obsah organického uhlíku. Ten dokládá mimo jiné i dlouhodobé klimatické cykly (Cohen, 2003).

## **2.5 Paleoekologické indikátory**

Jezerní sedimentární záznam obsahuje endogenní i exogenní fosílie. Endogenní fosílie jsou zbytky organismů a rostlin, které se v jezeře vyskytovaly a po odumření sedimentovaly na dno, zatímco fosílie exogenní jsou takové zbytky organismů a rostlin, které byly do jezera zaneseny z okolí (Cohen, 2003).

Zachování odumřelých organismů a rostlin v sedimentech je neúplné a závisí na odolnosti organismu či rostliny proti rozkladu a na podmínkách prostředí, které převládají v jezeře v době sedimentace (Wetzel, 2001). Tyto fosílie v sobě ukrývají detailní informace o fyzikálních, biologických a chemických parametrech jezera a jeho okolí. Protože existuje mnoho fosilních skupin, které se využívají jako paleoekologické indikátory a jejich představení by bylo příliš obsáhlé, vybrala jsem pouze takové skupiny, které se nejčastěji objevují ve stejných pracích jako stomatocysty a šupiny chrysofyt.

### **2.5.1 Rostliny**

Rostliny jsou v sedimentárním záznamu běžným paleoekologickým indikátorem. Pyl, spory a fosilizované části rostlin (např.: semena, kořeny, listy či kmeny) patří mezi nejvíce prostudované fosilní zbytky (Cohen, 2003). Fosilizované části vodních rostlin se dají také jako indikátory hloubky vody a kolísání hladiny. V kvartérních studiích slouží fosilizované části terestrických rostlin kromě klimatických rekonstrukcí také jako materiál pro radiokarbonové datování (Birks, 2001).

Pylová zrna jsou samčí pohlavní buňky, které nacházíme u nahosemenných a krytosemenných rostlin. Mají kulovitý až eliptický tvar a jejich velikost se pohybuje v rozmezí 10 – 100 mikrometrů. Ekvivalentem pylových zrn u kapradin a mechorostů jsou spory (Bennett & Willis, 2001). Pyl a spory jsou produkovány v poměrně hojném počtu, ale pouze malé množství splní svou reprodukční funkci (Wetzel, 2001). Většina pylových zrn má pevný obal tvořený celulózą a sporopoleninem (Bennett & Willis, 2001), který je chrání před rozkladem a mohou se tedy ukládat v sedimentu.

V jezerním sedimentu nacházíme pyl a spory vodních a lemových rostlinných společenstev a rostlin z blízkého i vzdálenějšího okolí jezera. Kromě četnosti a vzdálenosti jednotlivých druhů rostlin od jezera regulují ukládání pylu ještě další faktory jako produkce či velikost a tvar pylu, transportní mechanismus a přirozená depoziční schopnost jezera. Pyl a spory unášené větrem jsou dispergovány v poměru k rozložení a kvantitě mateřských rostlin okolo jezera (Wetzel, 2001). Druhy rostlin s malým aerodynamickým pylem jsou transportovány na delší vzdálenosti. Naopak druhy s většími robustnějšími pylovými zrny na vzdálenosti kratší (Cohen, 2003).

Pylové společenstvo v datovaném sedimentu ukazuje jaké bylo v minulosti druhové složení vegetace v okolí jezera. Dále reflektuje změny ve společenstvech rostlin způsobené změnami podmínek prostředí v blízkém i vzdálenějším okolí jezera (Wetzel, 2001). Pomocí pylové analýzy můžeme proto rekonstruovat nejen klimatické změny, ale především vliv lidské činnosti na krajinu (osídlení, kácení lesních porostů, tvorba polí) (Smol, 2008).

### **2.5.2 Zuhelnatělé částice (charcoal)**

Zbytky uhlíků se využívají k dokládání požárů, které propukly v minulosti (Whitlock & Larsen, 2001). Mikroskopické částičky uhlí mohou být větrem unášeny na dlouhé vzdálenosti a proto podle nich můžeme rekonstruovat požáry na regionální úrovni. Naopak větší a těžší zuhelnatělé částice dokládají požáry lokální. Mnohem častěji se však uhlíky používají k rekonstrukcím lidské činnosti spojené s použitím ohně (těžba, vypalování polí). Nejpodstatnější význam nesou uhlíky pro chronostratigrafii (Smol, 2008).

### **2.5.3 Rozsivky**

Rozsivky (Bacillariophyceae) jsou vynikající indikátory, protože jejich křemičité schránky (frustuly) jsou druhově rozlišitelné a zachované v sedimentech v dostatečném množství (Smol & Cumming, 2000). Díky svému hojnému počtu a kosmopolitnímu rozšíření tvoří rozsivky více než polovinu celkové primární produkce (Smol, 2008). Podobně jako chrysofyta jsou i rozsivky citlivé na změny podmínek prostředí avšak jsou mnohem více limitovány nedostatkem křemíku (Cohen, 2003). Změny druhového složení rozsivek v sedimentu vypovídají o změnách trofických podmínek jezer (Hall & Smol, 1992), acidifikaci jezer (Dixit et al, 2002), změnách klimatu, kolísání hladiny nebo salinity jezer (García-Rodríguez, 2006).



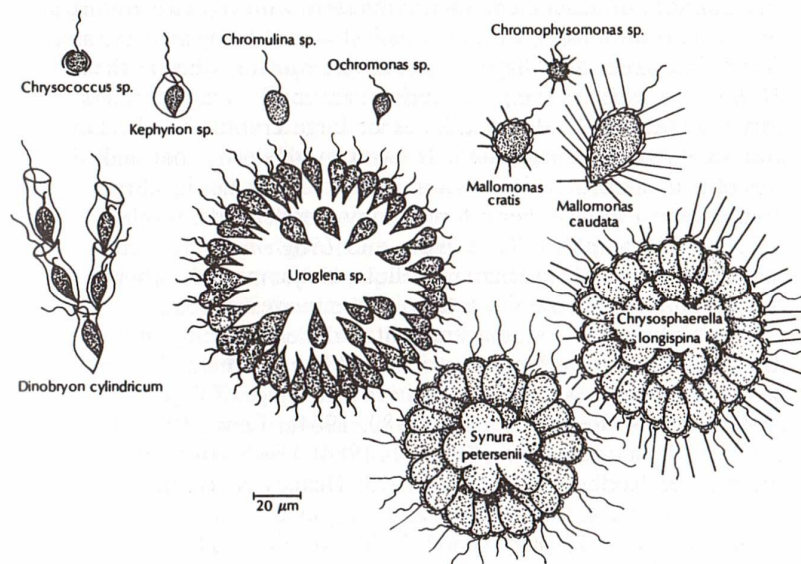
#### **2.5.4 Pakomáři**

Pakomáři (Chironomidae) jsou nejvíce rozšířeným a běžným hmyzem okolo sladkých vod. Mají 3 – 4 larvální stádia, která se vyvíjejí ve vodě. Při každé proměně ve vyšší larvální stádium svléká larva hlavovou kapsli, která je chitinizovaná a zachovává se v sedimentu. Hlavové kapsule z prvního a druhého svlékání jsou chitinizované méně než kapsule svléknuté ve vyšších larválních stádiích, a proto se v sedimentu zachovávají jen zřídka (Smol, 2008). Nízká teplota zvyšuje dostupnost rozpuštěného kyslíku ve vodě a snižuje biologické nároky na kyslík. Vysoká teplota má efekt opačný. Vzhledem k tomu, že mají jednotliví zástupci pakomárů různě vysoké nároky na kyslík, jsou velmi dobrými indikátory teploty a dostupnosti kyslíku (Cohen, 2003). To také znamená, že pakomáři jsou vhodným modelovým organismem pro rekonstruování trofických podmínek jezer (Smol, 2008).

### 3. STOMATOCYSTY A KŘEMIČITÉ ŠUPINY CHRYSOFYTY

#### 3.1 Chrysofyta jako bioindikátory prostředí

Chrysofyta (třídy Chrysophyceae a Synurophyceae) představují sladkovodní řasy, které často dominují ve fytoplanktonu jezer. Na základě nejnovějších fylogenetických studií (Cavalier-Smith & Chao, 2006; Grant et al. 2009) se ukazuje, že třída Synurophyceae je nedílnou součástí třídy Chrysophyceae. Protože je ve významných publikacích třída Synurophyceae stále reflektována a dosud nebyly provedeny taxonomické změny, používám toto členění i ve své bakalářské práci. Chrysofyta tvoří jednobuněčné i koloniální formy (Obr. 2) a jejich křemičité odpočívající stádia, označovaná jako stomatocysty či statospory, jsou hojná v sedimentech (Adam & Madhoo, 1981). Jednotlivé buňky jsou obaleny pouze plasmatickou membránou (tzv. nahé, například *Chromulina*, *Uroglena*, *Ochromonas*), mají organickou schránku – loriku, která může druhotně mineralizovat (*Dinobryon*, *Chrysococcus*) nebo mohou vytvářet křemičité šupiny (*Paraphysomonas*, *Mallomonas*, *Synura*) a ostny (Sandgren, 1988). Šupiny se také objevují v sedimentech, ale vzhledem k jejich křehkosti a vyšší náchylnosti k rozpouštění je zachování šupin vzácnější než zachování stomatocyst (Cronberg, 1986).



**Obr. 2:** Morfologická diverzita chrysofyty. Vlevo jsou vyobrazena chrysofyta mající loriku, vpravo chrysofyta se šupinami a uprostřed nahá chrysofyta (Sandgren, 1988).

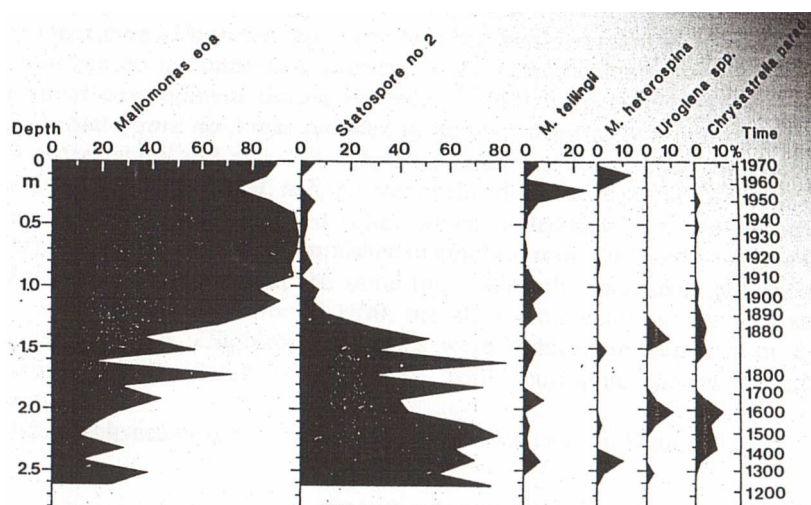
Na rozdíl od stomatocyst, které vytvářejí všechna chrysofyta, nalezneme šupiny pouze u třídy Synurophyceae a některých zástupců třídy Chrysophyceae (čeleď Paraphysomonadaceae). U Synurophyceae se jedná o rody *Mallomonas*, *Synura*, *Chrysodidymus* a *Tessellaria*. U Chrysophyceae pak o rody *Chrysophaerella*, *Spiniferomonas* a *Paraphysomonas* (Kristiansen, 2005).

Chrysofyta obývají převážně chladnější oligo- až mezotrofní sladkovodní lokality s rozsahem pH 4,5 – 8,5. Se stoupající trofí jezera se jejich výskyt snižuje, avšak existují určité druhy, které jsou schopny přežít i v eutrofních podmínkách (Duff et al., 1997). Stomatocysty nalézáme také ve vlhkém prostředí jakým jsou rašeliniště, mokřady, jezírka z odtávajícího sněhu či jarní mokřiny (Adam & Madhood, 1981).

U třídy Chrysophyceae je častým způsobem výživy hetero- a fagotrofie zatímco Synurophyceae pouze fotosyntetizují.

### 3.1.1 Bioindikátory

Chrysofyta by na první pohled mohla působit jako typicky oligotrofní skupina, ale pokud se podíváme na jednotlivé druhy zjistíme, že se podstatně liší ve svých nárocích na parametry prostředí. Příkladem může být změna zastoupení stomatocyst ve švédském jezeře Väckjösjön (Obr. 3). Jezero bylo původně oligotrofní. Nedaleké město začalo v roce 1860 jezero využívat jako jímku odpadních vod a následkem toho došlo ke znečištění a tedy eutrofizaci jezera. Se změnou trofie jezera se změnil i poměr zastoupení stomatocyst (Cronberg, 1986).



**Obr. 3:** Změna zastoupení stomatocyst v jezeře Väckjösjön (Cronberg, 1986).

Druhová diverzita chrysofyt v jezerech roste s eutrofizací, ale také klesá se silným znečištěním (Kristiansen, 2005). Díky poměrně dobře definovatelným optimům a hranicím tolerance jednotlivých druhů vůči prostředí jsou některá chrysofyta dobrými indikátory (Zeeb & Smol, 2001). Dobrý indikátor by měl mít úzkou ekologickou valenci a měl by být dobře taxonomicky definován. Dále by měl být jednoduše identifikovatelný a dostatečně rozšířený (Kristiansen, 2005).

Pro rekonstrukci prostředí je třeba mít dostatek materiálu a získat z něj co nejpřesnější údaje. Proto čím užší ekologickou valenci druh má, tím přesnější informaci o prostředí podává. Ekologická valence ukazuje rozpětí parametrů jako jsou pH, teplota či obsah živin, ve kterém je daný druh schopný a ochotný přežít.

Chrysofyta jsou tedy dobrými indikátory prostředí, protože jejich šupiny a cysty jsou hojně a dobře zachovány v sedimentu, ukazují s ostatními organismy ekologické parametry prostředí a dokládají chemismus a kvalitu vody, na kterých jsou závislé (Cronberg, 1990; Cumming et al., 1992). Jak již z textu vyplývá, nemohou být indikátory všechna chrysofyta, ale pouze ty druhy, které splňují výše uvedené podmínky.

Chrysofyta s křemičitými šupinami jsou planktonní, tvoří rychle se vyvíjející populace, tudíž reagují na změny ve vodním prostředí rychle a pružně. Další nespornou výhodou je fakt, že je jejich taxonomie založena na morfologii šupin a ostnů (Dixit et al., 1999) pozorovaných v elektronovém mikroskopu.

V různých studiích se chrysofyta využívají jako indikátory pH (Cronberg, 1990) podle toho jaké pH preferují. Ve vodách neutrálních až alkalických (s vysokým pH) se vyskytují např. *Mallomonas elongata*, *M. crassisquama*, *M. pseudocoronata*, *M. caudata*, *Synura curtispina* a *S. uvella*. Ve vodách kolem neutrálního pH nalézáme *M. acaroides* var. *muskokana* a *M. duerrschmidtiae* a ve vodách kyselých (s nízkým pH) pak *M. hamata* či *M. hindonii* (Cumming et al., 1992; Dixit et al., 1999). Jejich pH optima jsou uvedena v tabulce (Tab. 2).

Taxon	This study	Dixit et al. (1989b) (72 Sudbury lakes)	Dixit et al. (1990) (58 New England lakes)	Siver and Hamer (1989) (62 Connecticut and Adirondack lakes)
<i>Mallomonas hindonii</i>	4.8	5.0	4.8	4.9 <sup>c</sup>
<i>Chrysochloridius synuroideus</i>	5.4	5.1	5.2	—
<i>M. hamata</i>	5.6	5.7	5.5	6
<i>M. duerrschmidtiae</i>	5.8	5.6 <sup>b</sup>	6.1 <sup>b</sup>	5.8 <sup>d</sup>
<i>M. acaroides</i> v. <i>muskokana</i>	5.9	5.4	5.3	5.3
<i>Synura echinulata</i>	6.0	5.5	—	5.9
<i>M. torquata</i>	6.1	—	—	—
<i>M. punctifera</i>	6.2	6.3	5.8	5.9
<i>M. galeiformis</i>	6.3 <sup>a</sup>	6.3	5.8	6.3
<i>S. sphagnicola</i>	6.4	6.5	5.9	5.3
<i>Chrysophaerella</i> spp.	6.4	5.9	6.4	6.0
<i>M. caudata</i>	6.5	6.7	6.9	6.7
<i>S. spinosa</i>	6.6	6.4	6.2	6.1
<i>S. petersenii</i>	6.6	6.8	5.7	6.2
<i>M. transsylvanica</i>	6.6	—	5.5	—
<i>M. akrokomas</i>	6.7	—	—	6.5
<i>M. allorgei</i>	6.9	6.4	5.8	—
<i>M. pseudocoronata</i>	7.1	7.2	7.1	7.7 <sup>d</sup>
<i>M. elongata</i>	7.1	7.4	7.5	—
<i>S. uvella</i>	7.1	6.5	6.6	6.6
<i>M. crassisquama</i>	7.1	—	—	7.0 <sup>d</sup>
<i>M. heterospina</i>	7.2	—	6.0	6.3
<i>S. curtispina</i>	7.3	7.4	6.4	—

<sup>a</sup> *Mallomonas galeiformis* makes up the majority of small *Mallomonas* scales (see text for details).  
<sup>b</sup> The vast majority of the Sudbury taxa formerly designated *M. crassisquama* belong to the newly described taxon *M. duerrschmidtiae* (Siver et al. 1990). We have therefore treated the *M. crassisquama* designation (Dixit et al. 1990) as belonging to *M. duerrschmidtiae*.  
<sup>c</sup> WA calculation includes *M. pugio* and *M. canina*.  
<sup>d</sup> Data from Siver et al. 1990.

**Tab. 2:** V prvním, druhém a třetím sloupci jsou zaznamenány vážené průměry pH jednotlivých taxonů ze třech různých paleolimnologických studií. Čtvrtý sloupec představuje hodnoty váženého průměru pH ze studie Siver & Hamer (1989), kde byly zpracovány šupiny získané sběrem planktonu (Cumming et al., 1992).

## 3.2 Základní morfologie šupin a stomatocyst

Šupiny, ostny a stomatocysty jsou křemičité struktury tvořené amorfními křemičitany, které vznikají endogenně (uvnitř buňky) ve speciálních váčcích – SDV váčcích (silica deposition vesicles).

Tyto struktury mají za úkol chránit buňku (či kolonii) před predátory nebo nepříznivými podmínkami prostředí (Sandgren, 1988).

### 3.2.1 Šupiny

V sedimentech nejčastěji nalzáme šupiny rodů *Mallomonas* a *Synura*, avšak hojně mohou být i rody *Chrysophaerella*, *Spiniferomonas* a *Paraphysomonas* (Zeeb & Smol, 2001). Šupiny chrysofyt jsou malé a druhově specifické (Cronberg, 1986). Jednotlivé druhy se od sebe liší tvarem, velikostí a ornamentací šupin. Ty obklopují buď jednotlivé buňky nebo celou kolonii (např. u *Synura lapponica*). Šupiny umístěné na anteriorním a posteriorním

konci buňky se často liší svým tvarem vzhledem k ostatním tělovým šupinám (Kristiansen, 2005). Velikost šupin se pohybuje v rozmezí 1 – 10 mikrometrů (Preisig, 1994). Některé se tedy dají pozorovat a určovat ve světelném mikroskopu, ale správnost určení je třeba ověřit v mikroskopu elektronovém. Šupiny i ostny jsou zcela silicifikovány v SDV váčcích a teprve poté jsou transportovány na povrch buňky (Preisig, 1994). Membrána SDV váčku splývá s plasmatickou membránou.

### 3.2.1.1 Synurophyceae

Synurophyceae mají heteropolární šupiny s víceméně bilaterální symetrií. Na buňce jsou uspořádané do spirály a tvoří souvislý pokryv/brnění. Šupiny jsou perforované, ornamentované (Kristiansen, 2005).

Šupiny rodu *Mallomonas* jsou oproti šupinám rodu *Synura* robustnější a více silicifikované. Většina druhů rodu *Mallomonas* má kromě šupin také ostny. Ostny vznikají v samostatném SDV váčku a jsou k šupině připojeny dodatečně, většinou v místě, které nazýváme dóm (dome). Obvyklým znakem je žebro ve tvaru písmene V, které směřuje k posteriornímu (zadnímu) lemu šupiny. Naproti V-žebro pak nacházíme žebra anteriorní. Prostor ohraničený anteriorními žebry a V-žebrem se označuje jako štít (shield) (Zeeb & Smol, 2001).

### 3.2.1.2 Chrysophyceae

Chrysophyceae (Paraphysomonadaceae) mají homopolární šupiny s radiální symetrií. Vytvářejí 3 typy šupin: 1) tělové šupiny (plate scales), které jsou bez struktury či síťované, 2) ostnové šupiny (spine scales) s dlouhým ostnem a 3) korunkové šupiny (crown scales), které tvoří prostorovou strukturu. Některé druhy mají pouze jeden typ šupin, jiné druhy typy šupin kombinují (Kristiansen, 2005).

## 3.2.2 Stomatocysty

Stomatocysty (cysty) jsou stejně jako šupiny druhově specifické (Cronberg, 1989; Preisig, 1994), ale narozdíl od nich, jsou hůře přiřaditelné ke druhu. V přírodních vzorcích, které obsahují více druhů chrysofyt, cysty většinou nalézáme již vytvořené. Málokdy se povede zachytit buňku v průběhu encystace či excystace a tudíž si nemůžeme být jisti, jaká cysta náleží kterému druhu. V sedimentech se díky tafonomickým procesům zachovávají

pouze silicifikované části chrysofyt, takže přiřazení je složitější o to, že nevíme, které druhy chrysofyt v jezeře žily. Mnohé cysty tedy neumíme zařadit, protože neznáme jejich biologickou afinitu (Cronberg, 1986). I z těchto důvodů byl postupem času vyvinut systém pro určování a popisování stomatocyst, který není závislý na určení jednotlivých druhů chrysofyt (Adam & Madhoo, 1981). Systém popisuje jednotlivé cysty podle morfologických parametrů (tvar, velikost, ornamentace, rozměry póru...) - určuje tedy morfotypy. Těmto morfotypům jsou přiřazena čísla, která jsou vhodná jak pro pozdější přiřazení cysty k odpovídajícímu druhu (nevzniká problém dvojího pojmenování jednoho druhu), tak pro jednoduchou katalogizaci cyst. Výhodou takového systému je, že cysty mohou dokládat podmínky prostředí i bez přiřazení ke druhu.

Systém byl vypracován skupinou International Statospore Working Group (ISWG) a v roce 1986 jej Gertrude Cronberg a Craig D. Sandren publikovali jako standardizovaný (Zeeb & Smol, 2001).

Správný popis stomatocysty obsahuje informace o biologické afinitě, pokud je známa (ke kterému druhu cysta patří, zda je produkována jedním či více druhy...), ekologické či stratigrafické parametry (v jakých podmínkách se vyskytuje/vyskytovala), lokalitu nálezu a morfologickou analýzu zahrnující popis ze skenovacího elektronového mikroskopu (SEM, scanning electron microscope) a ze světelného mikroskopu (LM, light microscope). Nezbytnou součástí popisu je fotografie ze skenovacího elektronového mikroskopu a ze světelného mikroskopu a dále kresba stomatocysty (Duff et al., 1995; Zeeb & Smol, 2001).

Na základě tohoto systému vytvořili Duff et al. (1995) a později Wilkinson et al. (2001) atlasy stomatocyst (Obr. 4), které velmi usnadňují práci při zařazování cyst a jsou proto hojně využívány (např. v Kamenik et al., 2005; Huber et al., 2009). Systém je dnes běžně používaný a popisují se podle něj nové morfotypy v mnoha publikacích (např.: Cabała, 2005; Huber et al., 2009; Piątek, 2005; Piątek, 2007).

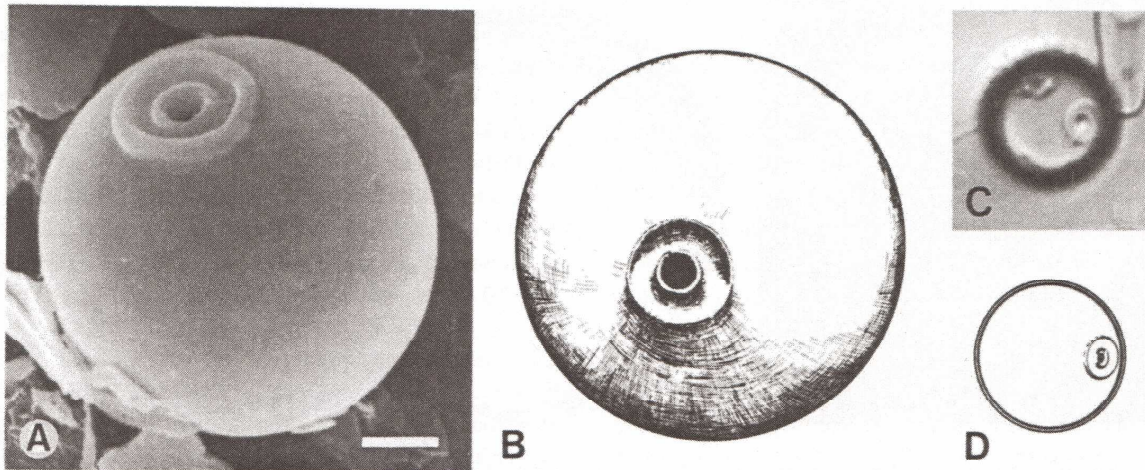


Fig. 44. Stomatocyst 16. A: SEM. B: Line drawing of SEM. C: LM. D: Line drawing of LM. Scale bar = 2  $\mu\text{m}$ . LM  $\times 2000$ .

**Stomatocyst 16, Duff & Smol, 1988 (8) Fig. 44**

**BIOLOGICAL AFFINITY:** unknown

**LOCALITY:** "Rock Basin Lake" (unofficial name) (78°29.5'N; 76°44.8'W), Ellesmere Island, Northwest Territories, Canada. Piston core, core depth 15-16 cm.

**SEM DESCRIPTION:** This stomatocyst is spherical (diameter 7.5-11.2  $\mu\text{m}$ ) and smooth. A low, cylindrical primary collar (diameter 1.3-1.7  $\mu\text{m}$ ) immediately surrounds the regular pore (diameter 0.6-1.2  $\mu\text{m}$ ). A planar interannulus separates the primary collar from the low, cylindrical secondary collar (diameter 2.4-3.5  $\mu\text{m}$ ). The primary and secondary collars are approximately equal in height, and the collar apices may be rounded.

**LM DESCRIPTION:** Stomatocyst 16 can be distinguished from similar cysts of this size and shape (e.g. stomatocyst 127) by the double collar.

**REFERENCES:** This stomatocyst has been observed in the Northwest Territories, Canada (Smol, 1985 - Fig. 2B; Duff & Smol, 1988), the Yukon Territory, Canada (Brown & Smol, unpubl.), and California, U.S.A. (Mahood & Adam, 1979 - type 6; Adam, 1981 - type 6).

**ECOLOGY:** The presence of this cyst in arctic locations indicates that it is produced by a cold-tolerant species (Smol, 1985; Duff & Smol, 1988).

*Obr. 4: Ukázka popisu stomatocyst podle pravidel ISWG (Duff et al., 1995).*

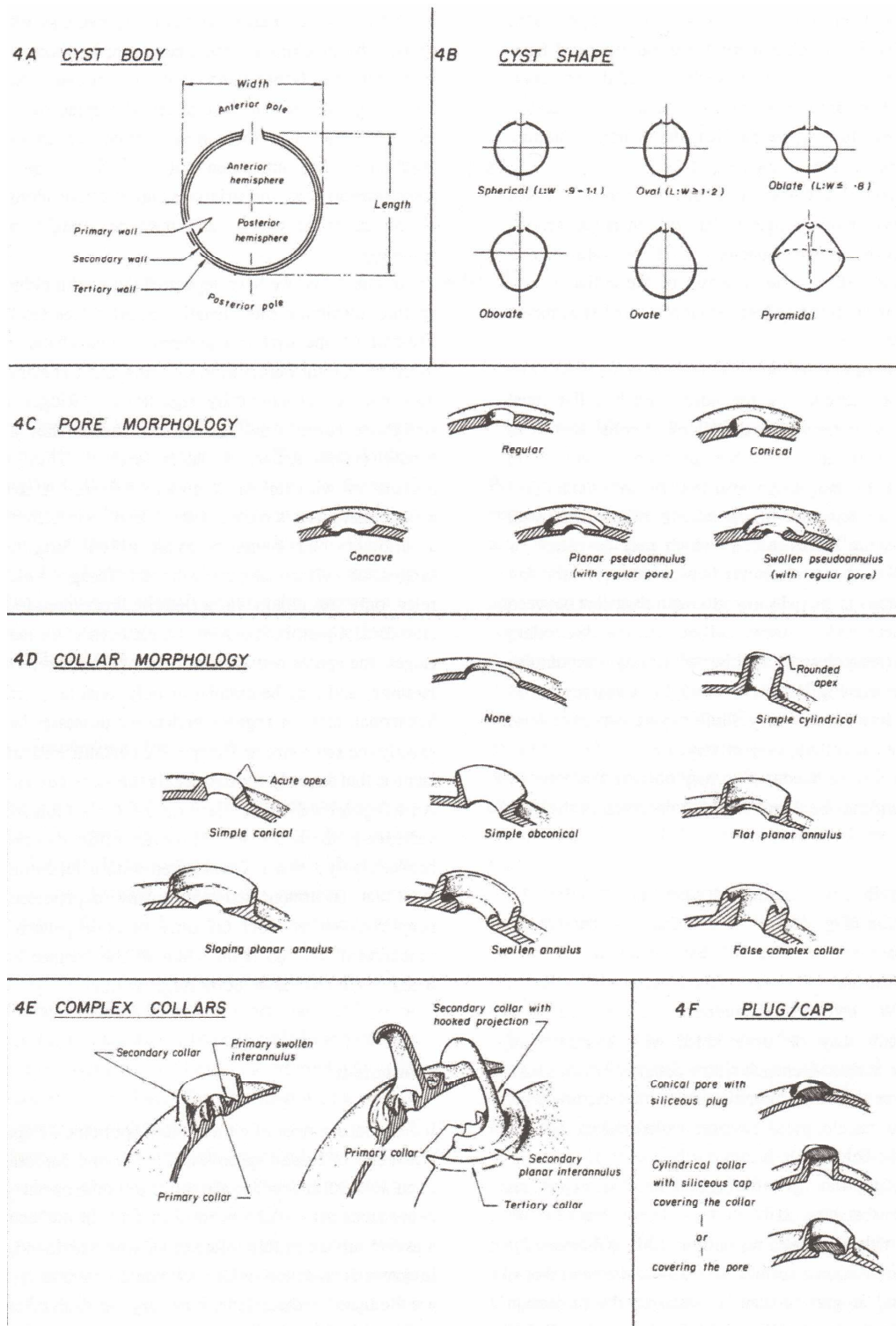
### 3.2.2.1 Morfologie

Cysty jsou duté kulovité až oválné nebo pyramidální a jsou velké 2 - > 30 mikrometrů (Duff et al., 1995). Nejjednodušší cysty jsou hladké, s malým cirkulárním otvorem – pórem. Pór může být obklopen límečkem, který, pokud je dostatečně vyvinut, je jedním z hlavních určovacích znaků (Preisig, 1994). Cysty mohou být ornamentované (Duff et al., 1995) a to buď celé nebo jen na určitých místech (proximální/distální pól) (Adam & Madhood, 1981). Ornamentací rozumíme různé hřbítky, stroupky, jamky či vyvýšené plošky. Dále se na cystě mohou vytvořit různě dlouhé a tvarované osténky (Zeeb & Smol, 2001; Duff et al., 1995).



Protože tyto struktury nemusí být vidět ve světelném mikroskopu, je potřeba cysty prohlížet zejména pod elektronovým mikroskopem (Cronberg, 1986).

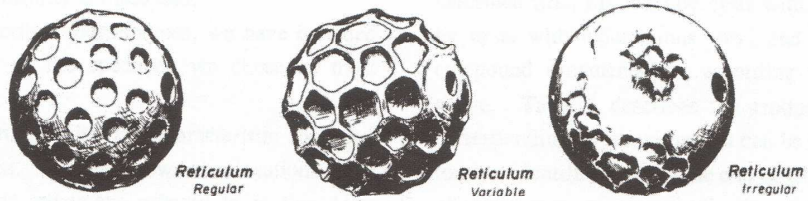
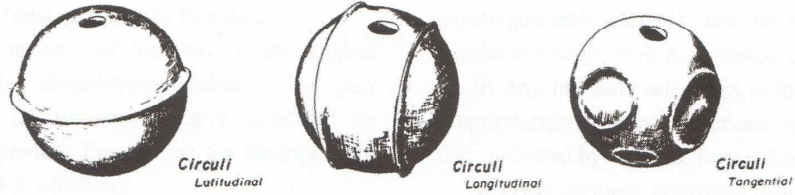
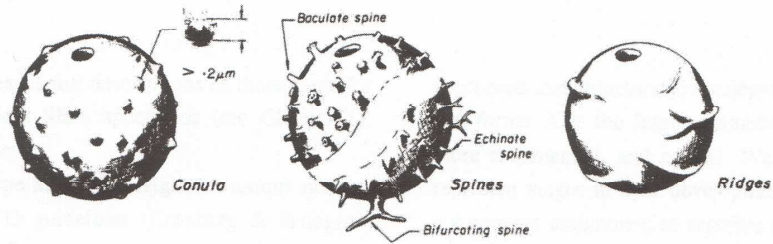
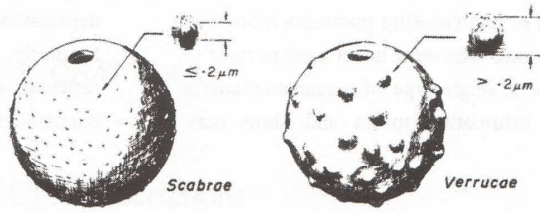
Na následujících obrázcích je souhrn morfologických parametrů, podle kterých je možné stomatocysty určovat (Obr. 5 a 6).



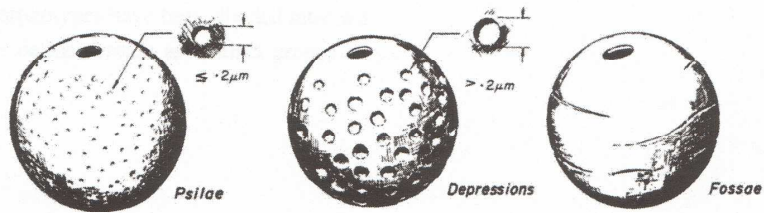
Obr. 5: Přehled parametrů měřených na stomatocystách chrysofyt (Duff et al., 1995)

ORNAMENTATION

Projecting Elements



Indentations



Obr. 6: Různé typy ornamentace stomatocyst (Duff et al., 1995).

### 3.2.2.2 Encystace

Encystace (vytváření stomatocysty) je poměrně složitý proces, při kterém dochází k reorganizaci celé buňky. Tvorba cyst může být závislá na teplotě (Cronberg, 1980). Z oválné pohyblivé buňky se nejprve stane nepohyblivá buňka kulovitého tvaru připomínající buňku vegetativní. Poté se v blízkosti Golgiho aparátu objeví malé váčky (pocházející nejspíše právě z Golgiho aparátu), které splynou v jeden větší plochý váček - SDV váček (silica deposition vesicle) (Hibberd, 1977).

V tomto váčku se postupně ukládá křemík a vytváří tak stěnu budoucí stomatocysty, která obemkne celou buňku až na malý otvor (pór), kterým se buňka dostává při excystaci ven. Zpočátku není ukládání křemíku homogenní a vznikají tak „křemičité skvrny“, které splynou do velmi tenké stěny bez ornamentace. Následně začíná stěna stomatocysty sílit a může ji tvořit i několik křemičitých vrstev (Adam & Madhood, 1981). V důsledku ukládání odlišného množství křemíku na různá místa mohou také vznikat různé typy ornamentace (Hibberd, 1977). Na závěr se v místě póru vytvoří polysacharidové víčko, které stomatocystu uzavře (Preisig, 1994). Tvorba stomatocysty se pohybuje v rozmezí několika minut až hodin (Hibberd, 1977).

Encystace je nedílnou součástí životního cyklu chrysofyt. Stomatocysty vznikající pohlavně jsou ovlivňovány hustotou buněk v populaci, zatímco tvorba stomatocyst nepohlavním způsobem je podmíněna vlivem prostředí na vegetativní buňky. Stomatocysty vzniklé pohlavně a nepohlavně se morfologicky neliší (Sandgren, 1988).

### 3.2.2.3 Podmínky a schopnost přežití, excystace

Chrysofyta jsou schopna v odpočívajícím stadiu přežít více než jeden rok, což jim umožňuje každoroční znovuoobnovení populace, avšak četnost cyst klesá úměrně s časem. Ve fázi stomatocysty je buňka chráněna před nepříznivými vlivy a podmínkami okolí. I přes laboratorní pokusy stále nevíme, jaký je spouštěcí mechanismus excystace. Původní domněnkou bylo, že buňka z cysty vylézá při pro ni vhodných podmínkách a tudíž by excystace mohla být spuštěna například změnou intenzity slunečního záření. Tato teorie se však nepotvrdila a bylo zjištěno, že buňky mohou excystovat i ve tmě (Sandgren, 1988).

### 3.3 Metodika zpracování vzorků

Kór (vyvrtaný nedisturbovaný vzorek sedimentů z jezera) je rozřezán na tenké většinou 0,5 – 1 cm široké plátky a tyto plátky jsou rozděleny do dílčích vzorků, které jsou po vhodném zpracování podrobeny jednotlivým fyzikálním, chemickým a biologickým analýzám. Při těchto analýzách je velmi důležité používat čisté nástroje a pracovat obezřetně, aby nedošlo ke kontaminaci vzorků.

Vzhledem k tomu, že chrysofyta vytvářejí stomatocysty a šupiny ze stejného materiálu (amorfní křemičitany) jako frustuly rozsivek, můžeme vzorky určené pro zkoumání pod světelným (LM, light microscope) a elektronovým mikroskopem (SEM, scanning electron microscope; TEM, transmission electron microscope) připravovat stejnou metodou (Zeeb & Smol, 2001).

K naváženému množství sedimentu, které činí obvykle přibližně 1 g vlhkého sedimentu na jeden vzorek, přidáme 5 – 10 ml 30% peroxidu vodíku ( $H_2O_2$ ) a zahříváme při teplotě 80 °C tak dlouho dokud se organická složka sedimentu zcela nerozpustí (Battarbee et al, 2001). Pokud nemáme vybavení k tomu, abychom mohli vzorek zahřát, je vhodnou, byť zdlouhavou alternativou, nechat vzorek 1 – 2 týdny odstát při pokojové teplotě (Cronberg, 1990). Místo peroxidu vodíku je možné použít pro odstranění organických zbytků také roztok kyseliny dusičné ( $HNO_3$ ) a sírové ( $H_2SO_4$ ) v poměru 1:1. Tuto směs opět můžeme umístit do horké vodní lázně na dobu 3 hodin abychom urychlili loužení (Betts-Piper et al., 2004). Následně vzorek několikrát propláchneme destilovanou vodou.

V dalším kroku odstraníme karbonáty pomocí 10% kyseliny chlorovodíkové (HCl) a opět vzorek důkladně propláchneme. Pro odstranění jílových minerálů přidáme roztok amoniaku ( $NH_3$ ), který udrží jílové minerály ve vznosu (Battarbee et al, 2001). Centrifugací oddělíme jílové minerály od křemičitých zbytků organismů (rozsivky, stomatocysty a šupiny chrysofyt) a jílové minerály odpipetujeme. Vzorek naposledy pečlivě propláchneme destilovanou vodou a naředíme jej do potřebného objemu. V této fázi je zpracovaný materiál připravený pro tvorbu preparátů pro světelný i elektronový mikroskop.

Preparát pro světelný mikroskop vytvoříme tím, že na krycí sklíčko umístíme malé množství zpracovaného vzorku a vysušíme jej. Po vysušení použijeme Naphrax nebo Hyrax jako médium s vysokým indexem lomu pro přichycení krycího sklíčka ke sklíčku podložnímu (Dixit et al., 2002). Stomatocysty a šupiny chrysofyt prohlížíme ve světelném mikroskopu při

maximálním zvětšení (obvykle x1250) za použití imerzního oleje. Abychom stomatocysty a šupiny dobře rozlišili je dobré použít fázový kontrast (např. Nomarski) (Zeeb & Smol, 2001). Preparát pro skenovací elektronový mikroskop (SEM) vytvoříme nakapáním malého množství vzorku na hliníkový bloček. Vzorek necháme na vzduchu vyschnout a poté jej pozlatíme tenkou (4nm) vrstvičkou zlata (Kodama et al., 1997).

### **3.4 Využití stomatocyst a křemičitých šupin v paleolimnologických studiích**

#### **3.4.1 Kalibrační datové soubory**

Kalibrační datové soubory (training sets nebo též calibration data-sets) jsou jedním z nejdůležitějších vynálezů v kvantitativní paleolimnologii (Birks, 1998). Jak už sám název napovídá, kalibrační datové soubory slouží k porovnávání dat získaných z recentních jezer s fosilním záznamem a k jeho následné interpretaci. Tyto soubory se skládají ze dvou složek a vztahů mezi nimi. První složka nese informace o druzích chrysofyt, které se v recentních jezerech vyskytují. Druhou složkou jsou pak parametry prostředí, které vypovídají o biologických, fyzikálních a chemických vlastnostech jezera (Cumming et al., 1992).

Kalibrační datové soubory jsou vytvořené z mnoha vzorků sesbíraných v recentních jezerech během několika posledních let. Jezera jsou vybírána tak, aby nabízela co možná nejširší gradient parametrů prostředí, které budeme rekonstruovat (Birks, 1998). Vzorky získáváme nejčastěji odebráním svrchní vrstvičky sedimentu (obvykle 0.5 – 1 cm povrchového sedimentu ze dna) (Cumming et al., 1992; Betts-Piper et al., 2004; Duff & Smol, 1995) nebo využitím sedimentačních pastí (Kamenik & Schmidt, 2005; Kamenik et al., 2001). Výhodou takto nasbíraného materiálu je fakt, že obsahuje ucelený roční vzorek průměrného druhového zastoupení chrysofyt sedimentovaný z celého vodního sloupce za několik posledních let (Smol, 1995). Velikost kalibračních setů je různá, obsahuje přibližně 30 – 300 nasbíraných vzorků, v nichž je shromážděno 30 – 500 druhů/morfotypů a 1 – 20 parametrů prostředí (Birks, 1998).

Vyhodnocením dat z kalibračních jezer pomocí mnohorozměrných statistických metod můžeme určit, které parametry prostředí nejlépe vysvětlují druhové složení společenstva chrysofyt. Tyto parametry slouží k vytvoření inferenčních modelů, které umožňují odhadnout, se známou chybou měření, podmínky prostředí na základě druhového složení a četnosti druhů

ve fosilním záznamu. Kvalita modelu je zjišťována srovnáním odhadnutých a skutečně naměřených recentních hodnot proměnných prostředí (Smol, 1995).

Kalibrační sety a následně inferenční modely jsou založeny na relativních četnostech druhů/morfotypů. Relativní četnost vyjadřuje procentuální zastoupení šupin/morfotypu daného druhu vzhledem k celkovému počtu šupin/morfotypů stomatocyst všech chrysofyt napočítaných na prohlíženém preparátu (slide). V mnoha studiích jsou počty stomatocyst a šupin chrysofyt také vztaženy k počtu frustul rozsivek.

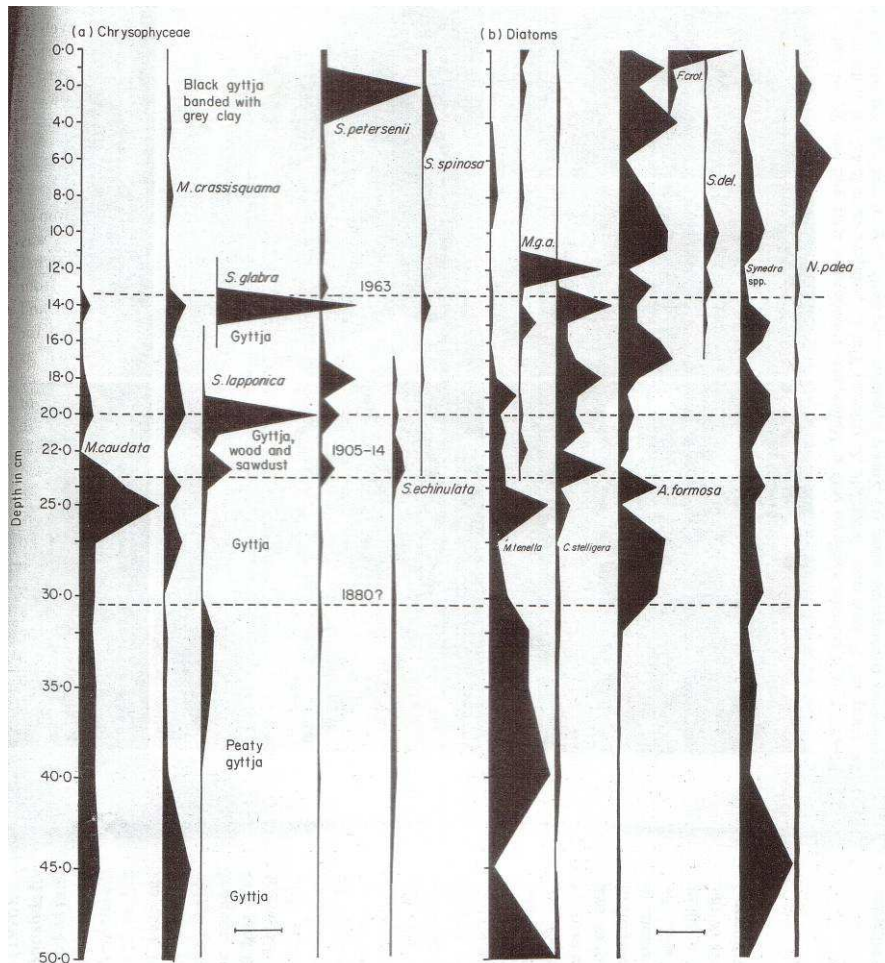
Každý druh chrysofyt má specifický počet šupin. Pokud tedy porovnáme napočítané šupiny s průměrným počtem šupin produkovaných jednotlivými druhy a výsledná data zpracujeme pomocí statistických metod, jsme schopni odhadnout počet buněk jednotlivých druhů (Zeeb & Smol, 2001). Kalibrační sety analyzované vhodnou metodou mají potenciál měnit biostratigrafická data v kvantitativní odhady podmínek, které v jezerech dříve panovaly (Birks, 1998). Vytvořením kalibračních modelů a jejich kombinací se stratigrafickými a geochronologickými daty získali paleolimnologové velice užitečný nástroj pro monitorování a rekonstruování podmínek prostředí (Smol, 1995). Rekonstruovat můžeme záznam starý několik desítek (Dixit et al., 1989; Dixit et al., 2002; Kamenik et al., 2005) či stovek let (Kamenik et al., 2000; Kamenik et al., 2001), ale výjimkou nejsou ani studie, které se zabývají rekonstruováním ekologických podmínek sedimentů jezer starých několik tisíciletí (Schmidt et al., 2007; García-Rodríguez, 2006).

### 3.4.2 Eutrofizace

Díky své citlivosti na podněty z okolí, odráží druhové složení chrysofyt také vlivy lidské činnosti v blízkosti jezera (Kristiansen, 2005). Studie zpracovávané v sedmdesátých a osmdesátých letech dvacátého století se proto upínaly především k rekonstruování trofických podmínek jezer. V těchto rekonstrukcích jsou použity především šupiny chrysofyt, protože jsou taxonomicky zařaditelné. Pokud jsou použity stomatocysty, vyjadřují se většinou jako poměr počtu stomatocyst chrysofyt ku frustulám rozsivek (Chrysophyte/Diatom or C/D ratio). Poměr zobrazuje relativní četnost těchto dvou důležitých skupin (Smol, 1995).

Munch (1980, 1985) zkoumal fosilní šupiny chrysofyt z jezera Hall lake ve státě Washington. Jezero bylo původně oligotrofní, což ukazuje převaha rodu *Mallomonas crassisquama* (Obr. 7). S osídlením (mezi 1880 a 1905) se do jezera dostává více živin, na něž pozitivně reaguje *M. caudata*, která později mizí s výstavbou silnice. V letech 1905 - 1914 dochází k okyselení jezera díky rozkladu dřevěných pilin, které produkuje místní pila.

To způsobuje nárůst v zastoupení rodu *Synura lapponica* (vrcholného nárůstu dosahuje před uzavřením pily). Rody *S. petersenii* a *S. spinosa* pak korespondují s výstavbou silnice kolem roku 1986. Studie je pěkným příkladem odpovědi chrysofyt na postupnou změnu podmínek jezera způsobenou vlivem člověka.



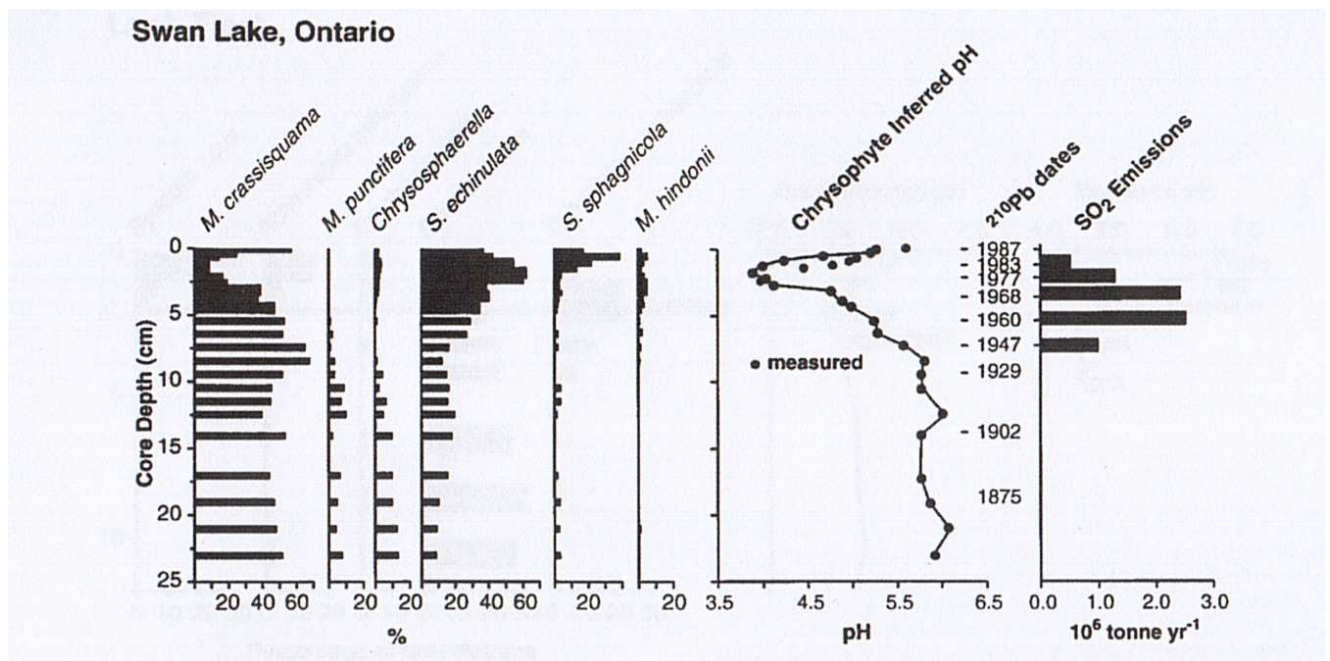
**Obr. 7:** Relativní zastoupení chrysofyt v sedimentech z jezera Hall lake porovnané se zastoupením rozsivek (Munch, 1980).

### 3.4.3 Acidifikace a atmosférické znečištění ovzduší

Protože jsou chrysofyta distribuována především podle gradientu pH, hrají významnou roli v rekonstruování podmínek souvisejících s acidifikací jezer (Wiklinson et al., 1999). Acidifikace jezer je zapříčiněna kyselými dešti, které vznikly v důsledku industrializace

(Kristiansen, 2005). Proto také toto ožehavé téma budilo bouřlivé diskuse v politice (Smol, 1995).

Zajímavým příkladem toho, proč je důležité hlídat antropogenní znečištění, jsou jezera rozkládající se v Sudbury a Killarney v kanadském Ontariu (Dixit et al., 1989; Dixit et al., 2002), která jsou poznamenána místní těžbou a zpracováním niklu. Tyto studie byly prováděny na šupinách chrysofyt. Následující obrázek (Obr. 8) dokládá reakci chrysofyt na změny pH v sudburském jezeře Swan Lake. Díky těžbě a zpracování niklu, které započaly roku 1883 a plně se rozvinuly v roce 1920, stouplo množství emisí SO<sub>2</sub>. Ty jsou příčinou zakyselování jezera Swan Lake jež se začalo projevovat poklesem pH od roku 1940 do roku 1977. V roce 1970 bylo nařízeno emise SO<sub>2</sub> snížit, na což jezero reagovalo postupným zvyšováním pH až k původnímu stavu (Dixit et al., 1989).



**Obr. 8:** Procentuální zastoupení vybraných chrysofyt a odvozené pH v porovnání s SO<sub>2</sub> emisemi v sedimentech jezera Swan Lake (Dixit et al, 1989).



Podobný výzkum byl proveden také na Slovensku v Nižném Terianském Plesu skupinou vědců pod vedením Kamenika (Kamenik et al., 2005). Tato studie pojednává o vývoji atmosférického znečištění a jeho dopadech na životní prostředí za posledních 150 let. Narozdíl od jezera Swan Lake jsou v Nižném Terianském Plesu zkoumány stomatocysty a závislost jejich druhového složení na změnách koncentrace magnetických minerálů a popílku (SCP; spheroidal carbonaceous fly-ash particles). Dále jsou porovnávány s průměrnými teplotami vzduchu a s pH odvozeným ze společenstva rozsivek. Objevení popílku v jezeře dokládá znečištění ovzduší započaté kolem roku 1846, které způsobila Průmyslová revoluce. Nárůst popílku v roce 1940 indikuje zvýšení znečištění v důsledku 2. světové války (ferimagnetické minerály z průmyslových spadů). To koresponduje se změnou společenstva stomatocyst (v analýze bylo využito 25 morfotypů). Nečekaným zjištěním je fakt, že společenstvo chrysofyt zde bylo více ovlivněno teplotou a znečištěním, zatímco pH tak významnou roli nehrálo.

#### **3.4.4 Salinita/Konduktivita**

Chrysofyt jsou také citlivým indikátorem konduktivity a salinity (Zeeb & Smol, 2001). Netradiční prací je studie, kterou vypracoval García-Rodríguez (2006). Zde jsou stomatocysty prezentovány jako indikátor paleosalinity v Holocénu v souvislosti s mořskou transgresí (zdvih mořské hladiny). Pro svůj výzkum využívá García-Rodríguez poměru stomatocyst chrysofyt ku frustulám rozsivek (C/D ratio). Studovanou oblastí je severní pobřeží Uruguaye, kde se nacházejí čtyři příbřežní vodní nádrže (tři laguny a jedno jezero). Tyto nádrže se vytvořily před 7000 lety jako pozůstatek první mořské transgrese v Holocénu. Postupem času se v jednotlivých nádržích měnila mořská slaná voda na vodu brakickou až sladkou. Se změnou salinity se mění i poměr stomatocyst chrysofyt ku frustulám rozsivek (C/D ratio). Se snižováním salinity přibývá stomatocyst (C/D ratio se zvyšuje) a naopak.

Jak jsem již uvedla výše, se změnou salinity souvisí také změna konduktivity, pro kterou jsou chrysofyt též dobrým indikátorem. Siver (1993) vypracoval studii, ve které pomocí šupin chrysofyt dokládá, že změna konduktivity ovlivňuje druhové složení chrysofyt v jezeře. V této studii popisuje jezero Long Pond, ve kterém byla původně nízká konduktivita a dominovaly zde *Mallomonas duerrschmidtiae* a *M. galeiformis*. V roce 1876 začala v okolí jezera těžba křemene. Díky těžbě se do jezera dostávaly malé částice křemene, které měly za následek nárůst konduktivity. K nárůstu konduktivity také přispělo zvyšování koncentrace Ca,

Mg a Na iontů. To se projevilo na změně v druhovém zastoupení chrysofyt. Výskyt *Mallomonas duerrschmidtiae* a *M. galeiformis* se snížil a postupně se na pozici dominantních druhů dostaly *Synura petersenii* a *Chrysosphaerella longispina*.

### 3.4.5 Klimatické změny

Dalším využitím chrysofyt jsou rekonstrukce klimatických změn. Existují studie pojednávající o sezónních změnách klimatu (Kamenik & Schmidt, 2005; Pla-Rabes & Catalan, 2011), ale i o změnách, které se udály v průběhu tisíců let. Při rekonstrukcích dlouhodobých změn klimatu jsou využita data o výskytu mnoha různých zachovaných organismů a rostlin. Chrysofyta zde tvoří pouze jeden z dílků obrovské skládačky. Kamenik et al. (2000) použil při zkoumání jezera Gossenköllesee v Tyrolsku kromě stomatocyst také data získaná z rozsivek, rostlinných pigmentů, změn poměru uhlíku a dusíku (C/N ratio), kovů a magnetických minerálů. Stomatocysty zde využil k indikování trofických změn v jezeře. Ve studii z Oberer Landschitzsee (Schmidt et al., 2007) jsou stomatocysty, díky jejich sezonalitě, využity k rekonstruování změn teploty a dále ledové pokrývky jezera.

## 4. ZÁVĚR

Chrysophyta jsou velice důležitou skupinou organismů žijících v jezerních ekosystémech. Často dominují ve fytoplanktonu jezer a jejich křemičité šupiny a stomatocysty se zachovávají v sedimentech. Vzhledem k tomu, že chrysofyta citlivě reagují na změny fyzikálních a chemických vlastností vody, jsou velice cennými indikátory využívanými pro paleoekologické rekonstrukce. S jejich pomocí můžeme rekonstruovat acidifikaci, eutrofizaci a zasolování jezera, atmosférické znečištění nebo klimatické změny. Protože chrysofyta nejsou jedinými indikátory, které reagují na změnu podmínek prostředí, používají se obvykle ještě s různými jinými skupinami organismů jako jsou rozsivky (Bacillariophyta) či pakomáři (Chironomidae). Dále jsou také často porovnávány s rostlinnými zbytky (pylová zrna, zachované části rostlin) a s chemickými a fyzikálními daty získanými ze sedimentárního záznamu. Toto porovnávání různých dat je v paleoekologických rekonstrukcích velmi důležité, protože samotná data získaná pouze z fosilního záznamu či jedné skupiny organismů bývají zkreslená a neúplná. Nemohou tedy samostatně podávat důvěryhodný obraz minulosti.

Abychom mohli pomocí chrysofyt rekonstruovat vlastnosti prostředí, potřebujeme znát ekologickou valenci jednotlivých druhů, které se v jezeře vyskytovaly. K tomu nám slouží kalibrační sety vytvářené ze současných jezer, které jsou porovnávány s daty získanými z fosilních šupin a cyst chrysofyt. Na základě těchto dat jsou vytvořeny inferenční modely, které umožňují odhadnout podmínky prostředí na základě druhového složení a četnosti druhů ve fosilním záznamu.

## 5. POUŽITÁ LITERATURA

- Adam, D. P. & Madhoo A. D., 1981. Chrysophyte cyst as potential environmental indicators. *Geological Society of America Bulletin, Part I*, 92: 839-844
- Agbeti, M. D. & Smol, J. P., 1995. Chrysophyte population and encystment patterns in two Canadian lakes. *Journal of Phycology* 31: 70-78
- Appleby, P. G., 2001. Chronostratigraphic techniques in recent sediments. In Smol, J. P. & W. M. Last (eds.) *Tracking Environmental Change Using Lake Sediments. Volume 1: Basin Analysis, Coring, and Chronological Techniques*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, The Netherlands: 171-203
- Battarbee, R. W., Jones, V. J., Flower, R. J., Cameron, N. G., Bennion, H., Carvalho, L. & Juggins, S., 2001. Diatoms. In Smol, J. P., H. J. Birks & W. M. Last (eds.) *Tracking Environmental Change Using Lake Sediments. Volume 3: Terrestrial, Algal, and Siliceous Indicators*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, The Netherlands: 155-202
- Bennett, K. D. & Willis, K. J., 2001. Pollen. In Smol, J. P., H. J. Birks & W. M. Last (eds.) *Tracking Environmental Change Using Lake Sediments. Volume 3: Terrestrial, Algal, and Siliceous Indicators*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, The Netherlands: 5-32
- Betts-Piper, A. M., Zeeb, B. A. & Smol, J. P., 2004. Distribution and autecology of chrysophyte cyst from Arctic Svalbard lakes: preliminary evidence of recent environmental change. *Journal of Paleolimnology* 31: 467-481
- Birks, H. J. B., 1998. Numerical tools in palaeolimnology – Progress, potentialities, and problems. *Journal of Paleolimnology* 20: 307-332
- Birks, H. H., 2001. Plant macrofossils. . In Smol, J. P., H. J. Birks & W. M. Last (eds.) *Tracking Environmental Change Using Lake Sediments. Volume 3: Terrestrial, Algal, and Siliceous Indicators*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, The Netherlands: 49-74
- Björk, S. & Wohlfarth, B., 2001. <sup>14</sup>C chronostratigraphic techniques in Paleolimnology. In Smol, J. P. & W. M. Last (eds.) *Tracking Environmental Change Using Lake Sediments. Volume 1: Basin Analysis, Coring, and Chronological Techniques*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, The Netherlands: 205-245

- Cabała, J., 2005. Chrysophycean stomatocysts from Morskie oko and Żabie oko lakes in the Tatra National Park, Poland. *Acta societatis botanicorum poloniae* 74: 302-314
- Cavalier-Smith, T. & Chao, E. E.-Y. (2006): Phylogeny and megasystematics of phagotrophic heterokonts (Kingdom Chromista). – *J. Mol. Evol.* 62: 388-420
- Cohen, A. S., 2003. *Paleolimnology: The History and Evolution of Lake Systems*. New York City, New York, USA, Oxford University Press
- Committee Staff on Restoration of Aquatic Ecosystem, 1992. *Restoration of Aquatic Ecosystems: Science, Technology, and Public Policy*. National Academies Press, Washington, DC, USA
- Cronberg, G., 1980. Cyst development in different species of *Mallomonas* (Chrysophyceae) studied by scanning electron microscopy. *Arch. Hydrobiol./Suppl.* 56, Stuttgart: 421-434
- Cronberg, G., 1986. Blue-green algae, green algae and Chrysophyceae in sediments. In Berglund, B. (ed.) *Handbook of Holocene Palaeoecology and Palaeohydrology*. John Wiley and Sons, Chichester (UK): 507-526
- Cronberg, G., 1989. Stomatocysts of *Mallomonas hamata* and *M. heterospina* (Mallomonadaceae, Synurophyceae) from South Swedish lakes. *Nordic Journal of Botany* 8: 683-692.
- Cronberg, G., 1990. Recent acidification and changes in the subfossil chrysophyte flora of lakes in Sweden, Norway and Scotland. *Philosophical Transactions of the Royal Society* 327: 289-293
- Cumming, B. F., Smol, J. P. & Birks, H. J. B., 1992. Scaled chrysophytes (chrysophyceae and synurophyceae) from Adirondack drainage lakes and their relationship to environmental variables. *Journal of Phycology* 28: 162-178
- Dixit, S. S., A. S. Dixit, & Smol J. P., 1989. Lake acidification recovery can be monitored using chrysophycean microfossils. *Canadian Journal of Fisheries Aquatic Sciences* 46: 1309–12
- Dixit, S. S., Dixit, A. S. & Smol J. P., 1999. Lake sediment chrysophyte scales from the northeastern U. S. A. and their relationship to environmental variables. *Journal of Phycology* 35: 903-918
- Dixit, S. S., Dixit, A. S. & J. P. Smol, 2002. Diatom and chrysophyte transfer functions and inferences of post-industrial acidification and recent recovery trends in Killarney lakes (Ontario, Canada). *Journal of Paleolimnology* 27: 79-96

- Duff, K. E., B. A. Zeeb & Smol J. P., 1995. Atlas of chrysophycean cysts. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, The Netherlands
- Duff, K. E. & Smol, J. P., 1995. The relationship of chrysophycean stomatocysts to environmental variables in freshwater lakes in British Columbia. *Canadian Journal of Botany* 73: 1097-1111
- Duff, K. E., Zeeb, B. A. & Smol J. P., 1997. Chrysophyte cyst biogeographical and ecological distributions: a synthesis. *Journal of Biogeography* 24: 719-812
- Filippelli, G. M., 2008. The Global Phosphorus Cycle: Past, Present and Future. *Elements*, 4: 89-95
- García-Rodríguez, F., 2006. Inferring paleosalinity trends using the chrysophyte cyst to diatom ratio in coastal shallow temperate/subtropical lagoons influenced by sea level changes. *Journal of Paleolimnology* 36: 165-173
- Grant J., Tekle Y. I., Andersen O.R., Patterson D. J. & Katz, L.A. (2009): Multigene evidence for the placement of a heterotrophic amoeboid lineage *Leukarachnion* sp. among photosynthetic stramenopiles. *Protist* 160: 376–38.
- Hall, R. I. & Smol, J. P., 1992. A weighted-averaging regression and calibration model for inferring total phosphorus concentration from diatoms in British Columbia (Canada) lakes. *Freshwater Biology* 27: 417-434
- Hibberd, D. J., 1977. Ultrastructure of cyst formation in *Ochromonas tuberculata* (Chrysophyceae). *Journal of Phycology* 13: 309-320
- Hindák, F., 1978, *Sladkovodné riasy*, Bratislava, Slovenské pedagogické nakladateľstvo
- Huber, K., Kamenik, C., Weckström, K. & Schmidt, R., 2009. Taxonomy, stratigraphy, and palaeoecology of chrysophyte cysts from a Late Glacial sediment core section of Längsee, Austria. *Nova Hedwigia* 89: 245-261
- Kamenik, C., Schmidt, R., Koinig, K. A., Augustí-Pandera, A., Thompson, R. & Psenner, R., 2001. The chrysophyte stomatocyst composition in a high alpine lake (Gossenköllesee, Tyrol, Austria) in relation to seasonality, temperature and land-use. *Nova Hedwigia* 122: 1-22
- Kamenik, C., Koinig, K. A., Schmidt, R., Appleby, P. G., Dearing, J. A., Lami, A., Thompson, R. & Psenner, R., 2000. Eight hundred years of environmental changes in high Alpine lake (Gossenköllesee, Tyrol) inferred from sediment records. *Journal of Limnology* 59: 43-52

- Kamenik, C., Augustí-Pandera, A., Applebey, P. G., Dearing, J. A., Shilland, E. M., Šporka, F., Štefková, E. & R. Thompson, 2005. Paleolimnological evidence for atmospheric pollution, climate and catchment-related changes in alpine chrysophyte stomatocyst assemblages (Tatra, Slovakia). *Nova Hedwigia* 128: 275-293
- Kamenik, C. & Schmidt, R., 2005. Chrysophyte resting stages: a tool for reconstructing winter/spring climate from Alpine lake sediments. *Boreas* 34: 477-489
- Kodama, K. P., Lyons, J. C., Siver, P. A. & Lott, A. M., 1997. A mineral magnetism and scaled-chrysophytes paleolimnological study of two northern Pennsylvania lakes: records of fly ash deposition, land-use change, and paleorainfall variation. *Journal of Paleolimnology* 17: 173-189
- Kristiansen, J., 2005. *Golden algae: A Biology of Chrysophytes*. Koeltz Scientific Books, Koenigstein
- Lamoureux, S., 2001. Varve chronology techniques. In Smol, J. P. & W. M. Last (eds.) *Tracking Environmental Change Using Lake Sediments. Volume 1: Basin Analysis, Coring, and Chronological Techniques*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, The Netherlands: 247-260
- Munch, C. S., 1980. Fossil diatoms and scales of Chrysophyceae in the recent history of Hall Lake, Washington. *Freshwater Biology* 10: 61-66
- Munch, C. S., 1985. Chrysophycean scales as paleoindicators in the sediments of Hall Lake, Washington, U.S.A. *Nordic Journal of Botany* 5: 505-510
- Piątek, J., 2005. New and rare chrysophycean stomatocysts from the bryophyte spring in the Tatra National Park, Poland. *Polish Botanical Journal* 50(2): 107-116
- Piątek, J., 2007. Chrysophyte stomatocysts from sediments in a man-made water reservoir in central Poland. *Ann. Bot. Fennici* 44: 186-193
- Pla-Ribes, S. & Catalan, J., 2011. Deciphering chrysophyte responses to climate seasonality. *Journal of Paleolimnology* 46: 139-150
- Pokorný, P. & Jankovská, V., 2000. Long-term vegetation dynamics and the infilling process of a former lake (Švarcenberk, Czech republic). *Folia Geobotanica* 35: 433-457
- Preisig, H. R., 1994. Siliceous structures and silicification in flagellated protists. *Protoplasma* 181: 29-42
- Renberg, I. & Hansson, H., 2010. Freeze corer No. 3 for lake sediments. *Journal of Paleolimnology* 44: 731-736

- Rose, N. L., Morley, D., Appleby, P. G., Battarbee, R. W. & Alliksaar, T., 2011. Sediment accumulation rates in European lakes since AD 1850: trends, reference conditions and exceedence. *Journal of Paleolimnology* 45: 447-468
- García-Rodríguez, F., 2006. Inferring paleosalinity trends using the chrysophyte cyst to diatom ratio in coastal shallow temperate/subtropical lagoons influenced by sea level changes. *Journal of Paleolimnology* 36: 165-173
- Sandgren, C. D., 1988. The ecology of chrysophyte flagellates: their growth and perennation strategies as freshwater phytoplankton. In Sandgren, C. D. (ed.) *Growth and Reproductive Strategies of Freshwater Phytoplankton*. Cambridge University Press, Cambridge: 9–104
- Schmidt, R., Kamenik, C. & Roth, M., 2007. Siliceous algae-based seasonal temperature inference and indicator pollen tracking ca. 4,000 years of climate/land use dependency in the southern Austrian Alps. *Journal of Paleolimnology* 38: 541-554
- Scholz, C. A., 2001. Applications of seismic sequence stratigraphy in lacustrine basins. In Smol, J. P. & W. M. Last (eds.) *Tracking Environmental Change Using Lake Sediments. Volume 1: Basin Analysis, Coring, and Chronological Techniques*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, The Netherlands: 7-22
- Siver, P. A., 1993. Inferring the specific conductivity of lake water with scaled chrysophytes. *Limnology and Oceanography* 38(7): 1480-1492
- Smol, J. P., 1995. Application of chrysophytes to problems in paleoecology. In Sandgren, C. D., Smol, J. P. & J. Kristiansen (eds.) *Chrysophyte algae: ecology, phylogeny and development*. Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom: 303-329
- Smol, J. P. & Cumming, B. F., 2000. Tracking long-term changes in climate using algal indicators in lake sediments. *Journal of Phycology* 36: 986-1011
- Smol, J. P., 2008. *Pollution of Lakes and Rivers : A Paleoenvironmental Perspective* (2nd Edition). Wiley-Blackwell. Hoboken, NJ, USA
- Wagner, B., Lotter, A. F., Nowaczyk N., Reed, J. M., Schwalb, A., Sulpizio, R., Valsecchi, V., Wessels, M. & Zanchetta, G., 2009. A 40,000-year record of environmental change from ancient Lake Ohrid (Albania and Macedonia). *Journal of Paleolimnology* 41:407–430
- Wetzel, R. G., 2001. *Limnology: Lake and River Ecosystems, USA*, Academic Press, (3.vydání)



- Whitlock, C. & Larsen, C., 2001. Charcoal as a fire proxy. In Smol, J. P., H. J. Birks & W. M. Last (eds.) *Tracking Environmental Change Using Lake Sediments. Volume 3: Terrestrial, Algal, and Siliceous Indicators*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, The Netherlands: 75-97
- Wilkinson, A. N., B. A. Zeeb & Smol, J. P., 2001. *Atlas of chrysophycean cysts, Vol 2*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, The Netherlands
- Wilkinson, A. N., Hall, R. I. & Smol, J. P., 1999. Chrysophyte cysts as paleolimnological indicators of environmental change due to cottage development and acidic deposition in Muskoka-Haliburton region, Ontario, Canada. *Journal of Paleolimnology* 22: 17-39
- Zeeb, B. A. & J. P. Smol, 2001. Chrysophyte scales and cysts. In Smol, J. P., H. J. Birks & W. M. Last (eds.) *Tracking Environmental Change Using Lake Sediments. Volume 3: Terrestrial, Algal, and Siliceous Indicators*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, The Netherlands: 203-224