

Univerzita Karlova v Praze
Přírodovědecká fakulta

Studijní program: Biologie
Studijní obor: Botanika



Bc. Martin Pusztai

Úloha mikrobiotopů v časo-prostorové diferenciaci společenstev fytoplanktonních bičíkoviců

The role of microhabitats in spatio-temporal differentiation of phytoplankton
flagellates

Diplomová práce

Školitelka: doc. RNDr. Yvonne Němcová, Ph.D.

Praha, 2014

Prohlášení:

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

V Praze, 13. 8. 2014

Podpis:

Poděkování:

Na tomto místě bych chtěl poděkovat všem kamarádům a kolegům z Algologického oddělení PřF UK, obzvláště mé školitelce Yvonne Němcové a kamarádce Petře Mutinové, za jejich cenné rady a připomínky, nadšení pro věc, trpělivost a neustále nataženou pomocnou ruku k řešení jakýchkoliv „zapeklitostí“ tohoto výzkumu. Můj největší dík za všeobjímající podporu patří celé mé rodině, obzvláště Zuzaně Fasterové a mým rodičům. Bez vaší podpory bych takto daleko nedošel, děkuju.

Abstrakt

V této diplomové práci se zabývám faktory ovlivňujícími druhovou bohatost a strukturu společenstev fytoplanktonu bičíkovců. Cílem této práce bylo objasnit úlohu mikrobiotopů v časo-prostorové diferenciaci lentických společenstev těchto bičíkovců, která doposud nebyla důkladněji prozkoumána. Studie probíhala v letech 2010-2013 v mělkém litorálu lokality Horní rybník, PR Rybníčky u Podbořánek. Fytoplanktonní bičíkovci vykazovali charakteristickou cyklickou sezónní dynamiku, jež se projevila v průkazně odlišné struktuře i druhové bohatosti jejich společenstev v různých obdobích. Šupinaté chrysomonády, v kontrastu s tím, vykazovaly necyklickou sezónní dynamiku. Vliv sezóny byl silně korelován s vlivem zaznamenaných abiotických faktorů prostředí – pH, konduktivitou a teplotou. Prostorová heterogenita společenstev fytoplanktonních bičíkovců byla během plošného odběru ze 75,8 %, respektive 64,4 %, průkazně vysvětlena gradientem provázaných abiotických faktorů mezi severním a jižním břehem a vlivem mikrobiotopu – substrátu. Mikrobiotop však fungoval jako výrazný faktor s průkazným vlivem na druhovou bohatost i strukturu společenstev rovněž během sezóny. Efekt vlivu mikrobiotopu se projevil nejen při „hrubším“ porovnání planktonního prostředí s metafytonem a epipelonem, ale také na úrovni konkrétních substrátů. Velké množství druhů vykazovalo preferenci k určitému typu mikrobiotopu. Tyto preference byly během sezónních odběrů patrné také na rodové úrovni, či dokonce na úrovni hlavních skupin fytoplanktonu. V rámci sezónní dynamiky fytoplanktonních bičíkovců docházelo k jasnému přesouvání druhů mezi planktonním a bentickým prostředím, i mezi jednotlivými substráty. Hypotézu neutrality substrátů je tak možné, v případě zkoumaných společenstev a mikrobiotopů, zavrhnout.

Klíčová slova: mikrobiotop, fytoplanktonní bičíkovci, sezónní dynamika, prostorová heterogenita, plankton, metafyton, epipelon, substrátová specifická

Abstract

This thesis deals with factors structuring phytoplankton flagellates. The aim of the thesis was to investigate the role of microhabitats in spatio-temporal differentiation of lentic communities of these flagellates, which has not been rigorously examined to date. The study was conducted during 2010-2013 in the shallow littoral sites of Horní rybník, Rybníčky u Podbořánek Nature Reserve. Phytoplankton flagellates showed cyclic seasonal dynamics, which was reflected by significantly different community structure and species richness during the season. In contrast, silica-scaled chrysophytes showed a non-cyclic seasonal dynamics. The impact of the season was strongly correlated with the impact of fluctuating environmental factors - pH, conductivity and temperature. Gradient of interrelated environmental factors between the northern and southern shore together with microhabitat - substrate type played the major role and accounted for 64.4 - 75.8 % variability in the data. Microhabitat type (plankton, metaphyton, epipelon) significantly affected species richness and community structure also in the course of the season. A large number of species was assessed to prefer a certain type of microhabitat. These preferences were observed at both species and generic levels, and even at the level of the main taxonomic groups. Within the spatio-temporal differentiation phytoplankton flagellates often switched between pelagic and benthic environment, as well as among different substrates. Our results clearly suggest that the „Hypothesis of neutrality substrates“ could be, in case of littoral phytoplankton flagellates, rejected.

Key words: microhabitat, phytoplankton flagellates, seasonal dynamics, spatial heterogeneity, plankton, metaphyton, epipelon, substrate specificity

Obsah

1 Úvod	7
1.1 Společenstva sladkovodních mikrořas	7
1.2 Časo-prostorová diferenciace fytoplanktonu a fytobentosu	8
1.2.1 Fytoplankton	9
1.2.2 Fytobentos	14
1.3 Mikrobioty a substrátová specificita	17
1.4 Fytoplanktonní bičíkovci	21
1.5 Cíle práce a hypotézy	24
2 Materiál a metody	25
2.1 Charakteristika studované lokality	25
2.2 Odběry vzorků a terénní měření	26
2.2.1 Sezónní odběry	26
2.2.2 Jednorázový plošný odběr	27
2.3 Zpracování vzorků	28
2.3.1 Světelná mikroskopie (LM)	29
2.3.2 Transmisní elektronová mikroskopie (TEM)	30
2.4 Statistická analýza dat	31
2.4.1 Data o druhové bohatosti	31
2.4.2 Data o struktuře společenstva	33
3 Výsledky	36
3.1 Sezónní odběry	36
3.1.1 Druhová bohatost	36
3.1.2 Struktura společenstva	41
3.2 Jednorázový plošný odběr	48
3.2.1 Druhová bohatost	49
3.2.2 Struktura společenstva	52
4 Diskuze	58
4.1 Lokalita a její dominanty	58
4.2 Časo-prostorová diferenciace společenstev	60
4.3 Mikrobiotop jako výrazný faktor	67
5 Závěr	71
6 Literatura	73
7 Přílohy	81

1 Úvod

1.1 Společenstva sladkovodních mikrořas

Vodní prostředí a v něm žijící organismy můžeme klasifikovat mnoha způsoby. Tradiční dělení zahrnuje dvě základní složky. Jsou jimi oblast volné vody – pelagiál, a oblast dna – bentál. Společenstvo protistních řas (mikrořas) pelagiálu se nazývá fytoplankton, společenstvo mikrořas bentálu fyto-bentos. Ačkoliv mohou tato společenstva přispívat k primární produkci na příkladu lentických ekosystémů srovnatelným dílem (Kairesalo, 1980; Vadeboncoeur et al., 2002; Liboriussen & Jeppesen, 2003), je studovanost bentických a pelagických sladkovodních biotopů výrazně vychýlena ve prospěch pelagiálu. Toto platí na všech trofických úrovních, tedy i u mikrořas, přičemž studií na primární produkci fytoplanktonu je o řád více nežli v případě fyto-bentosu (Vadeboncoeur et al., 2002). Jen menší část studií, zejména z recentní doby, pak uplatňuje komplementární přístup a zabývá se fytoplanktonem i fyto-bentosem dohromady (Liboriussen & Jeppesen, 2003; Passy, 2007; Piirsoo et al., 2007; Heino & Soininen, 2010; Oberholster & Botha, 2011). Členění společenstev na fytoplankton a fyto-bentos se používá nejen ve vodách stojatých – lentických ekosystémech, ale rovněž ve vodách tekoucích – lotických ekosystémech (Wetzel, 2001).

Z pohledu řas, tedy primárních producentů samotných, je důležitým vertikálním rozhraním kompenzační bod fotosyntézy. Toto rozhraní člení vodní sloupec na horní eufotickou část s převládající primární produkcí, a část dolní, afotickou, s převládajícími rozkladnými procesy (Townsend et al., 2010). Specifickou oblastí je potom litorál, oblast přibřeží až do hloubky kompenzačního bodu. V tomto ekotonu se intenzivně střetávají bentický, pelagický a částečně též terestrický způsob života.

Mezi fytoplanktonem a fyto-bentosem funguje někdy jako jakési „přechodové“ společenstvo metafyton. Základní členění řasových společenstev sladkých vod s jejich stručnou charakteristikou je tedy následující (Goldsborough & Robinson, 1996; Wetzel, 2001; Van der Valk, 2006, Pouličková et al., 2008):

a) **Fytoplankton** – Jedná se o společenstvo řas pelagiálu. Řasy jsou volně rozptýleny ve vodním sloupci. Jejich stélky podléhají s různou intenzitou postupné sedimentaci i turbulencím, které je navrací zpátky do eufotické zóny směrem k vodní hladině. V mokřadech a mělkých vodách se často na tvorbě fytoplanktonu podílejí druhy původně bentické (Goldsborough & Robinson, 1996; Talling & Parker, 2002), a naopak druhy preferující

planktonní prostředí zde mnohdy tvoří součást společenstva bentosu (Weilhofer & Pan, 2006).

b) **Fytobentos** (perifyton, biofilm) – Toto společenstvo je typické pro fázové rozhraní dna, tedy pro přechod pevných povrchů a vody. Mnohdy bývá chráněné slizovou vrstvou, ve které se odehrávají složité interní metabolické procesy. Tuto vrstvu dále dělí od volné vody tzv. mezní vrstva s minimálním pohybem vody a pomalou difuzí (Wetzel, 2001). Vedle typických nárostových taxonů (např. vláknité zelené řasy a sinice, rozsivky rodu *Gomphonema*, *Cocconeis*) ho tvoří rovněž druhy volně pohyblivé. Bentické řasy mohou žít v asociaci s téměř libovolným substrátem (Hillebrand & Kahlert, 2001; Pouličková et al., 2008). Podle charakteru substrátu se fytobentos dále člení na epifyton (rostlinné substráty), epiliton (kámen), epipsammon (písek), epipelon (jemný sediment), epidendron (dřevo) a několik dalších (Pouličková et al., 2008).

c) **Metafyton s.l.** – Jedná se vlastně o „hybridní“ společenstvo, mozaiku složenou částečně z planktonních i bentických druhů (Goldsborough & Robinson, 1996). Metafyton má jen dosti volnou asociaci k nejčastěji rostlinnému substrátu. Toto je definice metafytonu s.l. V užším slova smyslu se jedná o charakteristické shluky vláknitých a cenobiálních zelených řas i s jejich nárosty, které se coby součást fytobentosu hromadí v litorálu (Pouličková et al., 2008; Saunders et al., 2012).

Pro organismy, které se cyklicky vyskytují v planktonu i bentosu, se používají termíny tychoplankton a meroplankton. V případě tychoplanktonu se jedná o primárně neplanktonní organismy. Tyto organismy se vlivem abiotických faktorů (zejména míchání indukované větrem) spíše náhodou stávají součástí planktonních společenstev. Meroplanktonní organismy jsou naopak primárně planktonní. V rámci životního cyklu však stráví podstatnou část roku mimo pelagiál, nejčastěji v podobě bentických odpočívajících stádií (Reynolds, 2006; Pouličková et al., 2008). Ve vodním prostředí se setkáme ještě s tzv. neustonem. Jedná se o organismy, které žijí asociované s povrchovou blankou na hladině vody.

1.2 Časo-prostorová diferenciacce fytoplanktonu a fytobentosu

Časo-prostorová diferenciacce společenstev zahrnuje rozrůznění v kvalitativní i kvantitativní složce jejich biologické rozmanitosti - biodiverzity. Kvalitativní složka bývá nejčastěji vyjádřena jako výskyt taxonů, hlavně druhů, či v případě fytoplanktonu charakteristických skupin (zlativky, krásnoočka, sinice, apod.). Kvantitativní složka bývá

vyjádřena zejména jako četnost taxonů či jejich biomasa (Jarkovský et al., 2012). Toto tradiční pojetí biodiverzity se tedy omezuje pouze na úroveň taxonomickou. Biodiverzita, zejména její kvalitativní složka, však může být popisována na libovolné úrovni a zahrnuje například diverzitu genetickou, funkční či biochemickou.

Často srovnávaným parametrem biodiverzity je dále prostá suma druhů, druhová bohatost. Na příkladu modelové skupiny rozsivek bylo prokázáno, že maxima druhové bohatosti fytoplanktonu a fytobentosu podléhají odlišným „trade-offs“ (kompromisům). Zatímco v případě fytobentosu jde o kompromis mezi maximalizací příjmu živin a šířením, fytoplankton vyvažuje mezi maximálním příjmem živin a minimální sedimentací ve vodním sloupci. Tyto trade-offs také vedou k optimalizaci velikosti buňky, což se mimo jiné může projevit většími buňkami fytobentosu ve srovnání s fytoplanktonem (Passy, 2007).

1.2.1 Fytoplankton

"The problem that is presented by the phytoplankton is essentially how it is possible for a number of species to coexist in a relatively isotropic or unstructured environment all competing for the same sorts of materials."

Hutchinson (1961)

Hutchinson svým slavným článkem „The paradox of the plankton“ otevřel dodnes trvající diskuzi (Fox et al., 2010; Record et al., 2014). Čím je udržována ona zejména v jezerech teplota očividná ohromná druhová bohatost fytoplanktonu, když jednotlivé, o tytéž živiny a světlo si konkurující druhy, nemají v relativně homogenním prostředí příliš prostor pro nikovou specializaci? Jednoduché kompetiční modely stejně jako laboratorní experimenty shodně ukazují, že počet druhů koexistujících v rovnovážném stavu nemůže být větší nežli počet limitujících zdrojů (Tilman, 1977; Huisman et al., 1999). Hutchinson sám navrhl jako možné vysvětlení neustálou změnu environmentálních faktorů, konkrétně výkyvy počasí. Tato změna tak podle něj zřejmě neustále odvrací společenstvo fytoplanktonu od rovnovážného stavu, ve kterém by konkurenčně zdatnější druhy časem zcela převládly, a umožňuje koexistenci mnoha druhů. Například kolísání hladiny živin a ozářenosti, částečně simulující přirozené podmínky, fungovaly v laboratorních podmínkách jako dostatečná prevence před dosažením rovnovážného stavu vedoucího ke kompetitivnímu vyloučení méně konkurenčně schopných druhů (Grover, 1989; Litchman, 1998).

Intenzivní studium sezónní dynamiky fytoplanktonu přineslo své ovoce v podobě prvního a dodnes užívaného obecného hrubého konceptu sezónní „sukcese“ fytoplanktonu nazvaného PEG-model¹ (Sommer et al., 1986; Scheffer et al., 2003; Padisák et al., 2010; Sommer et al., 2012). Tento model byl vytvořen na základě výzkumů sladkých stojatých vod převážně temperátu a předpokládá odlišný průběh sezónní dynamiky fytoplanktonu ve vodách oligotrofních a eutrofních. Struktura fytoplanktonu podle modelu odráží sezónní změny více či méně provázaných abiotických i biotických faktorů. Z abiotických faktorů jsou to zejména intenzita světla (Rengefors et al., 2004; Litchman & Klausmeier, 2001), teplota (Elliott, 2006; Berger et al., 2007), koncentrace živin (Vanni, 1987; Hecky & Kilham, 1988; Watson, 1997) a míchání vodního sloupce a sedimentů (Klemer & Barko, 1991; Rengefors et al., 2004; Huisman, 2004). Intenzita míchání velmi ovlivňuje již zmíněnou teplotu, intenzitu světla i koncentraci živin v míchané povrchové vrstvě (Berger et al., 2007). Z biotických faktorů mají největší vliv na strukturu společenstva kompetice o živiny (Sell et al., 1984; Carney et al., 1988) a predace zooplanktonem (Lynch & Shapiro, 1981; Vanni, 1987; Böing et al., 1998).

V nedávné revizi PEG-modelu (Sommer et al., 2012) jsou diskutovány nové či přehodnocené, v posledních letech intenzivně studované, biotické faktory. Jsou jimi zejména predace heterotrofními protisty, parazitace a vliv planktivorních ryb. V oligotrofních vodách vyvíjí protista během sezóny na fytoplankton vyšší predanční tlak nežli „klasický“ zooplankton (metazoa), přičemž jsou protistní predátoři často zodpovědní za konzumaci více jak 50 % primární produkce (Gaedke et al., 2002). Hlavními parazity ovlivňujícími strukturu fytoplanktonu se momentálně zdají být Chytridiomycota (Ibelings et al., 2004) a viry (Brussaard, 2004). Ačkoliv parazitace a predace protisty mají výrazný vliv na sezónní výměnu konkrétních druhů, nenarušují základní schéma modelu. Naopak vysoká denzita planktivorních ryb má na schéma modelu v eutrofních vodách vliv zcela zásadní (Jeppesen et al. 1997), neboť díky ní nenastává typická fáze, tzv. stádium čisté vody („clear water phase“).

Velmi zjednodušeně (pro mezo-eutrofní vody), jarní boom zejména drobného fytoplanktonu, jenž těžil z příznivých světelných a teplotních podmínek a dostatku živin, je postupně potlačen silicím predančním tlakem zooplanktonu. Po stádiu čisté vody s minimální denzitou fytoplanktonu společenstvo zooplanktonu vlivem překročení nosné kapacity prostředí kolabuje. V takovémto prostředí s nově uvolněnými živinami a s minimálním predančním tlakem se rychle rozvíjí nové společenstvo fytoplanktonu. Na začátku, tedy v období minimálního predančního tlaku, bývá obvykle tvořené převážně skrytčkami (např.

¹ PEG je zkratka expertní vědecké skupiny Plankton Ecology Group

rod *Cryptomonas*). Společenstvo je posléze strukturováno zejména silící kompeticí o limitující živiny (zejména fosfor, dále dusík či křemík), přičemž pomalu narůstá také predanční tlak. Postupně tak ve fytoplanktonu převládou druhy s vyšší efektivitou příjmu živin, dále druhy lépe odolávající sedimentaci a v neposlední řadě druhy s antipredančními mechanismy. Mezi časté antipredanční mechanismy patří například tvorba výběžků, slizových obalů či kolonií (Vanni, 1987; Lurling & Van Donk, 1996). Případně bývají některé druhy zejména sinic pro zooplankton doslova „nepoživatelné“ (Boing et al., 1998). S podzimním mícháním nabývají na důležitosti opět abiotické faktory, zejména zhoršující se světelné a teplotní podmínky. Zimní období na závěr sezóny představuje velmi výraznou disturbanci a ve výsledku „restart“ celé „sukcese“ (Sommer et al., 1986; Padisák et al., 2010; Sommer et al., 2012). Není proto překvapením, že řada fytoplanktonních organismů vytváří odolná klidová stádia k přečkání zimy – cysty a spory. Řada fytoplanktonních druhů je tak vlastně meroplanktonních, neboť jejich odpočívající stádia přečkávají zimu v bentálu. Na formování fytoplanktonu začátkem následující sezóny se poté podílejí převážně ta odpočívající stádia, která trávila zimu v litorálu (Rengefors et al., 2004).

Ač se v případě PEG-modelu nejedná o sukcesi v pravém slova smyslu, bývá srovnávána se sukcesí terestrické vegetace. Drobné, rychle rostoucí druhy fytoplanktonu časných sezón (drobné rozsivky r. *Cyclotella* a *Nitzschia*, kokální a bičíkaté zelené řasy, skrytěnky), jsou postupně střídány velkými druhy pozdní sezóny (např. velké rozsivky, velké obrněnky r. *Ceratium*), které lépe snášejí zastínění a lépe hospodaří se živinami (Marghalef, 1978; Sommer et al., 1986; Klemer & Barko, 1991; Reynolds, 1993; Sarnelle, 1993; Oberholster & Botha, 2011). Asi největším rozdílem je pak škála, na které se tyto procesy dají srovnat. Generační doba mikrořas je přibližně 1000× kratší nežli u terestrické vegetace (Scheffer et al., 2003), při srovnání velikostí se dostaneme ještě o další 1-3 řády níže. I proto by události v jezeře během jedné sezóny zřejmě mohly odpovídat staletím vývoje terestrické vegetace (Reynolds, 1993), a procesy, jež sledujeme u terestrické vegetace na škále kilometrů, by se tak u mikrořas mohly odehrávat už na škále pod 1 metr (Machová-Černá & Neustupa, 2009).

I přesto, že dnes již známe řadu faktorů určujících sezónní dynamiku fytoplanktonu, můžeme tuto dynamiku pomocí PEG-modelu předpovědět pouze „na hrubo“, tedy zejména v podobě střídání charakteristických skupin fytoplanktonu a jejich biomasy (Scheffer et al., 2003; Padisák et al., 2010). To, jak bude sezónní dynamika fytoplanktonu probíhat na jemnější úrovni druhů a jejich abundancí je však v takto komplikovaném systému téměř nepředpověditelné, což dokládají i modely mnohodruhové kompetice (Huisman & Weissing,

2001; Scheffer et al., 2003). Ty při nahlížení společenstva na jemné druhové škále předpovídají ohromné oscilace a chaos v jeho dlouhodobé sezónní dynamice. Navíc již výše popsaná charakteristická fenologie fytoplanktonu za poslední desetiletí vykazuje jisté změny. V jezeře Washington se jarní boom fytoplanktonu během let 1962-2000 posunul o 63 dní dopředu (Walters, 2013). Zároveň během tohoto období dominantní druhy časných sezón zvyšovaly svoje abundance a naopak dominantní druhy pozdních sezón abundance postupně snižovaly. Posuny ve fenologii, konkrétně dřívější jarní boomy dominantních druhů, velmi úzce souvisí se zvýšením teploty vody (Elliott, 2006).

Padisák et al. (2010) testovali vliv abiotických a biotických faktorů na diferenciaci fytoplanktonu evropských jezer, přičemž vycházeli z dlouhodobých (10-30 let) měsíčních odběrů evropských jezer. Výsledky této studie, porovnané s předpoklady původního PEG-modelu, tak odhalují mnohem větší plasticitu v sezónní dynamice fytoplanktonu. Zatímco převažující vliv biotických faktorů podle autorů vede k podobnému patternu, jaký předpokládá model, převaha abiotických faktorů způsobuje odklon od modelu. Přitom však výsledky této studie naznačují mnohem větší vliv abiotických faktorů na formování struktury společenstva. Tato zjištění, stejně jako posun ve fenologii fytoplanktonu, tak mohou pomoci objasnit rozdílné patterny oproti PEG-modelu již dříve zjištěné například při snaze „napasovat“ tento model na data z výzkumu mediteránních jezer (Alvarez-Cobelas et al., 2005).

Odlíšný pattern ve struktuře fytoplanktonních společenstev lze rovněž zaznamenat při jejich nahlížení skrze prostorové gradienty. Opravdu homogenní, neustále dobře promíchávané vodní prostředí bez gradientů, stěží najdeme. Dokonce i v otevřeném oceánu se vlivem různých vírů, proudů a odlišných mas vod vytvářejí bariéry pro volné šíření, a tím i podmínky usnadňující koexistenci mnoha druhů (Bracco et al., 2000). Lentické biotopy představují navíc více či méně izolované ostrovy, zejména při jejich nahlížení na větším prostorovém měřítku. Regionální diverzita mikrořas na příkladu modelové skupiny rozsivek tak vykazuje statisticky signifikantní pokles se vzrůstající izolací vodních ploch, lokální diverzita pak dále vykazuje nárůst se vzrůstající denzitou vodních ploch v krajině (Vyverman et al., 2007). Obdobně bylo společenstvo fytoplanktonu na regionální úrovni signifikantně strukturováno čistým prostorovým vlivem, kdy vzdálenější lokality vykazovaly menší podobnost ve složení fytoplanktonu nežli lokality vzájemně bližší (Soininen et al., 2007). Vliv prostorové heterogenity na strukturu společenstev je zřejmě nejvíce patrný na gradientu od malých mělkých tůní po velká hluboká jezera (Wellborn, 1996). Hloubka a velikost spolu navíc v případě lentických biotopů často korelují (Scheffer et al., 2006; Scheffer & Nes,

2007). Opravdu vysokou diverzitu na sladkou vodu vázaných organismů lze tedy obecně očekávat zejména v heterogenní krajině sestávající z velkého množství vodních ploch různé velikosti, které se navíc liší stupněm vzájemné propojenosti a podložím (Scheffer et al., 2006; Soininen et al., 2007).

Jedním z nejvýraznějších gradientů, na kterém se dramaticky mění struktura fytoplanktonu, je gradient trofie, tedy úživnosti (Kalff, 1978; Hecky & Kilham, 1988; Elser et al., 1990; Klemer & Barko, 1991; Watson, 1997; Piirsoo et al., 2007; Soininen et al., 2007; Padisák et al., 2010). Ten je zároveň často provázaný s gradientem pH, na kterém dochází ke změnám v rozpustnosti a dostupnosti důležitých živin, například fosforu (Lucas & Davis, 1961), a dále s gradientem konduktivity, tedy vodivosti určené celkovou koncentrací iontů. Velmi markantní je zejména změna forem CO₂ a jejich dostupnosti v uhlíčitanovém pufračním systému (Moss, 1973; Yan, 1979). Různé druhy fytoplanktonu totiž umí využívat pouze některé jeho formy (Felföldy, 1960; Raven, 1970), a tudíž preferují prostředí s odlišným pH (Moss, 1973). Není proto překvapením, že měnící se pH může výrazně ovlivnit druhovou bohatost a strukturu společenstva fytoplanktonu (Yan & Stokes, 1978; Findlay & Kasian, 1996; Hörnström, 2002). Právě kombinace pH, konduktivity a celkového fosforu vysvětlovala z celkových 15 měřených parametrů prostředí druhovou bohatost i strukturu fytoplanktonu na příkladu alpských jezer nejlépe (McMaster & Schindler, 2005). Obecně se při změně pH mění dominanty společenstva, a na gradientu od neutrálních vod po vody silně kyselé či silně zásadité dochází k poklesu druhové bohatosti.

Ve sladkých vodách patří mezi typické limitující prvky, jejichž koncentrace se tím pádem podílí na strukturaci společenstva, zejména fosfor, dále pak dusík a křemík (Kalff, 1978; Hecky & Kilham, 1988; Elser et al., 1990; Klemer & Barko, 1991; Watson, 1997; McMaster & Schindler, 2005; Piirsoo et al., 2007; Padisák et al., 2010). Je zajímavé, že zatímco na obohacení fosforem reagují sladkovodní, mořské i suchozemské fotoautotrofní organismy srovnatelně, v případě dusíku můžeme sledovat odlišné trendy odezvy (Elser et al., 2007). Za použití velkého datasetu, zahrnujícího 91 jezer temperátu, která pokryla celý gradient trofie², a celkem 205 ročních pozorování, byl shrnut vliv koncentrace celkového fosforu (TP) na biomasu nejvýznamnějších skupin fytoplanktonu, sinic (Cyanobacteria), rozsivek (Bacillariophyceae), zelených řas (Chlorophyta), obrněnek (Dinophyta), skrytěnek (Cryptophyta) a zlativek (Chrysophyceae). Všechny skupiny vykazovaly lineární nárůst biomasy alespoň na krátkém gradientu. Pouze biomasa sinic, rozsivek a zelených řas narůstala

² na gradientu trofie je rozeznáváno 6 stupňů, nejnižší obsah živin mají vody ultraoligotrofní, nejvyšší vody hypertrofní.

přímo úměrně v celém rozsahu koncentrací TP. Rozsivky dominovaly, co do biomasy, mezotrofním vodám, sinice poté vodám eutrofním. Ve vodách oligotrofních tvořily naprostou většinu biomasy zlativky, skrytěnky a rozsivky. Biomasa zlativek a skrytěnek narůstala pouze do velmi nízkých koncentrací $10 \mu\text{g}\cdot\text{l}^{-1}$, respektive $30 \mu\text{g}\cdot\text{l}^{-1}$, a dále se již neměnila, přičemž od koncentrace $450 \mu\text{g}\cdot\text{l}^{-1}$ se ve vzorcích zlativky nevyskytovaly. Obdobně biomasa obrněnek kulminovala při hodnotách TP kolem $100 \mu\text{g}\cdot\text{l}^{-1}$, avšak při vyšších hodnotách výrazně klesala (Watson, 1997).

V mělkých vodách existuje obecný pattern přesunu těžiště primární produkce z planktonu do bentosu na gradientu trofie provázané s turbiditou, který popisuje „The alternative stable states theory of shallow lakes“ (Teorie alternativních stabilních stavů mělkých jezer). Zejména v mezotrofních vodách s velkou litorální zónou se mohou střídát dva základní alternativní stabilní stavy (Scheffer et al., 1993; Liboriussen & Jeppesen, 2003; Scheffer & Nes, 2007). Jednak je to stav „čisté vody“ s vysokou denzitou makrofyt a fytobentosu a nízkou denzitou fytoplanktonu. Makrofyta a fytobentos stabilizují sedimenty, čímž snižují větrem indukovanou turbiditu a s ní spojené uvolňování živin, zejména fosforu, ze sedimentů do vody. Tím vlastně kontrolují zásoby živin v sedimentu a nejsou, na rozdíl od planktonu, limitovány koncentrací živin ve vodě (Sand-Jensen & Borum, 1991). Zároveň makrofyta usnadňují top-down kontrolu (shora) fytoplanktonu tím, že poskytují útočiště zooplanktonu před planktivorními rybami (Jeppesen et al., 1997). V mělkých čistých vodách však představuje fytobentos těžiště nejen primární produkce, ale mnohdy také diverzity řas (Lim et al., 2001). Při zvyšování koncentrace živin, ať již přirozeně nebo v důsledku eutrofizace, dochází k rozvoji fytoplanktonu, který je v takovýchto podmínkách makrofytům silným konkurentem o světlo. Při překročení kritické hranice turbidity dojde ke změně na stav „zakalené vody“ s nízkou denzitou makrofyt a naopak vysokou denzitou fytoplanktonu (Scheffer et al., 1993; Scheffer & Nes, 2007). To, jak těžiště primární produkce navrátit zpět do bentosu a vodu tím „vyčistit“, se stalo jedním z ústředních témat ekologie obnovy (Carpenter & Cottingham, 1997).

1.2.2 Fytobentos

Zatímco v případě časo-prostorové diferenciacie fytoplanktonu leží těžiště poznání zejména v sezónní dynamice hlavních skupin a jejich biomasy (viz PEG-model výše), v případě studia fytobentosu se jím zejména v posledních letech stává prostorová heterogenita (nejen v lentických, ale také v lotických ekosystémech). Porovnání logaritmických „species

area curves“ jednotlivých složek bentosu, tedy vlastně regresních přímek závislosti počtu druhů na zkoumané ploše, odhalilo, že fyto-bentos vykazuje jasně nejnižší sklon přímky a naopak nejvyšší intercept, tedy nejvyšší druhovou bohatost ze zkoumaných složek na nejnižší škále. Sklon přímky i intercept jsou přitom, stejně jako velikost zrna vnímané prostorové heterogenity, přímo úměrné průměrné velikosti organismu (Azovsky, 2002). Jinými slovy, charakteristické prostorové patterny ve druhové bohatosti a struktuře fyto-bentosu by mohly být zaznamenatelné nejen na regionální škále (kilometry), ale již na velmi jemné lokální škále, tzv. mikroměřítku (cm a menší). K tomu je třeba dodat, že se změnou škály, na které nahlížíme fyto-bentická společenstva, dochází ke změně nejen sledovatelnosti, ale zejména relativní důležitosti působících faktorů (Stevenson, 1997).

Průkazný vliv prostorové heterogenity na diverzitu společenstva fyto-bentosu byl zaznamenán na měřítku centimetrů až metrů (Machová-Černá & Neustupa, 2009; Černá, 2010; Neustupa et al., 2012), stovek metrů (Weilhofer & Pan, 2006) i kilometrů (Potapova & Charles, 2002; Pals et al., 2006). Čistý vliv prostoru vysvětlil dokonce přes 50 % variability ve struktuře společenstev krásivek rašelinných tůní, přičemž se od sebe průkazně odlišovala nejen společenstva mezi tůněmi, ale také mezi odběrovými místy v rámci tůně (Svoboda et al., 2014). Zejména na velkých prostorových škálách bývá efekt prostoru velmi úzce svázan s abiotickými charakteristikami prostředí (Potapova & Charles, 2002; Charles et al., 2006), může se tak dít ale i v mikroměřítku (Saunders et al., 2012). Signifikantní vliv prostorové heterogenity, tentokrát na celkovou biomasu fyto-bentosu (epilítou), byl odhalen na 4 různých horizontálních prostorových škálách – cm, dm, 10 m a km, a dále také na gradientu hloubky (Kahlert et al., 2002). Nejnižší hodnoty biomasy byly naměřeny vždy u hladiny, kde obecně působí větší stres z ozáření a limitace živinami. Obdobně epifyton dosahoval nejvyšších hodnot biomasy až v hloubce 30-40 cm (Tóth, 2013). Hloubka je však mezi studii velmi obtížně porovnatelná, neboť rozvoj fyto-bentosu v určité hloubce záleží zejména na turbiditě prostředí (viz výše zmíněné stavy „čisté“ a „zakalené“ vody). V poměrně nedávné době přinesl výzkum fyto-bentosu na prostorových gradientech velmi praktické zjištění. Změnu ve struktuře společenstev fyto-bentosu lze totiž velmi dobře zachytit výzkumem pouze hojných druhů, a to jak na škále kilometrů (Heino & Soininen, 2010), tak na škále metrů až centimetrů (Neustupa et al., 2012).

Fyto-bentická společenstva mohou i nemusejí vykazovat sezónní (časovou) dynamiku (Vavilova & Lewis, 1999), přičemž vliv sezóny bývá úzce provázan s vlivem abiotických faktorů (Neustupa et al., 2012; Neif et al., 2013; Taniwaki et al., 2013) a predací (Hillebrand & Kahler, 2001). Ve fyto-bentosu rašelinných tůní se během sezóny (jaro-podzim) postupně

zvyšovala diverzita a snižovala dominance, přičemž se průkazně měnilo druhové složení (Machová-Černá & Neustupa, 2009). Zimní disturbance se v případě krásivek projevila nižší prostorovou autokorelací společenstev na jaře (Neustupa et al., 2012). Nicméně v jiné studii bentických krásivek rašelinných tůní vykazovala jejich společenstva vysokou stabilitu a minimální ovlivnění sezónou, přičemž se nijak výrazně neprojevil, i přes promrznutí tůní, často diskutovaný vliv zimní disturbance (Svoboda et al., 2014). Vysokou stabilitu společenstev umožnily zejména populace velmi abundantních druhů. Tyto výsledky jsou kongruentní s výzkumem rašelinných tůní Krkonoš, kdy populace dominantních druhů vykazovaly vysokou stabilitu a společenstva obecně podléhala jen krátkodobým fluktuacím (Nováková, 2007). Naopak v případě fyto-bentosu (epifytonu) tropického jezera v nivě řeky Paraná se vliv sezóny projevil zřetelným poklesem druhové bohatosti i diverzity od března do prosince (Neif et al., 2013). Za tento pattern byl zodpovědný zejména vyšší průtok v řece v druhé půlce sezóny, který indukoval výrazné zvýšení turbidity v jezeře. Pakliže tedy fyto-bentická společenstva vykazují sezónní dynamiku, je pro zachycení α -diverzity³ nutné vzorkovat vícekrát během roku, případně několika let. V případě studie fyto-bentosu lesních řek bylo ve společenstvu celoročně přítomno pouze 15 % druhů a přibližně 50 % jich bylo zachyceno pouze během jednoho ze sezónních odběrů (Zalack et al., 2006).

Stejně jako na strukturu fytoplanktonu, rovněž na fyto-bentická společenstva mají velký vliv environmentální (abiotické) faktory. Na velkém datasetu fyto-bentických rozsivek (582 vzorků z celých USA) vysvětlil čistý vliv abiotických faktorů více než 50 % variability ve struktuře společenstev (Potapova & Charles, 2002). Obdobně mikrořasová společenstva mokřadů Severní Ameriky byla strukturována zejména vlivem abiotických faktorů – dostupností světla a živin (Zheng & Stevenson, 2006). Mezi hlavní abiotické faktory, vedle zejména sezónně determinované ozářenosti, teploty a turbidity, patří gradient trofie, tedy zejména koncentrace limitujících živin – fosforu, dusíku a křemíku (Hillebrand & Kahlert, 2001; McMaster & Schindler, 2005; Taniwaki et al., 2013). Zatímco druhovou bohatost epipelonu alpských jezer vysvětlila z 15 měřených parametrů prostředí nejlépe samotná koncentrace dusíku (dusičnany + dusitany), v případě struktury společenstva se k dusíku přidal ještě celkový fosfor a rozpuštěný organický uhlík (McMaster & Schindler, 2005). Dále je to gradient pH a s ním často provázané konduktivity (Charles et al., 2006; Nováková, 2007). Konduktivita průkazně ovlivňovala druhové složení fyto-bentosu rašelinných tůní (Machová-Černá & Neustupa, 2009). Obdobně strukturuje rozsivky v brakickém prostředí

³ α -diverzita je celková diverzita lokality

salinita (Majewska et al., 2012). Zatímco v případě fyto bentosu a metafytonu tropických mokřadů, tvořeného rozsivkami, měly na odlišnou strukturu společenstev větší vliv abiotické faktory, nežli faktory biotické (Ibarra et al., 2009), v případě fyto bentosu severských jezer se vliv abiotických faktorů projevilo pouze na biomase, a společenstva byla strukturována sezónní změnou predačního tlaku (Hillebrand & Kahlert, 2001).

Ať už probíhá výzkum fyto bentosu na lotických lokalitách (typicky dna říčních toků) nebo na nejrůznějších jezerních či mokřadních biotopech, většinou se více či méně potýká s fenoménem substrátu. Tím je myšlena ona značně heterogenní skládanka nejrůznějších substrátů (mikrobiotopů), kterou sladkovodní prostředí, obzvláště v případě bentálu, bezesporu představuje.

1.3 Mikrobioty a substrátová specifita

Pod pojmem mikrobiotop bývá ve studiích ekologie mikrořas obvykle myšleno prostředí s charakteristickým substrátem, které může i nemusí hostit specifické, s tímto prostředím, respektive substrátem, různě silně asociované společenstvo (Millie & Lowe, 1983; Lim et al., 2001; Soininen & Eloranta, 2004; Townsend & Gell, 2005; Pals et al., 2006; Wiklund et al., 2010). Pro pojmenování typu mikrobiotopu se pak mnohdy používá označení shodné s názvem jeho společenstva. „Epipelon“ tak může znamenat jak samotné společenstvo povrchu jemného sedimentu, tak tento mikrobiotop jako celek (Soininen & Eloranta, 2004). Ne všechna označení jsou však v případě této dosti košaté terminologie smysluplná. Přestože například dokážeme zmíněný epipelon dobře definovat a teoreticky ho odlišit od endopelonu, jehož druhy žijí uvnitř jemného sedimentu, v přírodě jejich hranici zřejmě nenajdeme (Pouličková et al., 2008). Jedná se tedy, tak jako v případě jakéhokoliv kategorizování, o „pomocné berličky“. U sladkovodních makrořas bývá mikrobiotop obvykle namísto substrátu vymezen na základě specifických biotických a abiotických faktorů (Vieira & Necchi, 2002; Carmona et al., 2009).

Společenstva mikrořas se mezi substráty (mikrobioty) mohou lišit v druhové bohatosti (Schneck et al., 2011; Ibarra et al., 2009; Veselá, 2009), celkové biomase (Morin, 1986; Neif et al., 2013) i struktuře (Leland 1995; Ibarra et al., 2009; Veselá, 2009), přičemž vliv mikrobiotopu může patřit k nejvýraznějším faktorům ovlivňujícím mikrořasové společenstvo (Machová-Černá & Neustupa, 2009; Veselá, 2009). Efekt vlivu mikrobiotopu bývá spojován s různými parametry, nejčastěji jimi jsou morfologie substrátu (nepřímý vliv), či jeho biotická (živá) povaha, jenž může zapříčinit komplikované vzájemné interakce (přímý

vliv). V neposlední řadě jsou bentické sedimenty přímým zdrojem živin, díky kterému je fyto-bentos zřejmě méně náchylný na oscilace koncentrací živin ve vodě nežli fytoplankton (Liboriussen & Jeppesen, 2003). Společenstva rozsivek vykazovala větší diverzitu ve fyto-bentosu nežli v metafytonu, tyto dva mikrobioty se navíc průkazně lišily v druhové bohatosti i struktuře společenstev (Ibarra et al., 2009). Ze 7 vzorkovaných substrátů ve studii bentických rozsivek vykazovaly nejpodobnější strukturu epilíton a epidendron, tedy substráty relativně hladké (Townsend & Gell, 2005). Hrubé, členité, či obecně více komplexní, tzv. „depoziční“ substráty, mohou hostit druhově bohatší fyto-bentická společenstva s jinými dominantami nežli substráty méně členité, relativně hladké, tzv. „erozivní“ (Archambault & Bourget, 1999; Potapova & Charles, 2005; Veselá & Johansen, 2009; Carpenter & Waite, 2000; Schneck et al., 2011). Společenstva bentických rozsivek byla druhově bohatší i diverznější na více členitých, depozičních substrátech (mech, sediment), nežli na substrátech relativně méně členitých, erozivních (dřevo, kámen) s „hladším“ povrchem (Veselá, 2009). Zatímco v případě studie Schneck et al. (2011) se jednalo o standardizované umělé substráty, které se opravdu lišily pouze ve své členitosti, ve studii Veselá (2009) mohla členitost pozitivně korelovat také s biotickou/abiotickou povahou substrátů.

Biotické substráty již ze své povahy vynikají, v porovnání například s povrchem ponořeného kamene, velkou dynamikou a nestabilitou. Typický a zřejmě nejčastější biotický substrát představují rostlinné povrchy hostící epifyton. Epifyton může vzhledem k ostatním zkoumaným mikrobiotopům vykazovat mnohem větší variabilitu a obrát („turnover“) druhů, a naopak nižší druhovou bohatost a vytrvalost společenstev (Soininen & Eloranta, 2004; Townsend & Gell, 2005; Majewska et al., 2012). To někteří autoři dávají do spojitosti s vyšším predaním tlakem zooplanktonu, jenž si zde rovněž hledá útočiště (Townsend & Gell, 2005). Tuto situaci lze ale spíše předpokládat ve vodách s vyšší denzitou planktivorních ryb, tedy obecně s vyšší trofíí. Živé povrchy zřejmě mohou fungovat jako důležitý zdroj živin (N, P, Si) pro asociovaný fyto-bentos (Kahlert & Pettersson 2002). Rostliny obecně uvolňují nejvíce živin během senescence a při následné dekompozici. Malé množství živin však některé taxony (např. řečanka, rdest, rákos) uvolňují také při aktivním růstu (Jørgensen, 1957; Cattaneo & Kalff, 1979; Riber et al., 1983; Moeller et al., 1988). Důležitost tohoto zdroje živin může jak negativně, tak rovněž, zcela neintuitivně, pozitivně korelovat s trofíí vod (Eminson & Moss, 1980; Kahlert & Pettersson 2002). To si autoři vysvětlují větším vlivem interních procesů probíhajících v rámci slizové vrstvy epifytonu.

Vedle živin však některá vodní makrofyta (*Elodea*, *Myriophyllum*, *Sphagnum*) či makrořasy (*Chara*) uvolňují alelopatické či jinak pro mikrořasy nepříjemné látky. V tomto

konkurenčním boji jde zejména o světlo (Roberts et al., 2003; Asaeda et al., 2004; Tóth, 2013) a živiny (Lüring et al., 2006). Například stolístek (*Myriophyllum verticillatum*) obsahuje polyfenolické látky, které výrazně inhibují růst sinic (Hilt et al., 2006). Rašeliníky (*Sphagnum* spp.) jsou známí ekosystémoví inženýři, vytvářející kyselé, na živiny chudé a mnohdy anoxické a chladné prostředí (Van Breemen, 1995). Mimo jiné jim v tom pomáhají polyuronové kyseliny obsažené v buněčných stěnách. Ty fungují jako iontoměniče, neboť z vody vychytávají volné kationty a naopak uvolňují H^+ , čímž okolní prostředí značně okyselují (Richter & Dainty, 1989). Dále některé druhy rodu *Chara* ovlivňují chemismus vody vysrážením $CaCO_3$ (Talling & Parker, 2002) a zároveň produkcí lipofilních sloučenin s alelochemickou aktivitou vůči sinicím, nikoliv však eukaryotickým řasám (Berger & Schagerl, 2004). Není poté překvapením, že struktura fyto bentosu může záviset na složení a densitě makrofyt či makrořas (Leland, 1995; Cejudo-Figueiras et al., 2010).

Naprostou specifickým rostlinným substrátem jsou masožravé rostliny z čeledi bublinatkovitých (Utriculariaceae), například *Utricularia* spp. nebo *Genlisea* spp. Jejich biomasa může být až z 50 % tvořena lapacími měchýřky (Friday, 1992). Bublinatky zřejmě díky pozitivní zpětné vazbě při získávání živin často dominují v mělkých oligotrofních vodách (Ulanowicz, 1995). Jejich epifyton, se kterým si konkurují o světlo i živiny, může být na druhou stranu velmi výhodnou „zahrádkou“. Ta poslouží jako „návnada“ a potravní zdroj pro zooplankton, a tak ve výsledku bublinatka zprostředkovává využití jako zdroj živin rovněž svého konkurenta (Ulanowicz, 1995). Detailní rozbor obsahu lapacích měchýřek odhalil dále velké množství pohlceného fytoplanktonu, ten však nejspíše nedokáže spustit lapací mechanismus sám, a je tak zřejmě pohlcován pasivně se zooplanktonem (Alkhalaf et al., 2009). Řada fytoplanktonních druhů ale dokáže v kyselém prostředí měchýřek přežít, a teoreticky tak kompetovat s bublinatkou o živiny (Płachno & Wołowski, 2008).

Existují však rovněž studie, ve kterých vliv mikrobiotopu (substrátu) zaznamenaný nebyl. S tímto souvisí „Hypotéza neutrality substrátů“ (Cattaneo & Kalff, 1979; Morin, 1986; Blindow, 1987; Cejudo-Figueiras et al., 2010). Substrát, zejména rostlinný, by podle této hypotézy neměl mít na strukturu společenstva žádný přímý (umírněná hypotéza) ani nepřímý vliv, právě skrze svoji odlišnou morfologii. Například struktura epifytonu na stolístku (*Myriophyllum heterophyllum*) a jeho věrných plastických napodobeninách se průkazně nelišila (Morin, 1986). Obdobně se na přírodních a umělých rdestech (*Potamogeton richardsonii*) nelišila biomasa a primární produkce epifytonu (Cattaneo & Kalff, 1979). Ve studii epifytických rozsivek na 5 různých rodech makrofyt nebyl rovněž zaznamenan rozdíl ve složení společenstev (Siver, 1977). Rozdíly ve struktuře společenstev rozsivek v rámci

jednoho typu substrátu byly dokonce větší, nežli při porovnání substrátů mezi sebou (Millie & Lowe, 1983). Konečně epifyton dvou morfologicky odlišných tropických makrofyt vykazoval stejné sezónní trendy druhové bohatosti i diverzity, avšak odlišný trend celkové biomasy (Neif et al., 2013). Tento trend však jasně souvisel s rozdílnou ekologií makrofyt (submerzní nebo částečně emerzní) a hydrologickým režimem. Ač ve prospěch „Hypotézy neutrality substrátů“ hovoří jasná menšina studií, není tato problematika zdaleka vyřešená, což má své konsekvence, vedle primárního výzkumu, rovněž v aplikované sféře, tedy například v biomonitoringu stavu sladkovodního prostředí (Potapova & Charles, 2005).

Pakliže má substrát na formování společenstev mikrořas vliv, odhalí autoři téměř v každé studii několik substrátově specifických taxonů. Tyto výsledky však mohou být značně matoucí. Bývají totiž založené na vzácných druzích s několika nálezy, či na vzorcích pouze v rámci jedné lokality při zanedbání vlivu sezóny a bez porovnání se známou ekologií těchto „substrátových specialistů“, kteří již mohou být známí také z jiných mikrobiotopů (Townsend & Gell, 2005). Typickým příkladem jsou 2 studie zaměřené na prostorovou heterogenitu společenstev fyto-bentických rozsivek jezer z arktické části severní Kanady, jejichž autoři navíc použili stejnou metodiku odběru vzorků (Douglas & Smol, 1995; Lim et al., 2001). V obou studiích vzorkovali 3 stejné mikrobiotopy (mech, kámen, sediment) a shodně nejvíce substrátových specialistů hostil vždy sediment (epipelon). Substrátoví specialisté se však na druhové (z části ani rodové) úrovni mezi studii nepřekrývaly. Zdá se tedy, že spíše nežli o substrátové specifitě by minimálně v případě studia bentických mikrořas při zanedbání vlivu sezóny bylo vhodnější hovořit o substrátových preferencích. Druhově velmi bohatý epipelon, hostící 37 % „substrátových specialistů“, zaznamenali ve své studii bentických řas Oregonu rovněž Carpenter & Waite (2000). Jejich vysvětlení v podobě epipelonu, depozičního mikrobiotopu, coby „knihovny druhů“ z různých okolních mikrobiotopů, podporují výsledky řady dalších autorů (Lim et al., 2001; Weilhoefer & Pan, 2006; Veselá, 2009). Navíc při porovnání tří bentických mikrobiotopů vykazoval právě epipelon nejnižší obrát („turnover“) druhů (Soininen & Eloranta, 2004).

Na otázku, zda rozdílné substráty budou hostit rozdílná společenstva a substrátové specialisty, tak dosud neznáme jednoznačnou odpověď ani u nejstudovanější skupiny řas, kterou jsou rozsivky (Bacillariophyceae). To může mimo jiné souviset se zvolenou prostorovou či časovou škálou (Stevenson, 1997) - viz výše zmíněná rozdílná struktura společenstev již na měřítku centimetrů až metrů (Machová-Černá & Neustupa, 2009) či výrazná sezónní dynamika některých fyto-bentických druhů (Zalack et al., 2006). Vliv mikrobiotopu tak například nemusí „překročit“ hranici individuální vodní plochy (Pals et al.,

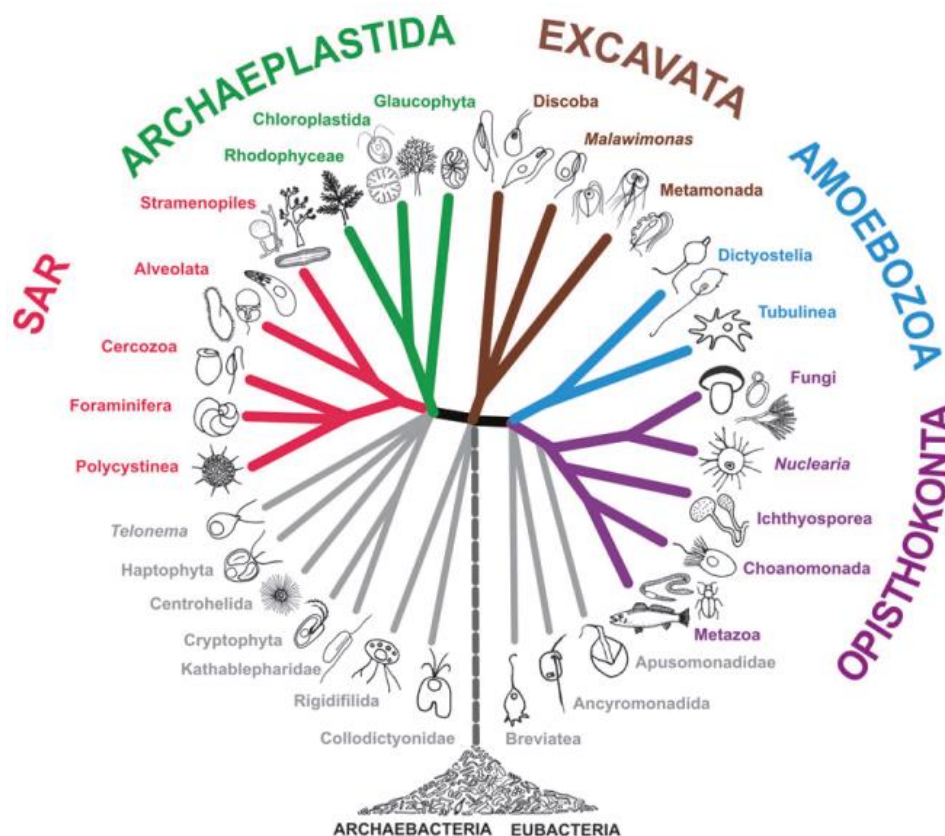
2006). Autoři této poslední studie navíc nezjistili spojitost mezi odlišením mikrobiotopů a jejich morfologií či známým vlivem na chemismus prostředí. Vliv mikrobiotopu tak podle nich může souviset s konkrétními lokálními specifiky prostředí. Konečně při srovnávání jakýchkoli patternů napříč lokalitami je třeba počítat mimo měřitelných faktorů se značně specifickou a individuální historií každé lokality.

1.4 Fytoplanktonní bičíkovci

Fytoplanktonní bičíkovci jsou ekologicky definovanou funkční skupinou řas, potažmo protist. Jejich společnými charakteristikami jsou schopnost fotosyntetizovat a přítomnost aspoň jednoho, nejčastěji však dvou bičíků. Přestože je název skupiny trochu zavádějící, setkáme se s nimi v planktonním i bentickém prostředí (Zalack et al., 2006; Zheng & Stevenson, 2006). Z taxonomického hlediska se jedná o polyfyletický konglomerát. Jeho zástupce najdeme mezi několika vývojovými liniemi Eukaryot. Hlavní skupiny sladkovodních fytoplanktonních bičíkovců jsou krásnoočka (Euglenophyceae), patřící do linie Excavata, dále zelené řasy (Chlorophyceae), patřící do linie Archaeplastida, zlativky (Chrysophyceae) a obrněnky (Dinophyceae), patřící do linie SAR a skrytěnky (Cryptophyceae). Ty byly ještě nedávno, spolu se skupinou Haptophyta, řazené mezi Hacrobia. Nyní se považují za „incertae sedis“ taxon (obr. 1). Zatímco Haptophyta budou nejspíše sesterskou linií SAR, Cryptophyta by mohla být sesterská k Archaeplastida (Burki et al., 2012).

Fytoplanktonní bičíkovci patří mezi významné primární producenty vodních ekosystémů. Nanofytoplankton (zejména Haptophyta) zajišťuje přibližně 44% primární produkce oceánů a moří (Uitz et al., 2010), přičemž ta představuje necelou polovinu primární produkce celé planety (Townsend et al., 2010). Ve sladkých vodách mohou fytoplanktonní bičíkovci tvořit dominantní složku fytoplanktonu zejména v oligotrofních (Watson, 1997; Negro et al., 2000), na huminové látky bohatých (Croome & Tyler, 1988; Ilmavirta, 1988), mělkých (Talling & Parker, 2002; Pihart et al., 2007) a obecně menších lentických ekosystémech, kde je vlivem vyvinuté pobřežní vegetace omezeno míchání vody (Borics et al., 2003; Crossetti & Bicudo, 2008). Tyto závěry korespondují s nově se etablující „Funkční klasifikací sladkovodního fytoplanktonu“ (Reynolds et al., 2002; Padisák et al., 2009), jež čerpá inspiraci z curyšsko-montpeliérské klasifikace terestrické vegetace. Pro každou vyčleněnou funkční asociaci fytoplanktonu existují diagnostické taxony, převážně druhy a rody. Zahrnuté taxony fytoplanktonních bičíkovců spadají převážně do asociací charakteristických pro mezo-eutrofní rybníky a menší mělká jezera, někdy obohacená o

organické živiny či typická nízkým predačným tlakem zooplanktonu. V prípade mixotrofných bičíkovců, zejména zlatívek (Chrysophyceae), se jedná o vody oligotrofní (Isaksson et al., 1999).



Obr. 1 Fylogeneze eukaryot, zobrazeny jsou hlavní vývojové linie, šedě incertae sedis taxony. Převzato ze studie Adl et al. (2012).

Pro poměrně svobodné a relativně rychlé nalezení optimálních životních podmínek ve vodním 3D prostředí slouží těmto organismům bičík a s ním někdy asociovaný světločivný aparát. Fytoplanktonní bičíkovci mají často kapkovitý, hydrodynamický tvar buňky, což jim na jednu stranu dává výhodu v podobě nízkého odporu vody při pohybu, na druhou stranu je však případné udržení se v určité vrstvě vodního sloupce vzhledem k nejrychlejší sedimentaci stojí více energie (Padisák et al., 2003). U *Cryptomonas marssonii* bylo zjištěno, že v létě při migraci do hlubších, na živiny bohatších vrstev, překonává klidně gradient 14°C (Jones, 1988). Skrytěnky jsou také obecně úspěšnou skupinou v prostředí, kde zástin pobřežní vegetací vytváří dynamickou mozaiku stinných a slunných míst (Borics et al., 2003).

Svým nositelům přináší bičík potenciálně velkou kompetiční výhodu zejména ve vodách, které se nemíchají, dále ve vodách s protichůdnými gradienty (typicky světla a živin),

či obecně ve více heterogenním prostředí s mozaikovitě rozloženými zdroji, jakým může být například litorál (Ilmavirta, 1988; Sommer et al., 1988; Watson, 1997; Reynolds et al., 2002; Talling & Parker, 2002; Borics et al. 2003; Padisák et al., 2009). Tato výhoda se ve výsledku projeví dominancí některých bičíkatých taxonů či převažujícím podílem bičíkovců na celkové biomase fytoplanktonu. Například téměř výhradně sladkovodní rod *Uroglena* je mimo jiné typickou dominantou oligo-mezotrofních jezer, ve kterých jsou živiny v horní vrstvě vody vyčerpány, a je nutné pro ně migrovat do hlubších a méně prosvětlených vrstev (Anneville et al., 2005; Padisák et al., 2009). Obdobně dominantou klidných mělkých říčních delt bývají drobné druhy obrněnek a skrytěnek, které si umějí poradit s trade-off mezi ozářeností a množstvím živin (Hall & Paerl, 2011).

Jelikož je problematika mikrobiotopů obecně zkoumána zejména na modelové skupině rozsivek (Bacillariophyceae), potažmo celém fyto-bentosu, avšak na lokalitách, na kterých tvoří fytoplanktonní bičíkovci minoritní složku, a dále jelikož se výzkum diferenciací společenstev fytoplanktonních bičíkovců téměř výhradně zaměřuje na pelagické (planktonní) prostředí, je časo-prostorová diferenciací fytoplanktonních bičíkovců v kontextu bentického prostředí a zejména problematiky mikrobiotopů dosud málo prozkoumána. Navíc lze předpokládat, že tyto velmi dobře pohyblivé organismy budou v bentickém prostředí podléhat „efektu knihovny druhů“ (Carpenter & Waite, 2000) v mnohem menší míře.

1.5 Cíle práce a hypotézy

K výzkumu časo-prostorové diferenciace společenstev mikrořas v bentickém i pelagickém prostředí lentických ekosystémů byla zvolena modelová skupina fytoplanktonních bičíkovců. V souvislosti s výše uvedenou problematikou a naším stupněm poznání si v této studii kladu následující otázky:

1) Jaká je časová dynamika a prostorová heterogenita společenstev fytoplanktonních bičíkovců na lokálním měřítku litorálu individuální vodní plochy? Zajímá mě porovnání vlivu sezóny (času), prostoru a abiotických („environmentálních“) faktorů na druhovou bohatost a strukturu společenstev.

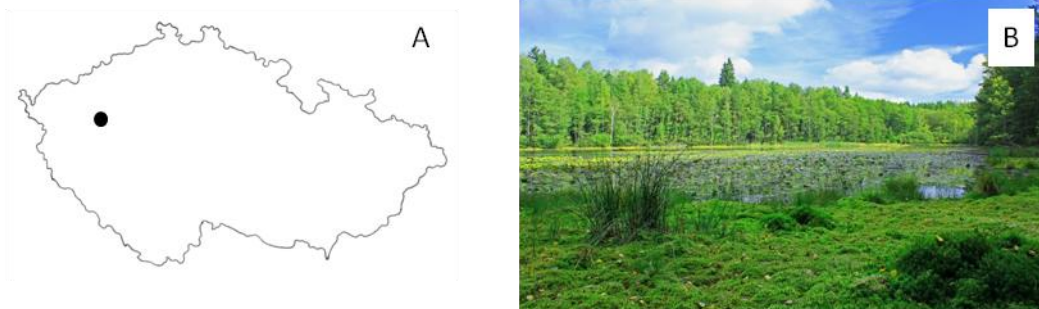
2) Funguje mikrobiotop jako výrazný faktor ovlivňující litorální společenstva fytoplanktonních bičíkovců, nebo má efekt vlivu mikrobiotopu spíše neutrální charakter? Zajímá mě jak „hrubé“ porovnání planktonu, metafytonu a epipelonu, tak porovnání konkrétních substrátů. Dále mě zajímají případné charakteristické trendy druhové bohatosti a struktury společenstev napříč mikrobiotopy.

3) Existují u fytoplanktonních bičíkovců substrátové preference či specificita? Pokud ano, projevují se pouze na druhové úrovni, nebo jsou patrné také v rámci rodů či vyšších taxonomických jednotek? V souvislosti se substrátovými preferencemi mě dále zajímá, zda se jedná o celoroční či pouze sezónní záležitost.

2 Materiál a metody

2.1 Charakteristika studované lokality

K výzkumu časo-prostorové diferenciacie společenstev fytoplanktonních bičíkovců zaměřenému na vliv mikrobiotopů byla zvolena lokalita Horní rybník v PR Rybníčky u Podbořánek (obr. 2). Rezervaci nalezneme v západním výběžku okresu Rakovník přibližně 1 km jihozápadně od obce Podbořánky (50°02'35''s.š., 13°26'28''v.d.). Tato mezotrofní lokalita (Mudrák et al., 2005) s mělkým litorálem vyniká bohatostí nejrůznějších mikrobiotopů (rostlinných i jiných substrátů). Jižní břeh je převážně stinný, porostlý převládajícím rašeliníkem (*Sphagnum* spp.) a obklopený vzrostlou kulturní smrčtinou. Severní břeh je naopak slunečný, břehy porůstají olšiny. Rybník je silně zazeměný, funguje v otevřeném režimu a je protékán Mladotickým potokem. Hloubka zkoumaného litorálu nepřevyšuje 1 m. Lokalita není hospodářsky využívána (Mudrák et al., 2005).



Obr. 2 Zájmová lokalita Horní rybník v PR Rybníčky u Podbořánek, **A** – poloha lokality na mapě ČR, **B** – pohled z jižního břehu porostlého rašeliníkem (*Sphagnum* spp.).

PR Rybníčky u Podbořánek byla vyhlášena r. 1990. Rozkládá se na ploše 21,93 ha, z toho 1,3 ha připadá na vodní plochu Horního rybníka. Území rezervace se nachází v nadmořské výšce 470 – 496 m n. m., přičemž hladina Horního rybníka dosahuje nadmořské výšky přibližně 480 m n. m. Předmětem zdejší ochrany přírody jsou společenstva rašeliníšť, vlhkých luk a mokřadů, a dále vodní a lesní společenstva s výskytem vzácných a ohrožených druhů (Mudrák et al., 2005). Z vodních a mokřadních cévnatých rostlin místy dominují litorálu Horního rybníka d'áblík bahenní (*Calla palustris*) a bublinatka jižní (*Utricularia australis*), volné vodě potom kriticky ohrožený leknín bílý (*Nymphaea alba*) a jeho

růžovokvěté vysazené kultivary. Z makrořas porůstají dno výrazné nárosty parožnatek (*Chara* sp.).

Z hlediska klimatických poměrů patří studované území do oblasti MT4, která je charakteristická krátkým, mírným, suchým až mírně suchým létem, krátkým přechodným obdobím s mírným jarem a podzimem, a zimou, jež je normálně dlouhá, mírně teplá a suchá s krátkým trváním sněhové pokrývky (Quitt, 1971). Studované území bezprostředně sousedí s oblastí MT11. V oblasti MT11 se nachází nejbližší měřicí meteorologická stanice (Plzeň), jejíž data jsou volně dostupná na internetu (<http://www.wunderground.com>). Z hlediska fyto geografického členění zájmové území náleží do Jesenicko-rakovnické plošiny v rámci oblasti Mezofytika (Kaplan, 2012).

2.2 Odběry vzorků a terénní měření

V rámci této studie probíhaly jednak pravidelné sezónní odběry, dále byl v posledním roce studie uskutečněn jeden plošný odběr s cílem ovzorkovat maximální množství mikrobiotopů na zkoumané lokalitě. Tento kombinovaný design studie by tak měl umožnit co nejlépe posoudit vliv jednotlivých faktorů na časo-prostorovou diferenciaci společenstev fytoplanktonních bičíkovců.

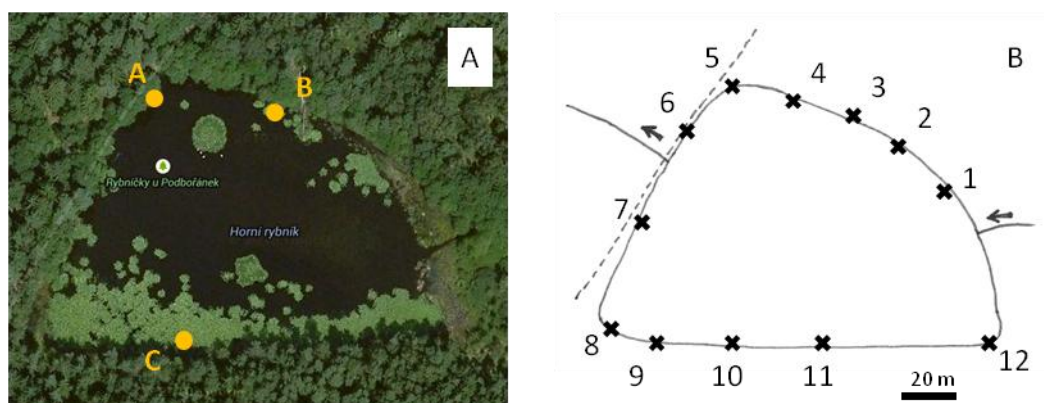
2.2.1 Sezónní odběry

Pravidelné sezónní odběry probíhaly v letech 2010 až 2012. Vzorky byly vzhledem k charakteristickému střídání ročních období v mírném podnebném pásu odebírány 4x ročně, vždy na jaře (duben), v létě (koncem června), na podzim (listopad) a v zimě (únor), přibližně v poledne. Pro účel studie byla vytyčena 3 odběrová místa v litorálu rybníka (obr. 3). Odběrové místo (OM) mělo plochu přibližně 1m². Na každém OM byly odebírány vzorky společenstev fytoplanktonních bičíkovců ze třech typů mikrobiotopů – „plankton“, „epipelon“ a „metafyton“ (Nováková, 2007).

Plankton byl odebírán pomocí planktonní sítě („planktonky“) s velikostí ok 20 µm. Ta byla před každým odběrem vždy pečlivě propláchnuta. Vzorky metafytonu i epipelonu byly odebrány a smíchány vždy z 3 míst v rámci OM s cílem co nejlépe zachytit společenstvo daného OM. Vzorek metafyton byl získán vyždímáním směsi jemných submerzních částí vegetace - kořínky, jemné lodyhy a listy, mechové rostlinky, do sucha s následným promytím a zopakováním (Coesel 1982, Neustupa et al., 2012). K odběru vzorků epipelonu mělkeho

dna (cca 10-30 cm) sloužila plastová injekční stříkačka o objemu 10 ml. Odsávány byly jemné čerstvé usazeniny zejména z povrchu napadaného ponořeného listí. Vzorky byly odebrány do 50 ml a 100 ml průhledných plastových lahvíček. Každý vzorek byl rozdělen na 2 poloviny. První část byla ihned přemístěna do chladicího boxu, ve kterém byla skladována až do návratu na algologické pracoviště (3-6 hodin). Chladicí box sestával z izolační polystyrenové bedny s víkem a chladících zmražených gelů. Druhá část vzorku byla fixována Lugolovým roztokem (přibližně 3-5 kapek) a sloužila jako záloha.

Na každém OM proběhlo měření základních abiotických faktorů - pH, konduktivity a teploty vody ve vrchní vrstvě, cca 10 cm pod hladinou, pomocí přístroje WTW 340i (WTW GmbH, Weilheim, Germany), naměřené hodnoty jsou uvedeny v Příloze 1. Fixované vzorky byly pravidelně kontrolovány a v případě nutnosti se vzhledem k rozkladu fixačního činidla Lugolův roztok dokapal.



Obr. 3 Poloha odběrových míst na lokalitě Horní rybník v PR Rybníčky u Podbořánek, **A** – sezónní odběry, **B** – jednorázový plošný odběr. Mapový podklad: www.google.com/maps.

2.2.2 Jednorázový plošný odběr

Plošný odběr proběhl 27. září 2013. Podařilo se ovzorkovat celkem 11 typů mikrobiotopů, tedy plankton a 10 konkrétních substrátů. Epipelon byl odebrán z povrchu 1) bahnitého dna a 2) spadaného ponořeného listí. Metafyton byl odebrán z 3) bublinatky jižní (*Utricularia australis*), 4) kořínků d'áblíku bahenního (*Calla palustris*), 5) parožnatky (*Chara* sp.), 6) mechových porostů (ne však rašeliník), 7) rašeliníků (*Sphagnum* spp.), 8) vláknitých řas (dominantní rody *Spirogyra* a *Microspora*) a 9) listů zevaru (*Sparganium* sp.), a konečně epifyton z 10) růžovokvětých kultivarů leknínu bílého (*Nymphaea alba*). Epifyton byl odebrán seškrabáváním pomocí zubního kartáčku z řapíku a spodní strany listu. Ostatní typy

mikrobiotopů byly odebírány metodami popsanými v předešlé podkapitole. V případě metafytonu se však již nežádimala celá směs rostlin z daného OM jako v případě sezónních odběrů. Vzorky byly ihned fixovány Lugolovým roztokem (přibližně 3-5 kapek).

Každý typ mikrobiotopu byl odebrán 5x, pouze v případě vláknitých řas (3 vzorky) a mechového porostu nesestávajícího z rašeliníků (1 vzorek) se pro jejich nedostatečné zastoupení v litorálu rybníka nepodařilo odebrat 5 vzorků. Vzorky pocházely z celkem 12 OM (obr. 3). Vzhledem k tomu, že předběžné analýzy nepotvrdily výraznější vliv OM na strukturu společenstva (viz dále), nebyl plošný odběr designován na porovnání vlivu konkrétního OM, ale pouze severního a jižního břehu. Větší vzdálenost od sebe v případě OM 1, 12 a 11 byla dána extrémně mělkým (cca 5 cm), bahnitým a tudíž i špatně přístupným litorálem s minimem makrofyt. V této části rybníka byl asi nejzřetelněji patrný nižší stav vody oproti předchozím sezónním odběrům, který byl zapříčiněn poškozenou prosakující hrází (ústní sdělení místního občana). Na každém OM proběhlo opět měření základních abiotických faktorů - pH, konduktivity a teploty vody ve vrchní vrstvě, cca 10 cm pod hladinou, pomocí přístroje WTW 340i (WTW GmbH, Weilheim, Germany), naměřené hodnoty jsou uvedeny v Příloze 2. Fixované vzorky byly pravidelně kontrolovány a v případě nutnosti se vzhledem k rozkladu fixačního činidla Lugolův roztok dokapal. Přesto bohužel muselo být 5 vzorků ze studie vyřazeno. Tyto vzorky zřejmě vzhledem k vysokému obsahu organického materiálu, který se mohl například vlivem metody „ždímání“ z rostlinného substrátu uvolnit, i přes fixaci podlehly rozkladným procesům.

2.3 Zpracování vzorků

Vzorky z pravidelných sezónních odběrů byly zpracovány metodami světelné a elektronové mikroskopie. Použití transmisní elektronové mikroskopie je nutné pro správnou determinaci naprosté většiny zlativek s křemičitými šupinami – „šupinatých chrysomonád“ (Chrysophyceae). Taxonomie této skupiny je založená na základě druhově specifické ultrastruktury šupin, jež pokrývají buňku (Kristiansen & Preisig, 2007). Vzhledem k velké časové náročnosti zpracování vzorků metodami elektronové mikroskopie a možnému „efektu knihovny druhů“ (viz dále) byly vzorky z plošného odběru zpracovány pouze metodami světelné mikroskopie.

2.3.1 Světelná mikroskopie (LM)

Nefixované vzorky živých řas byly v otevřených lahvičkách vždy ihned po návratu z terénních odběrů umístěny do lednice s prosklenými dveřmi. Tímto se zajistila co nejdelší „čerstvost“ vzorku. Bezprostředně poté byly tyto vzorky prohlíženy ve světelném mikroskopu Olympus CX 31 při zvětšení 100x až 1000x za účelem determinace a kvantifikace druhů. Vzorky byly vždy zpracovány do 48 hodin od návratu z terénního odběru. K determinaci druhů byly použity standardní určovací klíče a monografie (Ettl, 1983; Starmach, 1985; Popovský & Pfiester, 1990; Wołowski & Hindák, 2005; Ciugulea & Triemer, 2010), v případě skrytěk a krásnooček také odborné taxonomické články (Hoef-Emden & Melkonian, 2003; Hoef-Emden, 2007; Kosmala et al., 2007; Linton et al., 2010). Abundance druhů byla odhadována za využití čtyřstupňové semikvantitativní stupnice (tab. 1). Každý vzorek byl prohlížen ve 3-5 preparátech. Mikroskopie vzorků s živými bičíkovci usnadnila determinaci některých taxonů. Jednak bylo možné pozorovat charakteristický pohyb a tvarové změny buňky (např. metabolie krásnooček). Zároveň se u nefixovaných řas lépe pozorovala jejich vnitřní struktura a charakteristicky zbarvené plastidy (např. *Gymnodinium aeruginosum*). Nevýhodou naproti tomu byla nutnost rychlého zpracování nefixovaných vzorků. Vzorky z 1. odběrů zpracovávané metodami LM byly z následných statistických analýz vyloučeny, neboť byly vlivem předem neodzkoušené metodiky, odlišné od výše uvedených, zpracovány chybně.

Tab. 1 Semikvantitativní stupnice použité pro vyjádření abundancí druhů během sezónních odběrů. % se počítají z 300 seterminovaných šupin na vzorek.

semikvant. abundance	popis	cca buněk LM	% šupin TEM
0	absence	0	0
1	"vzácný"	méně než 5	méně než 2
2	"hojný"	5 až 100	2 až 30
3	"dominanta"	více jak 100	více jak 30

V případě plošného odběru by již nebylo možné zpracovat zavčas tak velké množství živých vzorků, proto byly tyto ihned po odběru rovnou fixovány. Vzorky byly prohlíženy v mikroskopu Olympus CX 31. Jelikož se však jednalo o společenstva fytoplanktonních bičíkovců ze stejné lokality, na kterých již dva roky tento výzkum probíhal, nepůsobila determinace druhů z fixovaných vzorků větší problém. V každém vzorku bylo počítáno a

determinováno prvních 200 buněk (Neustupa et al., 2012). Početnost zjištěných druhů pak byla vyjádřena jejich relativní abundancí ve vzorku. Zástupci šupinatých chrysomonád, kromě druhu *Mallomonas caudata*, který lze spolehlivě identifikovat i ve světelném mikroskopu, byli určováni pouze do rodu.

2.3.2 Transmisní elektronová mikroskopie (TEM)

Před samotnou přípravou vzorků pro TEM bylo nutné potáhnout elektronmikroskopické měděné síťky formvarovou blankou. Nejprve se v roztoku Tritonu, detergentu, (3 kapky na 50 ml destilované vody) odmastila podložní sklička. Ta se dala sušit a po úplném vyschnutí se ponořila na 4 minuty do 0,3% roztoku formvaru v chloroformu. Následně se formvarová vrstva nechala 3 minuty tvrdnout. Poté se pomocí skalpelu odřízla blanka po obvodu, přibližně 2 mm od kraje sklička. Aby se blanka snáze odloupala, ponořilo se celé skličko na 3-5 s do 1% roztoku kyseliny fluorovodíkové (HF). Následně se skličko pomalu svisele nořilo do široké misky s destilovanou vodou, přičemž pomalu se odlupující obdélníková blanka zůstala na hladině. Na blanku se posléze kladly síťky matnou stranou dolů až do jejího zaplnění. Síťky se nesměly překrývat. Následně se blanka se síťkami přiklopila proužkem papíru. Poté, co celý proužek papíru nasál vodu, byl opatrně i s blankou přemístěn na čisté podložní skličko, síťkami navrch. Proužek byl po stranách ke skličku přilepen lepicí páskou. Každé skličko bylo následně umístěno do vlastní uzavřené Petriho misky, ve které vysychalo. Na závěr se jednotlivé síťky pomocí ostré špičky pinzety vyřízly.

Po návratu z terénních odběrů byly nenafixované, přirozenou sedimentací zahuštěné, vzorky živých řas nakapány na předpřipravené elektronmikroskopické měděné síťky s formvarovou blankou. Nakapané vzorky na síťkách následně vysychaly (přes noc) v uzavřených Petriho miskách. Poté proběhlo promytí síťek, každá vždy v 5 větších kapkách destilované vody po dobu 3-5 minut v jedné kapce. Promyté síťky byly opět vysušeny a uchovávány v „gridboxu“ (Slide-A-Grid™ Storage Box, SPI Supplies and Structure Probe, Inc., West Chester, USA). V případě, že se příprava preparátu nezdařila, typicky na síťkách nebyl dostatečný počet na formvarové blance nalepených šupin, proběhla příprava nových preparátů z fixovaných vzorků. Vzorky z 3. a 5. odběru bohužel musely být z analýz vyloučeny, neboť se ani opakovaným „dokapáváním“ nepodařilo připravit preparáty s dostatečným množstvím šupin.

Mikroskopie probíhala na přístroji TEM JEOL 1011 v Laboratoři elektronové mikroskopie na PřF UK. Vzorky byly pozorovány při zvětšení 3500-30000x. Fotografie

druhově specifických šupin pro pozdější přesnou determinaci druhů byly pořizovány pomocí CCD kamery Veleta a speciálního softwaru (Olympus Soft Imaging Solution GmbH, Münster, Germany). Samotné vzorky vypadaly tak, že přes sítku byly volně rozesety jednotlivé šupiny, naprosto výjimečně jejich shluky či celé zachovalé buňky. V každém vzorku bylo počítáno prvních 300 nalezených šupin. V případě nálezu shluku šupin či celé zachovalé buňky byl tento nález započítán jako 5 šupin. Počet šupin na buňku vykazuje variabilitu jak v rámci druhu, tak rovněž mezidruhově (Siver, 1991). Abundance druhů proto byly následně aproximovány z počtu jejich šupin za využití semikvantitativní stupnice (tab. 1). K determinaci druhů na základě druhově specifické ultrastruktury šupin byly použity monografie a odborný článek (Asmund & Kristiansen, 1986; Kristiansen & Preisig, 2007; Němcová et al., 2013).

2.4 Statistická analýza dat

Pro statistické hodnocení dat bylo použito celkem 164 vzorků ve třech sadách. Z toho 115 vzorků náleželo do dvou sad ze sezónních odběrů. Konkrétně 62 vzorků bylo zpracováno pomocí světelné mikroskopie (LM-vzorky), 53 vzorků bylo zpracováno pomocí elektronové mikroskopie (TEM-vzorky). Poslední sadu tvořilo 44 vzorků z jednorázového odběru zpracovaných ve světelném mikroskopu. V případě sezónních odběrů byla vzhledem k odlišné metodice zpracování a charakteru vzorků, zejména odlišné kvantifikaci taxonů, statisticky zhodnocena každá sada zvlášť (LM-vzorky, TEM-vzorky). Ke statistickým analýzám a vizualizaci dat bylo využito programů Microsoft Office Excel 2007, PAST - ver. 2.17c (Hammer et al., 2001), R - ver. 3.0.1 (R Development Core Team, 2010) a Canoco for Windows 5 (ter Braak et Šmilauer, 2002).

2.4.1 Data o druhové bohatosti

Data o druhové bohatosti (počty druhů ve vzorcích) byla pro porovnání zastoupení jednotlivých skupin fytoplanktonních bičíkovců vizualizována pomocí jednoduchých sloupcových grafů v programu Microsoft Office Excel. Poté byla zkoumána normalita dat za účelem zvolení správných, parametrických či neparametrických testů. Normalita dat byla testována Shapiro-Wilkovým testem normality v programu R. Vzhledem k tomu, že data o druhové bohatosti (LM-vzorky) neměla normální rozložení (Shapiro-Wilk test, $p = 0,014$), byly ve statistických analýzách těchto dat použity neparametrické alternativy klasických

parametrických testů. Ty, na rozdíl od parametrických testů, nezávisí na rozložení dat (nepočítají s průměrem), místo toho využívají pořadí (např. medián).

V případě ostatních dat o druhové bohatosti (TEM-vzorky, vzorky z plošného odběru) sice nebyl předpoklad normality dat narušen ($p = 0,088$; respektive $p = 0,199$) přesto byla tato data testována parametrickými i neparametrickými testy. Vzhledem k tomu, že výsledky neparametrických testů byly kongruentní s parametrickými, pouze hladina významnosti byla nepatrně nižší, jsou z důvodu lepší srovnatelnosti výsledků všech třech datových sad uvedeny pouze výsledky neparametrických testů. Z neparametrických testů byl k porovnání dvou výběrů použit Mann-Whitneyho test v programu PAST, k porovnání více než dvou výběrů poté Kruskal-Wallisův test v programu R. Obdobně z testů parametrických to byl dvouvýběrový t-test a ANOVA v programu R. K vizualizaci otestovaných výběrů, tedy hladin zkoumaného faktoru ve vztahu k druhové bohatosti, byly využity klasické krabicové grafy („boxploty“), s vyznačenými odlehlými hodnotami a signifikancemi, zkonstruované v programech R a PAST.

Vliv jednotlivých faktorů na druhovou bohatost byl testován pomocí permutační MANOVY implementované ve funkci Adonis (Oksanen et al. 2011). Ta je součástí programového balíku Vegan k programu R. Tato metoda umožnila zjistit proporci vysvětlené variability (koeficient determinace R^2) každého faktoru zvlášť (čistý vliv) i jejich provázanost (společný vliv) a otestovat jejich signifikanci. Rozklad variability se v ekologii velmi často používá zejména k rozlišení vlivu času, prostoru a enviromentálních proměnných (Anderson & Gribble, 1998; Neustupa et al., 2012; Svoboda et al., 2014). Funkce Adonis umožňuje vytvořit několik modelů s různým pořadím faktorů, přičemž vždy s poslední pozicí faktoru je zjištěn jeho čistý vliv, tedy proporce variability v datech, jež je vysvětlená čistě tímto faktorem. Standardně bylo použito 999 permutací, respektive 9999 permutací pro kontrolu, výsledky byly shodné. Permutační MANOVA pracuje se dvěma maticemi. Tou první je tzv. „matice podobnosti vzorků“, kterou si spočítá z původních vstupních dat (matice druhů) na základě zvoleného distančního či podobnostního indexu. V případě dat o druhové bohatosti (počty druhů) byla k jejímu vypočtení zvolena základní euklidovská metrika. Ta počítá podobnost dvojice vzorků jako vzdálenost analogicky Pythagorově větě a přeponě v pravoúhlém trojúhelníku (Jarkovský et al., 2012). Druhá matice obsahuje typicky charakteristiky prostředí. Proporce variability vysvětlené vlivem jednotlivých faktorů byly znázorněny pomocí Vennových diagramů (Neustupa et al., 2012). Uspořádání kruhů, z nichž každý reprezentuje celkový vliv jednoho z faktorů i s kovariátami, pomocí diagramu

umožňuje zobrazit jak čistý vliv jednotlivých faktorů, tak i společný vliv dvojice či trojice faktorů.

Vztah jednotlivých abiotických faktorů prostředí, případně vztah dalších faktorů, u kterých analýzy odhalily vzájemnou provázanost, byl testován lineární korelační analýzou v programu PAST. Vztah abiotických faktorů, které se významně podílely na změně druhové bohatosti podél svého gradientu, byl zkoumán a vizualizován pomocí lineární regrese s využitím metody nejmenších čtverců v programu PAST. Konečně pro všechny tři datové sady byly metodou rarefakce v programu PAST zkonstruovány akumulací křivky druhů (Magurran, 2004). Tyto křivky zobrazují rovnoměrnost zastoupení druhů ve vzorcích, a tedy očekávaný nárůst druhové bohatosti v závislosti na počtu zpracovaných vzorků. Zároveň nám podávají informaci o tom, kolika vzorky lze průměrně zachytit druhovou bohatost studované oblasti. V neposlední řadě na jejich základě můžeme odhadnout, jak úspěšně jsme lokalitu z hlediska zkoumané skupiny organismů prozkoumali (Colwell & Coddington, 1994).

2.4.2 Data o struktuře společenstva

Vzhledem k použití semikvantitativní stupnice pro vyjádření abundance druhů (LM-vzorky i TEM-vzorky) nebyla druhová data před samotnými analýzami jakkoliv transformována (Clarke et al., 2006; Machová-Černá & Neustupa, 2009). V případě jednorázového plošného odběru, vzhledem k determinaci vždy 200 buněk v každém vzorku, nevyžadovala data standardizaci. Ani u těchto dat neproběhla žádná transformace. Heterogenita dat (délka nejdelšího gradientu) byla testována „trendu zbavenou“ korespondenční analýzou DCA v programu Canoco for Windows 5 (ter Braak et Šmilauer, 2002). Vzhledem k tomu, že pouze u TEM-vzorků byl nejdelší gradient menší nežli 3 a ostatní data tedy vykazovala poměrně vysokou heterogenitu, byla odpověď druhů fytoplanktonních bičíkovců dále uvažována jako unimodální (Lepš & Šmilauer, 2000; Jarkovský, 2012). Z toho důvodu nebyly v analýzách využity metriky (indexy podobnosti) symetrické, které považují dvojí přítomnost druhu (1-1) za rovnocennou dvojí nepřítomnosti (0-0), ale pouze indexy asymetrické, Jaccardův a Bray-Curtisův. Ty dávají dvojí přítomnosti větší váhu, čímž řeší problém mnoha nul v druhové matici (tzv. „problém dvojité nuly“) způsobený obecně převahou vzácných druhů ve vzorcích (Jarkovský, 2012).

Vliv jednotlivých faktorů na strukturu společenstva byl, stejně jako v případě dat o druhové bohatosti, zkoumán pomocí permutační MANOVY implementované ve funkci Adonis v programu R. Permutační MANOVA je dostatečně robustní alternativou

k parametrické MANOVĚ stejně jako k ordinačním metodám (Legendre & Anderson 1999). Tato metoda opět umožnila rozklad vysvětlené variability mezi faktory a otestování jejich vlivu. V analýze byly použity dva asymetrické indexy podobnosti. Zatímco Jaccardův index počítá pouze s prezencemi/absencemi druhů, tedy s binárními daty (0/1), Bray-Curtisův index, patřící v ekologii k nejpoužívanějším, bere v potaz zjištěné druhy a zároveň jejich abundance (Clarke, 1993). Tato analýza byla provedena rovněž pro redukované matice hojných (25 % s nejvíce výskyty) a vzácných (zbylých 75%) druhů (Heino and Soininen, 2010).

Struktura společenstva byla dále nahlížena prostřednictvím specifické ordinační techniky, neparametrického mnohorozměrného škálování – NMDS (Kruskal, 1964) v programu PAST. NMDS není ovlivněna nelinearitou ani mírným šumem v datech, či odlehlými hodnotami. Na rozdíl od většiny ostatních ordinačních metod, které počítají mnoho dimenzí (os), přičemž na závěr zobrazí typicky jen dvě, je v případě NMDS počet dimenzí zadán předem. Tyto dimenze jsou pak vypočítány a zobrazeny v diagramu tak, aby co nejlépe vysvětlovaly druhovou matici, tedy pozorovanou variabilitu mezi vzorky (Jarkovský et al., 2012). NMDS nepočítá přímo s druhovou maticí, ale s maticí získanou po přepočtení podle námi předem zvoleného podobnostního indexu. Zvoleny byly opět oba indexy, Bray-Curtisův i Jaccardův. Jednotlivé body v NMDS diagramu představují jednotlivé vzorky, přičemž vzájemná pozice bodů, zejména jejich vzdálenost, by měla odpovídat podobnosti respektive odlišnosti vzorků. To, jak „věrně“ nám NMDS diagram za zvoleného počtu dimenzí a indexu ilustruje variabilitu mezi vzorky, můžeme ověřit pomocí Shepardova diagramu a vypočtením Kruskalova stresu (Borg & Groenen, 2005). Nižší hodnota stresu znamená „věrnější“ zobrazení. Vzhledem k porovnatelnosti datových sad a také smysluplnějšímu zobrazení vzorků ve výsledném 2D diagramu byly, i přes vyšší hodnoty Kruskalova stresu v porovnání s vyšším počtem dimenzí, zvoleny pouze 2 dimenze (Legendre & Legendre, 1998).

K otestování výstupů z NMDS, tedy rozdílů ve struktuře společenstev mezi mikrobiotopy, mezi sezónními odběry i mezi severním a jižním břehem, byla použita analýza ANOSIM (Analysis of Similarities) s 9999 permutacemi v programu PAST. Ta je neparametrickým analogem klasické ANOVY (Clarke & Green, 1988; Clarke, 1993). Výsledné p-hodnoty byly z důvodu mnohočetných srovnávání korigovány Bonferroniho korekcí.

Jako další zdroj informace byly využity indexy diverzity založené na poměru abundance druhů – Shannonův index a jeho „evenness“, tedy vyrovnanost, a Simpsonův index ve variantě 1-D. Indexy diverzity obecně umožňují vyjádřit diverzitu a vyrovnanost/dominanci vzorku jedním číslem (Jarkovský, 2012). K porovnání indexů

diverzity mezi mikrobioty i mezi severním a jižním břehem byl v případě dvou výběrů použit Mann-Whitneyho test, v případě více než dvou výběrů poté Kruskal-Wallisův test. K vizualizaci otestovaných výběrů byly využity klasické krabicové grafy („boxploty“) s vyznačenými odlehlými hodnotami. Výpočet indexů, testování výběrů i jejich vizualizace proběhly v programu PAST.

Sezónní trendy a substrátové preference byly analyzovány metodou SIMPER (Similarity Percentage) v programu PAST a vizualizovány klasickými sloupcovými či koláčovými grafy v programu Microsoft Office Excel. Pro vizualizaci sezónních dat bylo relativní zastoupení skupin aproximováno ze zjištěných semikvantit (součet za odběr = 100%). Analýza SIMPER umožnila vyjádřit průměrnou rozdílnost („dissimilarity“) vzorků (podle mikrobiotopů i odběrů), přičemž zároveň odhalila druhy, které se na této rozdílnosti podílely největší měrou (Clarke, 1993). V analýze byl využit Bray-Curtisův index.

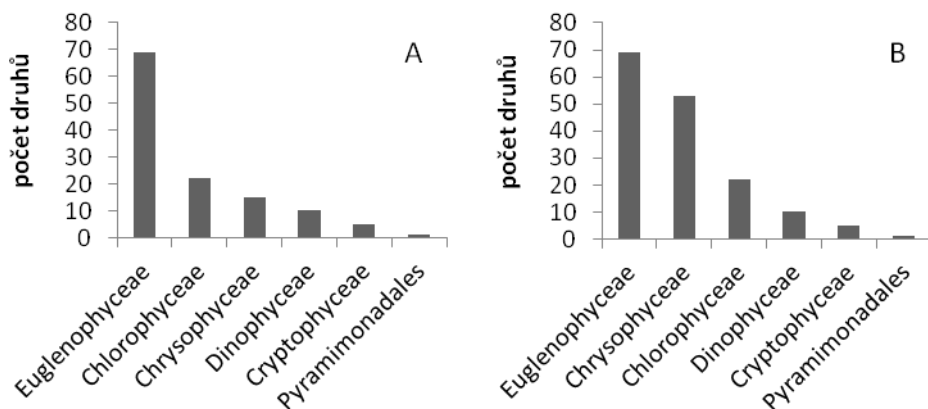
3 Výsledky

3.1 Sezónní odběry

Výsledky studia fytoplanktonních bičíkovců, založené na datech z pravidelných sezónních odběrů, jež probíhaly v letech 2010 až 2012, jsou v následujících podkapitolách shrnuty a porovnány zvláště pro data o druhové bohatosti (prostý počet druhů na vzorek) a pro data o struktuře společenstva (výskyty a abundance druhů). Výsledky získané z dat zjištěných pomocí světelného mikroskopu (LM-vzorky) nám umožňují vhled do společenstva fytoplanktonních bičíkovců jako celku. Naopak výsledky analýz dat zjištěných v elektronovém mikroskopu (TEM-vzorky) nám přibližují společenstvo šupinatých chrysomonád, většinu jejichž zástupců ve světelném mikroskopu přehlédneme či nepoznáme. Seznam všech nalezených druhů fytoplanktonních bičíkovců, zjištěné hodnoty abiotických faktorů stejně jako další důležité vstupní údaje pro statistické analýzy jsou uvedeny v Přílohách 1, 3 a 4.

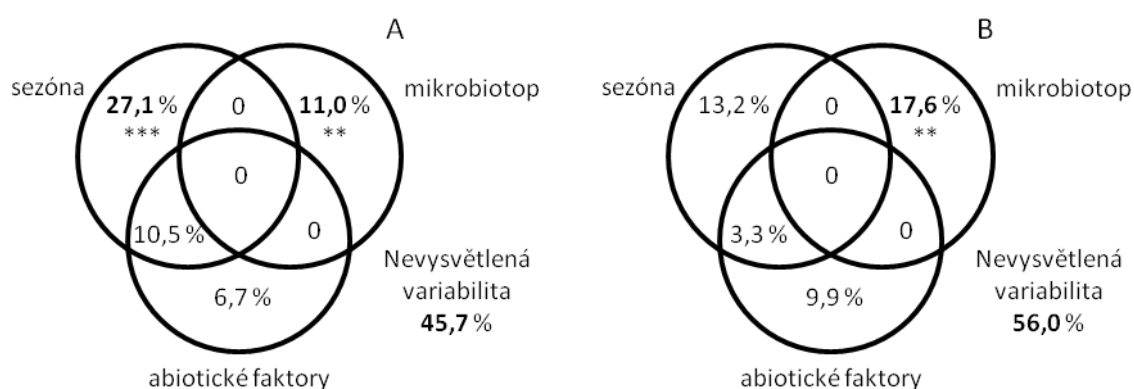
3.1.1. Druhová bohatost

Během sezónních odběrů bylo na lokalitě Horní rybník zjištěno celkově 162 druhů fytoplanktonních bičíkovců. Z toho bylo 122 druhů pozorováno ve světelném mikroskopu (LM-vzorky) a 45 druhů v elektronovém mikroskopu (TEM-vzorky). Pouze 5 taxonů šupinatých chrysomonád, z nichž byl pouze *Mallomonas caudata* opravdu spolehlivě determinován, bylo pozorováno zároveň v LM-vzorcích. Nejvyšší druhovou bohatost ze všech skupin vykazovala krásnoočka (Euglenophyceae) – 69 druhů, z toho 23 druhů náleželo do rodu *Trachelomonas*. Z dalších skupin bylo zaznamenáno 53 druhů zlativek (Chrysophyceae), z toho 37 druhů náleželo do rodu *Mallomonas*. Dále bylo zaznamenáno 22 druhů zelených řas (Chlorophyceae), 10 druhů obrněnek (Dinophyceae), 5 druhů skrytěnek (Cryptophyceae) a 1 druh patřící mezi tzv. „prasinofytní“ bičíkovce řádu Pyramimonadales (obr. 4). Mezi dominantní (dohromady cca 50 % zaznamenaných buněk) patřily taxony *Cryptomonas* cf. *obovoidea*, *Trachelomonas rugulosa*, *T. volvocina*, *Gloeomonas* cf. *diplochlams*, *Chloromonas* sp. "malá" a *Synura* spp.



Obr. 4 Počet druhů zaznamenaných skupin fytoplanktonních bičíkovců, **A** – ve světelném mikroskopu (LM-vzorky), **B** – ve světelném i elektronovém mikroskopu dohromady (LM-vzorky + TEM-vzorky).

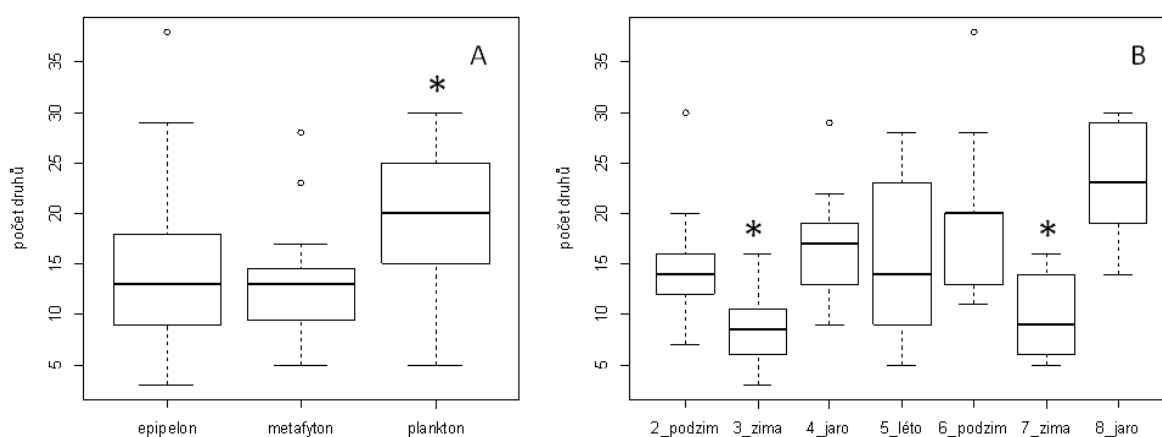
Průměrný počet druhů na vzorek byl v případě LM-vzorků 16 (medián = 14; min = 3; max = 38; sd = 8), v případě TEM-vzorků 15 (medián = 16; min = 4; max = 27; sd = 6). Pozorovaná variabilita v druhové bohatosti jednotlivých vzorků byla v následných analýzách nahlížena ve vztahu k zaznamenaným faktorům prostředí. Vliv sezóny (času odběrů), mikrobiotopu, abiotických faktorů (pH, konduktivita a teplota vody) a prostoru (odběrové místo) na tuto variabilitu byl testován pomocí permutační MANOVY implementované ve funkci Adonis, za využití euklidovské metriky. Statisticky signifikantní vliv na druhovou bohatost LM-vzorků měla pouze sezóna a mikrobiotop (obr. 5).



Obr. 5 Vennovy diagramy zobrazují proporce variability v druhové bohatosti fytoplanktonních bičíkovců vysvětlené vlivem jednotlivých faktorů pomocí permutační MANOVY, **A** – celé společenstvo (LM-vzorky), **B** – pouze šupinaté chrysomonády (TEM-vzorky). Uspořádání kruhů, z nichž každý reprezentuje celkový vliv jednoho z faktorů, pomocí Vennova diagramu, umožňuje zobrazit jak čistý vliv jednotlivých faktorů, tak i společný vliv dvojice či trojice faktorů. Hodnoty statistické signifikance jsou kódovány pomocí hvězdiček následovně: *** $p < 0,001$; ** $p < 0,01$.

Sezóna vysvětlovala největší podíl variability, konkrétně 27,1 % ($p < 0,001$). Na čistý vliv mikrobiotopu připadlo 11,0% vysvětlené variability ($p < 0,01$). V případě šupinatých chrysomonád (TEM-vzorky) měl nejvyšší, a jako jediný z faktorů signifikantní, vliv typ mikrobiotopu. Ten vysvětlil 17,6 % ($p < 0,01$) pozorované variability v druhové bohatosti (obr 5.). Vliv mikrobiotopu nebyl ani v jednom případě provázán s vlivem abiotických faktorů či sezóny. To je vzhledem k sezónní dynamice řady substrátů velmi překvapivé. Vliv abiotických faktorů nebyl signifikantní, nicméně vykazoval výraznou sezónní autokorelaci (LM-vzorky). Společným vlivem sezóny a abiotických faktorů bylo vysvětleno 10,5 % variability. Odběrové místo nemělo na druhovou bohatost během sezónních odběrů téměř žádný vliv, proto není ve Vennových diagramech zahrnuto. Celkově se zaznamenanými faktory podařilo vysvětlit přibližně polovinu variability v druhové bohatosti fytoplanktonních bičíkovců.

Za zjištěným signifikantním rozdílem v druhové bohatosti mezi mikrobiotopy (Kruskal-Wallisův test, $p = 0,031$) stála zejména vyšší druhová bohatost planktonu v porovnání s metafytonem a epipelonem (obr. 6).

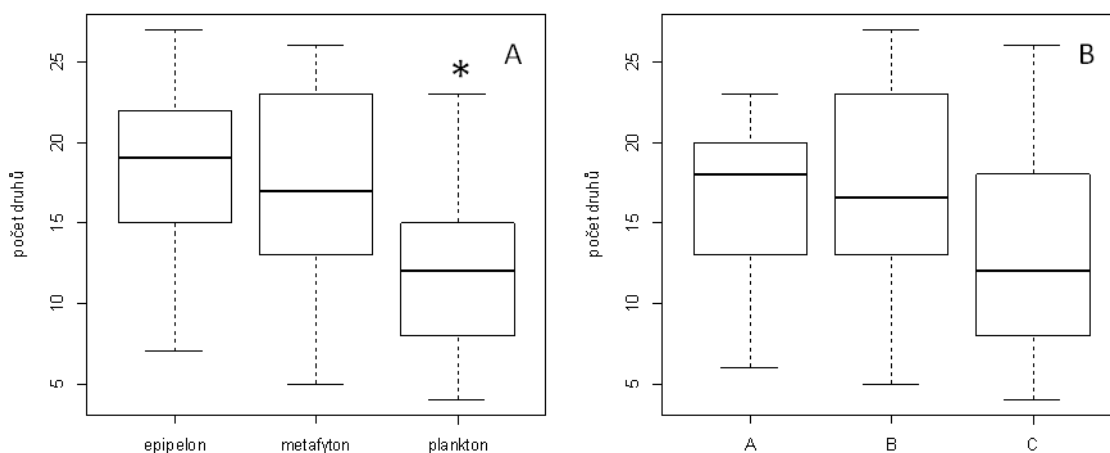


Obr. 6 Druhová bohatost fytoplanktonních bičíkovců (LM-vzorky) zobrazená pomocí krabicových diagramů, **A** – porovnání jednotlivých mikrobiotopů, **B** – sezónní průběh. Plankton vykazoval signifikantně (*) vyšší druhovou bohatost nežli metafyton a epipelon (Kruskal-Wallisův test, $p = 0,031$). Zima znamenala v případě obou sezón výrazný pokles druhové bohatosti, zimní odběry se vždy statisticky signifikantně (*) lišily od předešlých podzimních i následných jarních (Mann-Whitneyho test, $p \leq 0,018$).

V planktonu se nacházelo průměrně 19 druhů, v metafytonu a epipelonu poté shodně 14 druhů. Sezónní průběh druhové bohatosti vykazoval charakteristický, statisticky významný pokles během zimy (obr. 6). Druhová bohatost zimních vzorků z 3. odběrů se signifikantně lišila od předešlých podzimních (Mann-Whitneyho test, $p = 0,018$) i následných jarních

odběrů ($p = 0,006$). Stejně tak se odlišovala nižší druhovou bohatostí i druhá zima ($p = 0,01$ respektive $p < 0,001$). Největší heterogenitu v druhové bohatosti potom vykazovaly letní vzorky.

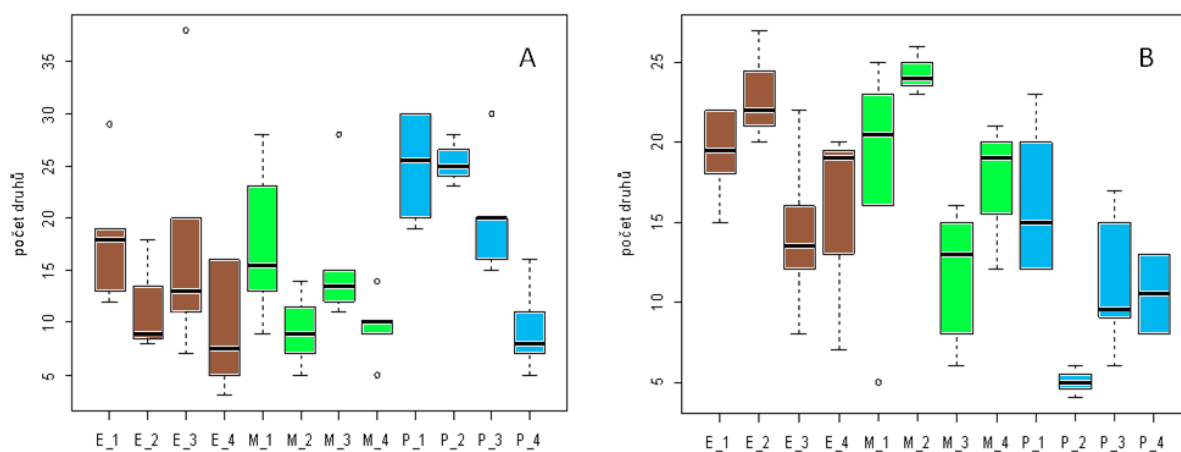
V případě šupinatých chrysomonád (TEM-vzorky) byla naopak za zjištěný signifikantní rozdíl mezi mikrobiotopy (Kruskal-Wallisův test, $p = 0,011$) zodpovědná výrazně nižší druhová bohatost planktonu v porovnání s metafytonem a epipelonem (obr. 7). V planktonu se nacházelo průměrně 12 druhů, v metafytonu 17 druhů a v epipelonu 18 druhů. Odběrové místo, na rozdíl od LM-vzorků, mělo téměř signifikantní vliv ($p = 0,059$), přičemž nejnižší druhovou bohatost vykazovalo odběrové místo C (obr. 7), ležící na jižním břehu rybníka. V průměru se na odběrovém místě A nacházelo 15 druhů, na odběrovém místě B 18 druhů a na odběrovém místě C 14 druhů.



Obr. 7 Druhová bohatost šupinatých chrysomonád (TEM-vzorky) zobrazená pomocí krabicových diagramů, **A** – porovnání jednotlivých mikrobiotopů, **B** – porovnání odběrových míst. Plankton vykazoval signifikantně (*) nižší druhovou bohatost nežli metafyton a epipelon (Kruskal-Wallisův test, $p = 0,011$). Porovnání odběrových míst odhalilo nižší druhovou bohatost v případě třetího odběrového místa (C), tato však byla již těsně za hranicí signifikance (Kruskal-Wallisův test, $p = 0,059$).

Trendy druhové bohatosti byly porovnány také napříč mikrobiotopy a sezónou najednou. Metafyton a epipelon vykazovaly shodně letní pokles, podzimní nárůst a opět zimní pokles. Plankton naopak celou sezónu klesal (obr. 8). V případě šupinatých chrysomonád vykazovaly opět metafyton s epipelonem shodný sezónní průběh, tentokrát však s letním nárůstem, podzimním poklesem a opět zimním růstem. Naopak druhová bohatost planktonu zaznamenala v létě strmý propad. Ten se překrývá s boomem druhu *Dinobryon divergens* v planktonu, jenž byl vzhledem k odolné lorice zachycen v LM i TEM, přičemž pokles druhové bohatosti planktonu nápadně kontrastuje s druhovým maximem ostatních mikrobiotopů. Na

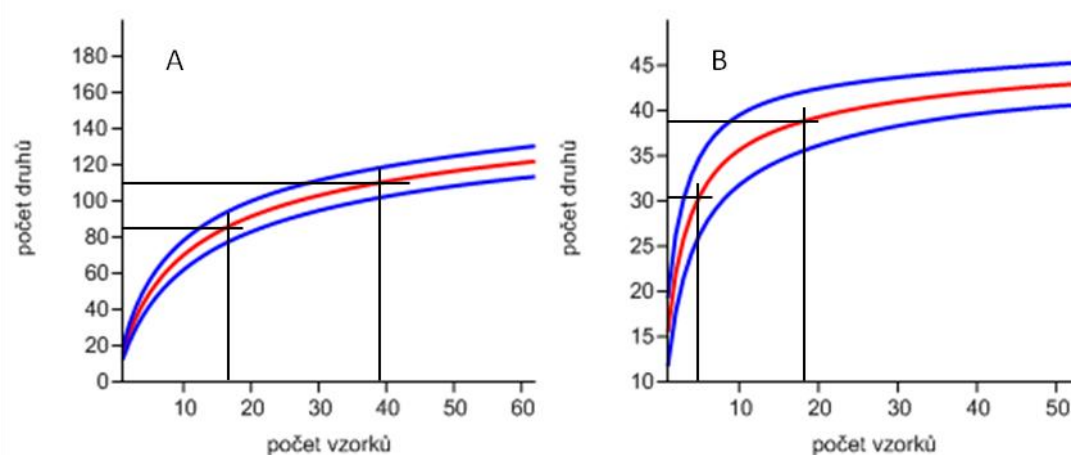
podzim pak druhová bohatost opět vzrostla, ne však na jarní úroveň, přičemž se na této úrovni udržela i v zimě (obr. 8). Přes tyto poměrně jasně patrné trendy se pro nerovnoměrné zastoupení jednotlivých kategorií co do počtu vzorků, a s tím zároveň spojený malý počet opakování v některých kategoriích, nedají zjištěné rozdíly smysluplně otestovat, a musí se tak interpretovat velmi opatrně.



Obr. 8 Sezónní trendy druhové bohatosti napříč mikrobioty zobrazené pomocí krabicových diagramů, **A** – celé společenstvo (LM-vzorky), **B** – šupinaté chrysomonády (TEM-vzorky). Malý počet opakování a nevyrovnanost jednotlivých skupin bohužel znemožňují smysluplné otestování, při interpretaci těchto sezónních trendů je tedy nutná značná obezřetnost. E – epipelon (hnědá), M – metafyton (zelená), P – plankton (modrá), 1 - jaro, 2 - léto, 3 - podzim, 4 - zima.

Na závěr byly zkonstruovány pro obě sady vzorků akumulční křivky druhů (obr. 9). Ke konstrukci těchto křivek již byla využita matice prezencí/absencí druhů ve vzorcích. V případě celého společenstva fytoplanktonních bičíkovců (LM-vzorky) by bylo k zachycení 70 % druhové bohatosti na lokalitě nutné odebrat v průměru 16 vzorků, a to, vzhledem k výsledkům výše, v různé roční době a z různých mikrobiotopů. K zachycení 90 % zjištěné druhové bohatosti by poté bylo nutné odebrat 39 vzorků. Přestože křivka roste ve své konečné fázi relativně pozvolně, dá se vzhledem k jejímu sklonu očekávat pokračující nárůst druhů s dalšími zpracovanými vzorky. Naopak v případě TEM-vzorků je křivka po strmém počátečním růstu již velmi plochá. Druhy šupinatých chrysomonád tedy vykazovaly ve vzorcích relativně rovnoměrné zastoupení. Již v pátém vzorku by bylo zachyceno 70 % druhové bohatosti šupinatých chrysomonád, k postihnutí 90 % by poté bylo nutno odebrat v průměru 19 vzorků. Z toho lze mimo jiné vyvodit závěr, že se nám na lokalitě Horní rybník podařilo zachytit téměř kompletní „species pool“ této skupiny. K objevení nových druhů na

této lokalitě by tedy bylo zřejmě nutné prozkoumat velké množství dalších vzorků, přičemž by byl výsledek velmi nejistý.

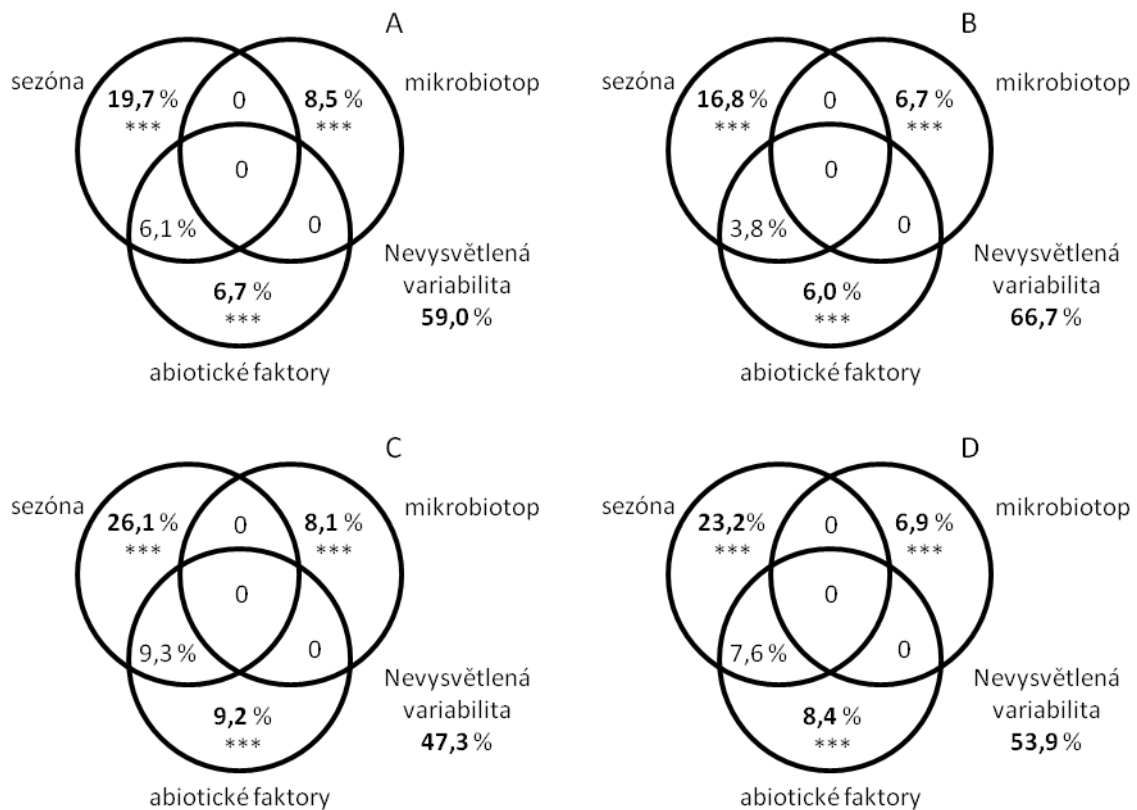


Obr. 9 Rarefaction křivky, **A** – celé společenstvo (LM-vzorky), **B** – šupinaté chrysomonády (TEM-vzorky). Průsečík černých úseček značí 70 %, respektive 90 % druhové bohatosti zaznamenané na zkoumané lokalitě. Prostor mezi modrými křivkami odpovídá 95% konfidenčnímu intervalu.

3.1.2. Struktura společenstva

Rozklad vysvětlené variability v druhových datech (myšlena data o struktuře společenstva) pomocí permutační MANOVY implementované ve funkci Adonis odhalil jak v případě celého společenstva fytoplanktonních bičíkovců (LM-vzorky), tak v případě šupinatých chrysomonád (TEM-vzorky), velmi výrazný signifikantní vliv sezóny na strukturu společenstva (obr. 10). Ta vysvětlovala zdaleka nejvíce, konkrétně tedy 19,7 % ($p < 0,001$) variability v datech, respektive 26,1 % ($p < 0,001$) v případě šupinatých chrysomonád. Rovněž statisticky signifikantní vliv na diverzitu fytoplanktonních bičíkovců měli i mikrobiotop a abiotické faktory (obr. 10). Typ mikrobiotopu vysvětlil 8,5 % ($p < 0,001$), respektive 8,1 % ($p < 0,001$) pozorované variability. Vliv mikrobiotopu nebyl, stejně jako v případě druhové bohatosti, provázaný s žádným jiným zkoumaným faktorem, což je opět vzhledem k dynamice zejména rostlinných substrátů překvapivé. Konečně abiotické faktory jako celek (pH, konduktivita a teplota), jež byly vzájemně i sezónně silně korelované, vysvětlily 6,7 % ($p < 0,001$), respektive 9,2 % ($p < 0,001$) variability. Pakliže do analýzy vstupovaly abiotické faktory každý zvlášť, měla slabě signifikantní vliv na strukturu celého společenstva pouze konduktivita (1,9 %, $p = 0,041$).

V analýze byly použity dva indexy. Zatímco Bray-Curtisův index bere v potaz zjištěné druhy a jejich abundance, Jaccardův index počítá pouze s prezencemi/absencemi druhů. Oba indexy poskytly velmi podobné výsledky (obr. 10), kdy hlavní rozdíl byl zejména v průměrně o 7 % menší celkové vysvětlené variabilitě v datech při zanedbání abundancí a tedy použití pouze binárních dat. Obdobně velmi podobné výsledky přineslo na základě těchto indexů neparametrické mnohorozměrné škálování (NMDS). Zdá se tedy, že struktura společenstev vykazuje pod vlivem faktorů velmi heterogenní druhovou skladbu. Abundance jednotlivých druhů poté mohou působit v kontextu této heterogenity lehce podřadně. Jinak řečeno, zaznamenané faktory na lokalitě zřejmě „filtrují“ jednotlivé druhy, přičemž abundance těchto druhů jsou zřejmě pod větším vlivem jiných, například biotických faktorů (predace, konkurence).



Obr. 10 Vennovy diagramy zobrazují proporce variability v diverzitě fytoplanktonních bičíkoviců vysvětlené vlivem jednotlivých faktorů, **A** – celé společenstvo (LM-vzorky), Bray-Curtisův index, **B** – celé společenstvo (LM-vzorky), Jaccardův index, **C** – pouze šupinaté chrysomonády (TEM-vzorky), Bray-Curtisův index, **D** – pouze šupinaté chrysomonády (TEM-vzorky), Jaccardův index. Hodnoty statistické signifikance jsou kódovány pomocí hvězdiček následovně: *** $p < 0,001$.

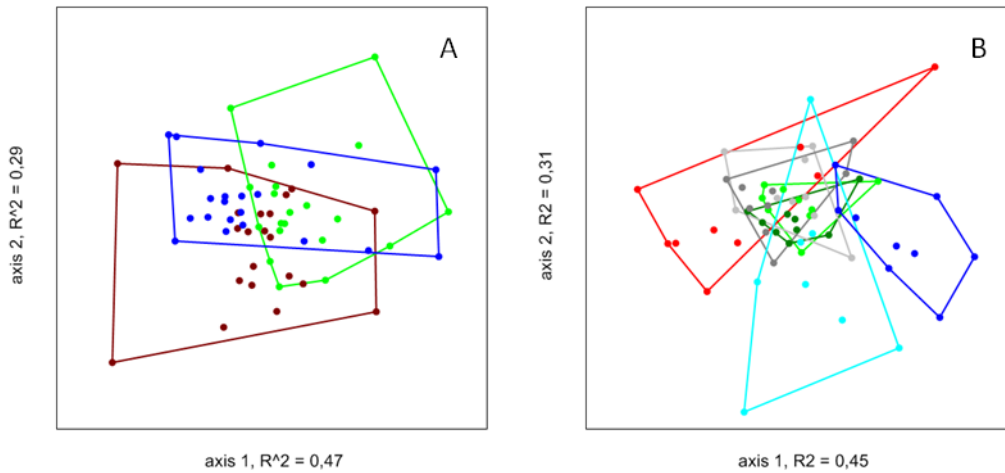
Ze všech zkoumaných faktorů existovala jedna výjimka, kterou byl efekt prostoru, tedy vliv odběrového místa. Ten se v obou sadách dat projevil se statistickou signifikancí pouze při použití Bray-Curtisova indexu, v obou případech však velmi slabě (3,4 %, $p = 0,027$; respektive 4,1 %, $p = 0,042$). Odběrové místo tak mělo během sezóny spíše vliv na abundanci druhů, nežli na jejich přítomnost ve společenstvu. Celkově se podařilo zaznamenanými faktory vysvětlit přibližně polovinu variability ve struktuře společenstev fytoplanktonních bičíkovců.

Na závěr byly analyzovány redukované datasety, tedy matice hojných druhů (25 % nejčastějších) a matice druhů vzácných (zbylých 75 %). Tyto analýzy přinesly výsledky celkově srovnatelné jak vzájemně, tak s analýzou celého společenstva (neredukované matice LM-vzorků a TEM-vzorků). Nicméně, celková vysvětlená variabilita, stejně jako variabilita vysvětlená sezónou a mikrobiotopem, byla obecně vyšší v případě druhů hojných. Naopak variabilita vysvětlená abiotickými faktory byla obecně, zejména však u LM-vzorků, vyšší v případě druhů vzácných (tab. 2). Zdá se tedy, že při zaznamenání pouze hojných druhů fytoplanktonních bičíkovců na lokalitě Horní rybník, například z důvodu časové úspory, by zjištěné trendy dostatečně vypovídaly o společenstvu jako celku.

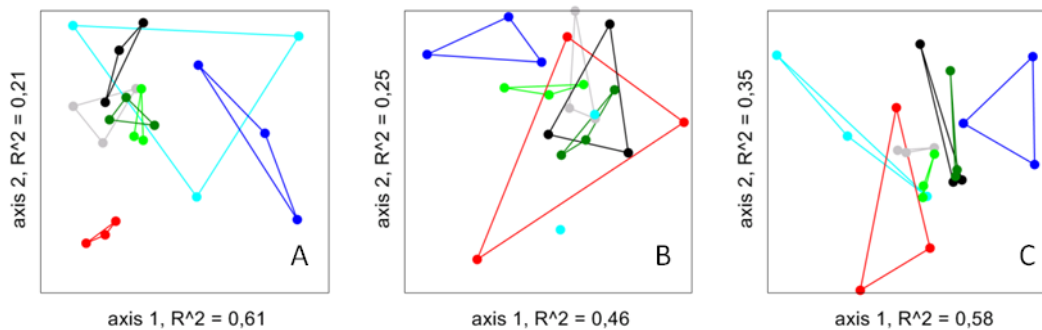
Tab. 2 Porovnání variability vysvětlené jednotlivými faktory (v %) při analyzování datasetu všech druhů a datasetů redukovaných pouze na hojné či vzácné druhy. Hodnoty statistické signifikance jsou kódovány pomocí hvězdiček následovně: *** $p < 0,001$; ** $p < 0,01$; * $p < 0,05$.

[%]	mikrobiotop			sezóna			abiotické faktory		
	vše	hojné	vzácné	vše	hojné	vzácné	vše	hojné	vzácné
LM-vzorky	8,5***	9,2***	6,3***	19,7***	21,6***	16,0***	6,7***	6,4**	7,8***
TEM-vzorky	8,1***	7,6***	5,3*	26,1***	27,5***	22,2***	9,2***	6,3	13,7***

Vliv mikrobiotopu a sezóny je dobře patrný na NMDS diagramech (obr. 11). Rozložení bodů v ordinačním prostoru odpovídá podobnosti vzorků (LM-vzorky), přičemž jsou body obarveny podle příslušnosti vzorků k jednotlivým hladinám faktorů. Použit byl Bray-Curtisův i Jaccardův index, zadány byly 2 dimenze (Kruskalův stres = 0,26), výsledky pro oba indexy byly téměř shodné. Zároveň je patrná poměrně velká, a srovnatelná, heterogenita vzorků v rámci každého mikrobiotopu, a naopak poměrně nízká heterogenita jarních a podzimních vzorků ve srovnání s letními a zimními. V případě planktonu vykazovaly největší heterogenitu vzorky zimní, nejnižší potom vzorky letní. Naopak v rámci metafytou i epipelonu byly nejvíce heterogenní právě letní vzorky (obr. 12).



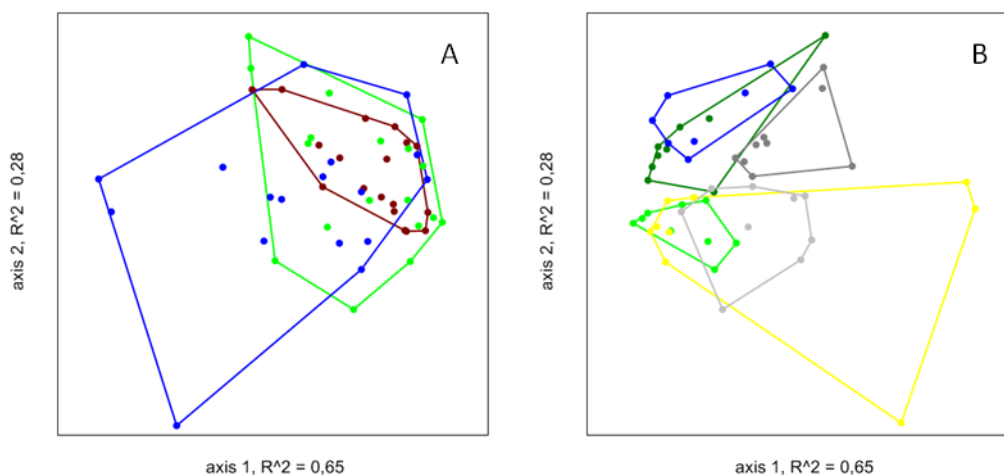
Obr. 11 NMDS diagram (LM-vzorky), **A** – vliv mikrobiotopu (modrá – plankton, zelená – metafyton, hnědá – epipelon), **B** – vliv sezóny (sv. šedá – 2podzim, sv. modrá – 3zima, sv. zelená – 4jaro, červená – 5léto, tm. šedá – 6podzim, tm. modrá – 7zima, tm. zelená – 8jaro). Rozložení bodů v ordinačním prostoru odpovídá podobnosti vzorků (Bray-Curtisův index, 2D stress = 0,26). Hodnoty R^2 na osách značí vysvětlenou variabilitu.



Obr. 12 NMDS diagram (LM-vzorky) - vliv sezóny na jednotlivých mikrobiotopech, **A** – plankton, **B** – metafyton, **C** – epipelon. Barevné kódování je následující: sv. šedá – 2podzim, sv. modrá – 3zima, sv. zelená – 4jaro, červená – 5léto, černá – 6podzim, tm. modrá – 7zima, tm. zelená – 8jaro. Rozložení bodů v ordinačním prostoru odpovídá podobnosti vzorků (Bray-Curtisův index, 2D stress = 0,17 / 0,26 / 0,18). Hodnoty R^2 na osách značí vysvětlenou variabilitu.

Pozorovanou rozdílnost ve struktuře společenstev mezi jednotlivými mikrobiotopy potvrdila také analýza ANOSIM s Bonferroniho korekcí pro mnohočetná srovnávání (Bray-Curtisův index; $p = 0,0001$; $R = 0,137$ // Jaccardův index; $p = 0,0001$; $R = 0,121$). Zatímco plankton se od epipelonu a metafytonu shodně průkazně odlišoval při použití obou indexů ($p \leq 0,0009$), metafyton se slabě signifikantně odlišoval od epipelonu pouze na binárních (0/1) datech ($p = 0,0459$). Analýza ANOSIM potvrdila rovněž rozdílnou strukturu společenstev různých odběrů ($p = 0,0001$; $R = 0,344$), shodně při použití obou indexů. Signifikantně se od všech ostatních, s výjimkou letního odběru, lišil 3. odběr - zimní ($p \leq 0,0273$). Dále se od

všech ostatních lišil 7. odběr – zimní ($p \leq 0,0063$). Konečně 8. odběr – jarní ($p \leq 0,0273$) se rovněž lišil od všech ostatních odběrů, a to s výjimkou obou podzimních odběrů. Uváděna je vždy nejvyšší p-hodnota, v ostatních srovnáních však byla i po Bonferroniho korekci p-hodnota v rozmezí 0,0063-0,0021. V případě šupinatých chrysomonád je už při prvním pohledu na výsledky NMDS zřejmý výraznější vliv sezóny v porovnání s mikrobiotopem (obr. 13).

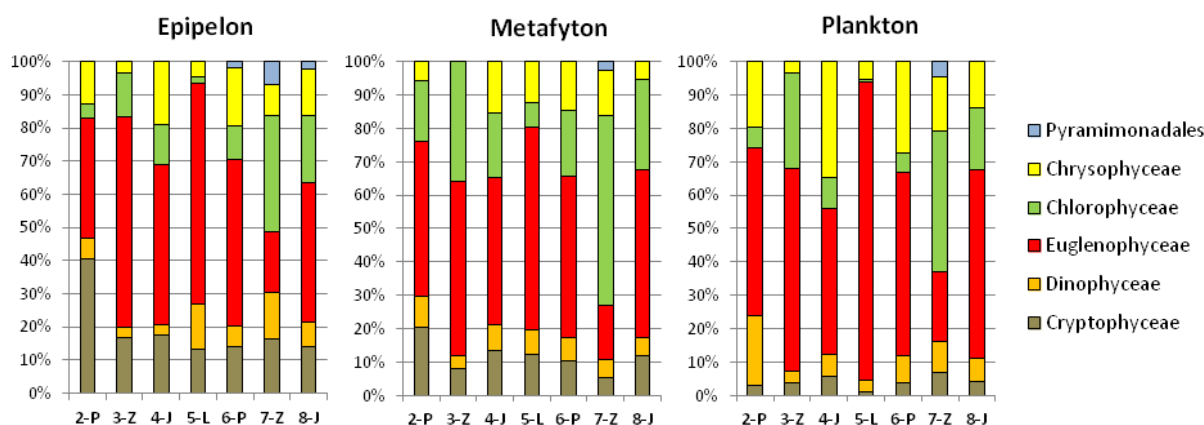


Obr. 13 NMDS diagram (TEM-vzorky), **A** – vliv mikrobiotopu (modrá – plankton, zelená – metafyton, hnědá – epipelon), **B** – vliv sezóny (žlutá – 1léto, sv. šedá – 2podzim, sv. zelená – 4jaro, tm. šedá – 6podzim, tm. modrá – 7zima, tm. zelená – 8jaro). Rozložení bodů v ordinačním prostoru odpovídá podobnosti vzorků (Bray-Curtisův index, 2D stress = 0,20). Hodnoty R^2 na osách značí vysvětlenou variabilitu.

V NMDS byly použity opět Bray-Curtisův i Jaccardův index se zadáním 2 dimenzí (Kruskalův stres = 0,20). Výsledky při použití Jaccardova indexu však byly mnohem méně průkazné. Pozorovanou rozdílnost ve struktuře společenstev jednotlivých mikrobiotopů potvrdila analýza ANOSIM s Bonferroniho korekcí (Bray-Curtisův index; $p = 0,0094$; $R = 0,076$). Zatímco plankton se celkem průkazně lišil od epipelonu ($p = 0,0078$) a slabě signifikantně také od metafytou ($p = 0,0357$), metafyton a epipelon se neodlišovaly. Za zjištěnou odlišnost planktonu však mohl zejména letní boom koloniální zlativky *Dinobryon divergens* (vzorky 10, 13 a 16). Při vynechání těchto vzorků z analýz se potvrdil pouze slabě signifikantní rozdíl mezi epipelonem a planktonem ($p = 0,0483$), přičemž epipelon vykazoval nejnížší heterogenitu z porovnávaných mikrobiotopů. Naopak v případě rozdílnosti jednotlivých odběrů nemělo vyřazení těchto vzorků na výsledky žádný vliv. Na diagramech je patrný zřetelný posun sezónních odběrů v ordinačním prostoru. Analýza ANOSIM potvrdila rozdílnou strukturu společenstev různých odběrů ($p = 0,0001$; $R = 0,415$), přičemž se od sebe

signifikantně odlišovaly všechny odběry kromě dvou po sobě jdoucích dvojic. Těmi byly 1. odběr letní a 2. odběr podzimní, a dále 7. odběr zimní a 8. odběr jarní. Na NMDS diagramu je dále jasně patrné odlišení jarního a podzimního období podél 1. osy. Podél 2. osy se pak odlišila období před 6. podzimními odběry a po těchto odběrech včetně, což mohlo být částečně způsobeno boomem druhu *Synura sphagnicola* během 6. podzimních odběrů, jejíž početná populace vytrvala až do konce výzkumu.

Sezónní trendy ve struktuře společenstev a substrátové preference druhů i vyšších taxonů byly dále porovnány napříč mikrobiotopy. Na jednoduchých sloupcových grafech je patrné vystřídání obecně dominantní skupiny, tedy krásnooček (Euglenophyceae), zelenými řasami (Chlorophyceae) během 7. zimního odběru, a to ve všech třech mikrobiotopech (obr. 14). Zlativky (Chrysophyceae) tvořily významnou složku společenstva zejména jarního (4. jarní odběr) a podzimního (6. podzimní odběr) planktonu. Spolu se zlativkami tvořily významnou složku jarního planktonu (2. jarní odběr) obrněnky (Dinophyceae), které jinak patřily mezi naprosto minoritní komponentu společenstev napříč mikrobiotopy. Skrytěnky (Cryptophyceae), které se v planktonu téměř nevyskytovaly, tvořily podstatnou složku společenstev epipelonu, kde na podzim dominovaly (2. podzimní odběr). V metafytону tvořily obvykle druhou nejvýznamnější složku společenstva zelené řasy.



Obr. 14 Sezónní trendy ve společenstvu fytoplanktonních bičíkovců na třech mikrobiotopech. Zobrazeno je relativní zastoupení jednotlivých skupin aproximované ze semikvantitativních druhových abundancí.

Tato zjištění podpořila analýza SIMPER (Similarity Percentage) s použitím Bray-Curtisova indexu. Průměrná rozdílnost („dissimilarity“) mikrobiotopů byla 77,6 %, respektive 48,9 % v případě šupinatých chrysomonád. Podobně průměrná rozdílnost jednotlivých odběrů byla 77,7 %, respektive 49,7 %. Pomocí této analýzy byly rovněž odhaleny druhy, které se

největší měrou podílely na odlišné struktuře společenstev jednotlivých mikrobiotopů i jednotlivých sezónních odběrů. Tyto druhy byly pro oba faktory (mikrobiotop, sezóna) shodné. To může souviset například s tím, že se jedná obecně o častější druhy lokality Horní rybník. Relativní přínos 7 (LM-vzorky) a 5 (TEM-vzorky) nejvýznamnějších druhů k rozdílnosti mikrobiotopů a sezón, i s jejich průměrnými abundancemi ve vzorcích z rozdílných mikrobiotopů a sezón, shrnuje tabulka v Příloze 6. Naopak v tabulce níže je vybráno 21 druhů (LM-vzorky), které se na rozdílnosti jednotlivých mikrobiotopů podílely nejvíce, v součtu z 50 % (tab. 3). Pro tyto druhy je uveden odhadovaný preferovaný mikrobiotop. Ten je odvozen z nejvyšší hodnoty průměrné abundance vrácené analýzou SIMPER, přičemž ta se může vzhledem k použitým semikvantitám pohybovat od 0 do 3. Z toho je mimo jiné patrné, že absence druhu (0) má v porovnání s četností druhu (1, 2, 3) poměrně vysokou váhu.

Tab. 3 Substrátové preference (PM – preferovaný mikrobiotop) fytoplanktonních bičíkoviců (LM-vzorky) zjištěné na základě analýzy SIMPER. Zobrazeno je 21 druhů, které se na odlišnosti mikrobiotopů podílely nejvíce, v součtu z 50 %. Barevné kódování odpovídá jednotlivým skupinám (viz legenda vpravo).

druh		PM	druh		PM
<i>Cryptomonas cf. obovoidea</i>		E	<i>Cryptomonas ovata</i>		E
<i>Trachelomonas rugulosa</i>		P	<i>Chlamydomonas</i> sp. 1		M
<i>Trachelomonas volvocina</i>		P	<i>Synura</i> sp. 2 (" <i>petersenii</i> ")		P
<i>Chloromonas</i> sp. ("malá")		M	<i>Dinobryon sertularia</i>		P
<i>Gloeomonas cf. diplochlamys</i>		M	<i>Trachelomonas hispida</i>		P
<i>Synura</i> sp. 3		P	<i>Phacus orbicularis</i>		P
<i>Synura</i> sp. 1		P	<i>Trachelomonas volvocinopsis</i>		P
<i>Euglena viridis</i>		M	<i>Trachelomonas cervicula</i>		P
<i>Peridinium cinctum</i>		P	<i>Monomorphina pyrum</i>		P
<i>Gymnodinium uberrimum</i>		E	<i>Phacus moniliatus</i> var. <i>suecicus</i>		P
<i>Trachelomonas bacillifera</i>		P			

- Chrysophyceae
- Chlorophyceae
- Euglenophyceae
- Dinophyceae
- Cryptophyceae

Z výsledků uvedených v tabulce je patrné, že oba druhy rodu *Cryptomonas* (Cryptophyceae) preferovaly během celého výzkumu epipelon. Všichni tři zástupci zelených řas (Chlorophyceae) naopak preferovali metafyton. Konečně plankton preferovali jak koloniální zástupci zlativek (Chrysophyceae), tak zástupci krásnooček (Euglenophyceae) s rigidní pelikulou – *Phacus* spp., *Monomorphina pyrum*, či s pevnou, solemi inkrustovanou, lorikou – *Trachelomonas* spp. Naopak *Euglena viridis* preferovala metafyton. Konečně z obrněnek (Dinophyceae) preferoval plankton druh *Peridinium cinctum* a epipelon druh *Gymnodinium uberrimum*. Většina těchto druhů obecně preferovala jaro a podzim, naopak

v zimě často nebyly přítomny. Zlativky chyběly ve vzorcích 3. zimního odběru, obrněnky a některá krásnoočka pak 7. zimní odběr. Výjimku tvořili zástupci zelených řas, tyto druhy preferovaly zimní období, přičemž jejich nástup buď začal již na podzim, nebo se naopak „přelil“ až do jara.

Při detailním prozkoumání výskytu druhů (Příloha 3) je však patrné, že se některé druhy během sezóny mezi mikrobiotopy přesouvají. Z hojných taxonů se například druh *Cryptomonas ovata* během ani jedné zimy nevyskytoval v metafytonu, přestože po zbytek sezóny byl v tomto mikrobiotopu běžný. Dále *Synura* sp. 1 se jako jediná ze zlativek uvedených v tabulce výše vyskytovala v letních vzorcích, což je však zajímavé, nebyla v tuto dobu vůbec zaznamenána v jinak preferovaném planktonu, ale dávala přednost metafytonu. Ačkoliv obrněnka *Gymnodinium uberrimum* preferovala obecně epipelon, během 6. podzimního odběru se vyskytovala pouze v metafytonu. Dále druh *Peridinium cinctum* se v planktonu, jinak preferovaném mikrobiotopu, během léta vůbec nevyskytoval, naopak byl zaznamenán v metafytonu i epipelonu. Krásnoočko *Monomorpha pyrurum* se během 2. podzimního odběru vyskytovalo pouze v metafytonu, během 4. jarního odběru však už v tomto mikrobiotopu zaznamenáno nebylo. Konečně druh *Phacus orbicularis*, který se vyskytoval během 2. podzimních odběrů pouze v planktonu, trávil následné zimní období v epipelonu.

Co se substrátové specifity týče, z druhů, které přispěly k odlišení společenstev mezi mikrobiotopy z alespoň 1 %, nebyla v planktonu ani jednou zaznamenána *Cryptomonas ovata*, v epipelonu potom *Phacus longicauda*, *Dinobryon divergens* a *Chloromonas infirma*. Z ostatních druhů (příspěvek pod 1%), které však byly zaznamenány alespoň 5x, poté vykazaly „substrátovou specifitu“, tj. byly nalezeny pouze v jednom typu mikrobiotopu, *Euglena gracilis* k metafytonu, *Uroglena volvox*, *Peridinium palatinum* a *Mallomonas caudata* k planktonu.

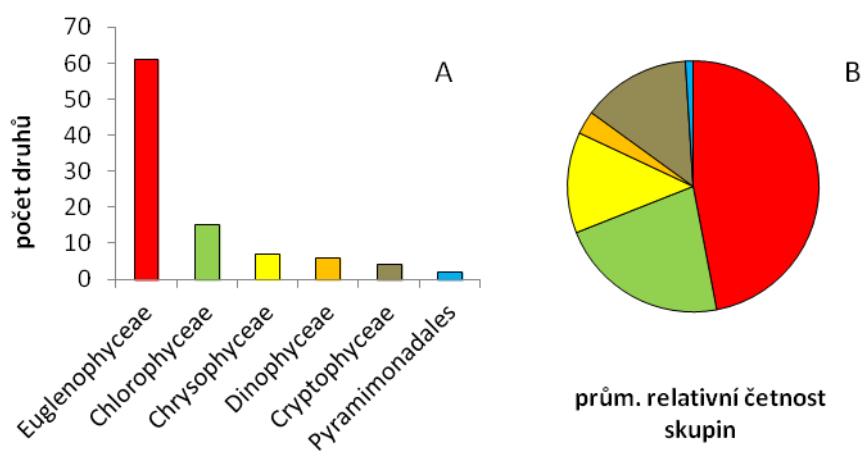
3.2 Jednorázový plošný odběr

V této podkapitole jsou shrnuty a porovnány výsledky studia fytoplanktonních bičíkovců, založené na datech z jednorázového plošného odběru. Ten proběhl 27. září 2013 a byl zaměřen na ovzorkování maximálního množství mikrobiotopů na zkoumané lokalitě. Cílem této části studie bylo lépe posoudit skutečný vliv mikrobiotopu, zejména porovnat konkrétní substráty. Výsledky jsou opět uvedeny zvlášť pro data o druhové bohatosti (prostý počet druhů na vzorek) a pro data o struktuře společenstva (výskyty a abundance druhů). Seznam

všech nalezených druhů, zjištěné hodnoty abiotických faktorů, stejně jako další důležité vstupní údaje pro statistické analýzy, jsou uvedeny v Přílohách 2 a 5.

3.2.1 Druhová bohatost

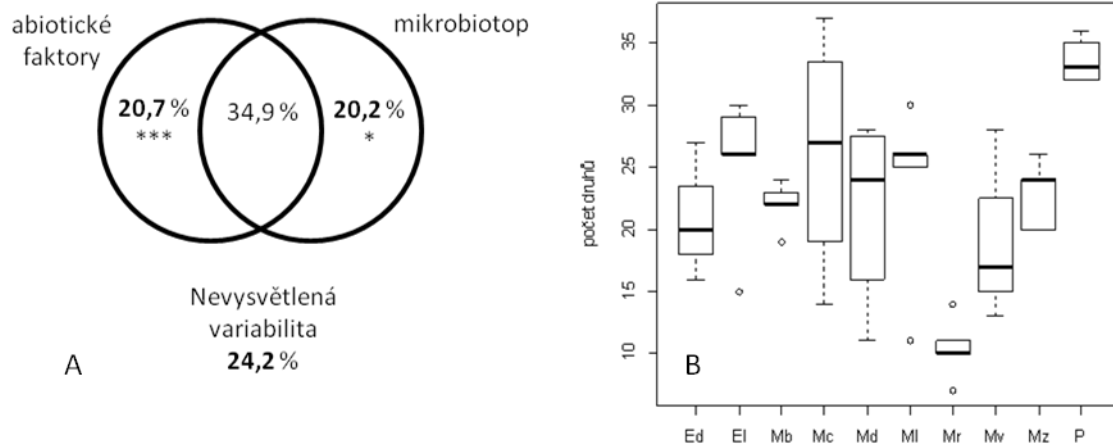
Jednorázovým plošným odběrem se podařilo zaznamenat celkem 95 druhů fytoplanktonních bičíkovců. Druhově jasně nejbohatší skupinu představovaly, stejně jako během sezónních odběrů, krásnoočka (Euglenophyceae), mezi které patřilo 61 nalezených druhů, z toho 26 náleželo do rodu *Trachelomonas*. Mezi dominantní taxony (dohromady přes 50 % zaznamenaných buněk) patřily *Cryptomonas* cf. *obovoidea*, *Trachelomonas rugulosa*, *T. oblonga* var. *punctata*, *T. volvocina*, *Chlamydomonas* sect. *Pleiochloris* a *Synura* spp. Přestože ostatní skupiny fytoplanktonních bičíkovců byly co do druhové bohatosti mnohem méně významné nežli krásnoočka, na formování společenstva se vzhledem ke svému poměrně velkým četnostem podílely z více jak 50 %. Porovnání druhové bohatosti a průměrné relativní četnosti jednotlivých skupin ve společenstvu shrnuje obrázek 15.



Obr. 15 Fytoplanktonní bičíkovci zaznamenaní během plošného odběru, **A** – druhová bohatost jednotlivých skupin, **B** – pro porovnání uvedená průměrná relativní četnost jednotlivých skupin.

Průměrně bylo v jednom vzorku nalezeno 22 druhů (medián = 24; min = 7; max = 37; sd = 8). Pomocí permutační MANOVY implementované ve funkci Adonis za využití euklidovské metriky byl testován vliv mikrobiotopu, abiotických faktorů (pH, konduktivita a teplota vody) a prostoru odběrového místa (jižní x severní břeh). Abiotické faktory a mikrobiotop včetně společného vlivu vysvětlily 75,8 % variability pozorované v datech druhové bohatosti (obr. 16). Celkový čistý vliv abiotických faktorů, které mezi sebou byly

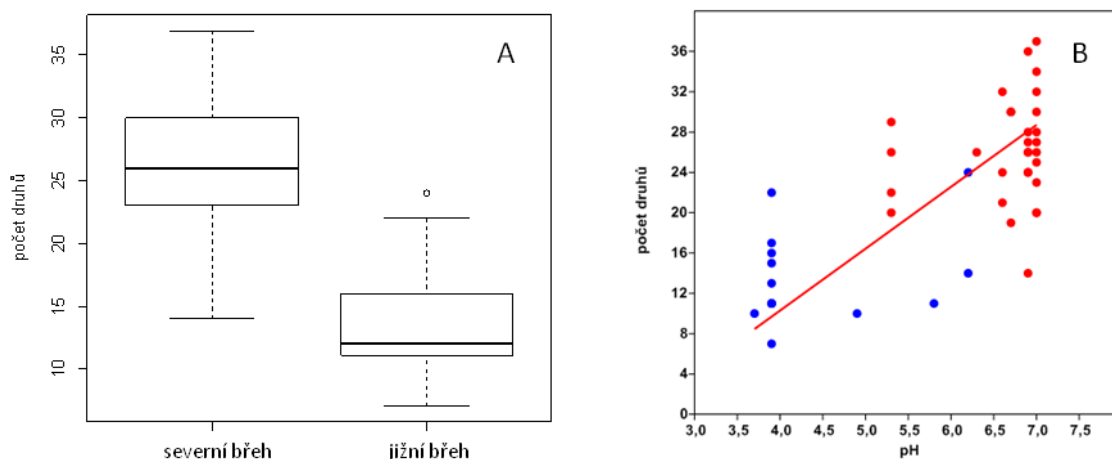
velmi úzce provázány, vysvětloval 20,7 % variability ($p < 0,001$). Čistý vliv mikrobiotopu byl poté 20,2 % ($p < 0,05$). Za pozorovaným signifikantním rozdílem v druhové bohatosti mikrobiotopů (Kruskal-Wallisův test, $p = 0,008$) stál zejména výrazně druhově bohatší plankton, v průměru 34 druhů, a naopak druhově velmi chudý metafyton rašeliníku, průměrně 10 druhů (obr. 16). Plankton byl vždy, kromě porovnání s metafytonem parožnatek (*Chara* sp.), signifikantně druhově bohatší (Mann-Whitneyho test, $p \leq 0,05$). Obdobně metafyton rašeliníku byl vždy, kromě metafytonu vláknitých řas, průkazně druhově chudší (Mann-Whitneyho test, $p < 0,05$). Při vynechání planktonních vzorků z analýzy přestal být vliv mikrobiotopu na druhovou bohatost průkazný, přičemž ale vysvětloval stále 13,2 % variability. Vliv abiotických faktorů se naopak zvýšil (27,2 %, $p < 0,001$). Celková vysvětlená variabilita oběma faktory pak byla 69,9 %. Do žádné z těchto analýz nebyl z důvodu nedostatečného počtu opakování zařazen metafyton mechových porostů (netýká se rašeliníků).



Obr. 16 plošný odběr, **A** - Vennův diagram zobrazuje proporce vysvětlené variability vlivu mikrobiotopu a abiotických faktorů (pH, konduktivita, teplota) na druhovou bohatost fytoplanktonních bičíkovců zjištěné pomocí permutační MANOVY. Tyto dva faktory vysvětlily dohromady 75,8 % variability. Hodnoty statistické signifikance jsou kódovány pomocí hvězdiček následovně: *** $p < 0,001$; * $p < 0,05$., **B** – porovnání druhové bohatosti napříč mikrobiotopy ilustrují krabicové diagramy. E - epipelon, M - metafyton, P - plankton, d - dno, l - list, b - bublinatka, c - chara, d - d'áblík, l - leknín (epifyton), r - rašeliník, v - vláknité řasy, z - zevar.

Vliv abiotických faktorů, vytvářejících na lokalitě Horní rybník charakteristický gradient, se tedy plně projevil až při tomto plošném odběru. Přestože byl celkový společný vliv abiotických faktorů výrazně statisticky signifikantní, při jejich testování zvlášť mělo signifikantní čistý vliv pouze pH ($p < 0,01$) a vysvětlilo 7,0 % variability v datech. Pro zobrazení pozorované závislosti druhové bohatosti na pH byla využita lineární regrese (obr.

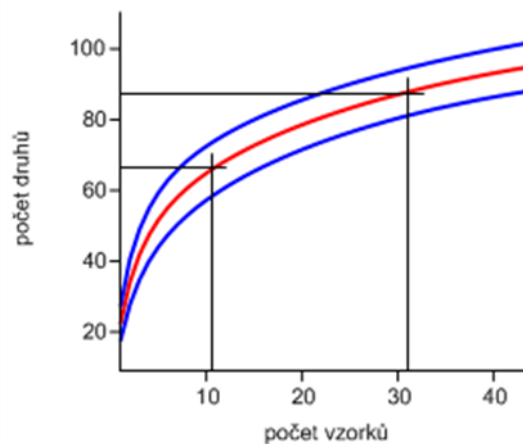
16), zkonstruovaná metodou nejmenších čtverců ($r = 0,708$; $R^2 = 0,50$; $p = 0,001$). S pH výrazně korelovala nejen konduktivita, $r = 0,798$ ($p < 0,0001$), ale také prostor odběrového místa (jižní x severní břeh), $r = 0,835$ ($p < 0,0001$). Proto nám při analýze vlivu jednotlivých faktorů na druhovou bohatost, ve které již byly zahrnuty abiotické faktory, současné zahrnutí efektu prostoru odběrového místa nepřineslo žádnou novou informaci. Jinými slovy, veškerou variabilitu druhové bohatosti, pozorovanou mezi odběrovými místy na severním a jižním břehu, lze přičíst zaznamenaným abiotickým faktorům (zejména pH). Rozdíl v druhové bohatosti mezi odběrovými místy severního a jižního břehu byl statisticky signifikantní (Kruskal-Wallisův test, $p = 0,006$) a jasně svázaný s již zmíněným gradientem abiotických faktorů mezi jižním a severním břehem (obr. 16). Severní břeh hostil mnohem bohatší společenstva, v průměru 26 druhů, nežli břeh jižní, jenž hostil průměrně 14 druhů (Mann-Whitneyho test, $p < 0,0001$).



Obr. 16 Druhová bohatost fytoplanktonních bičíkovců ve vztahu ke gradientu abiotických faktorů mezi severním a jižním břehem, **A** – severní břeh hostil bohatší společenstva nežli břeh jižní (Mann-Whitneyho test, $p < 0,0001$), **B** – závislost druhové bohatosti na pH zobrazená pomocí lineární regrese metodou nejmenších čtverců ($r = 0,708$; $R^2 = 0,50$; $p = 0,001$). Modře jsou znázorněny vzorky z jižního břehu, červeně vzorky ze severního břehu.

Vzhledem k provázanosti gradientu abiotických faktorů a vlivu odběrového místa, a dále vzhledem k postihnutí širokého spektra mikrobiotopů na tomto gradientu, působí v kontextu měřítka – jedné relativně malé vodní plochy, velmi zajímavě zkonstruovaná rarefaction křivka (obr. 17). Pro zachycení 90% druhové bohatosti bylo totiž nutno prohlédnout přibližně tři čtvrtiny odebraných vzorků. Přestože byly vzorky odebrány během jednorázového odběru (žádný vliv sezóny) a pouze na jedné lokalitě, vykazují velkou heterogenitu. Na základě sklonu křivky navíc můžeme předpokládat, že jsme nezachytili celý

„species pool“ a druhová bohatost by s dalšími vzorky narůstala. Je tedy otázkou, zda by pro zachycení celkové druhové bohatosti bylo lepší více prozkoumat zjištěný gradient abiotických faktorů, pokusit se ovzorkovat ještě jiné typy mikrobiotopů, či se zaměřit na vzácné druhy. Vzhledem k 75,8 % variability v datech vysvětlené vlivem abiotických faktorů a mikrobiotopu, by tak již případné pátrání po jakémkoliv dalším faktoru nemuselo mít smysl.

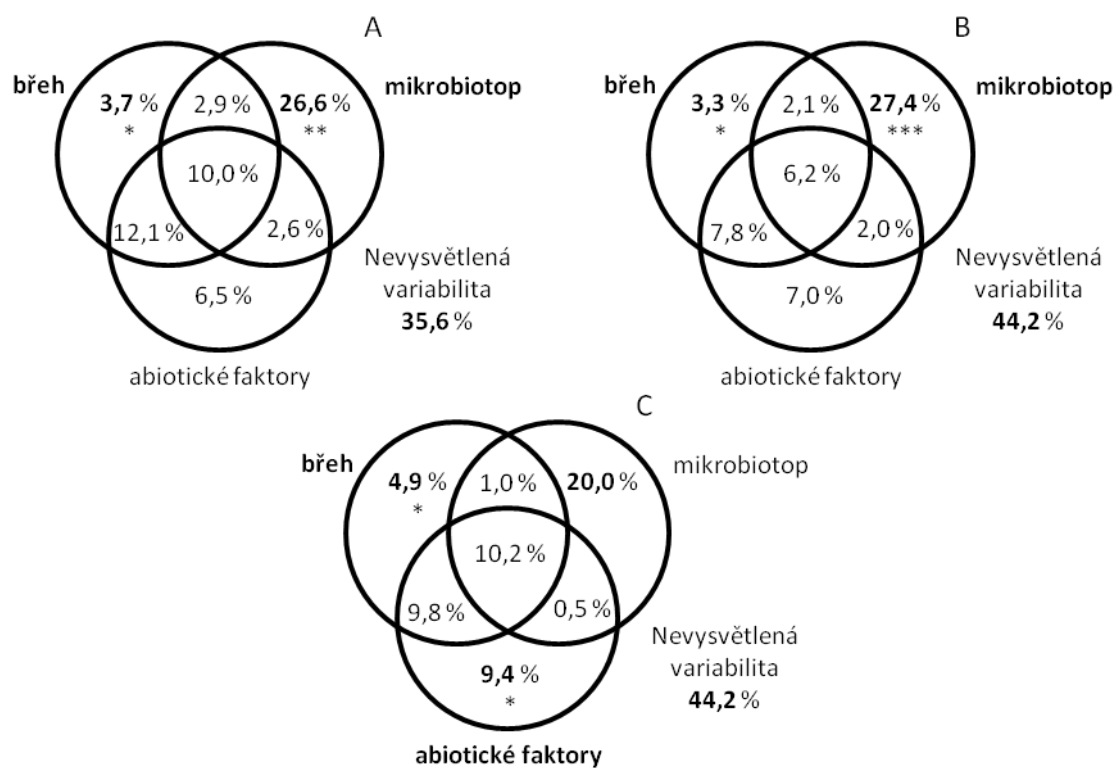


Obr. 17 Rarefaction křivka zkonstruovaná jako odhad postihnuté druhové bohatosti vzorků ve vztahu k počtu odebraných vzorků na lokalitě. Průsečík černých úseček značí 70 %, respektive 90 % druhové bohatosti zaznamenané na zkoumané lokalitě. Prostor mezi modrými křivkami odpovídá 95% konfidenčnímu intervalu.

3.2.2 Struktura společenstva

Z důvodu odstínění vlivu planktonu (viz předchozí podkapitoly) a posouzení skutečného vliv různých substrátů, byly některé analýzy provedeny jak na datech zahrnujících planktonní vzorky, tak na datasetu, z něž byly planktonní vzorky vyřazeny. Rozklad vysvětlené variability v druhových datech (myšlena data o struktuře společenstva) pomocí permutační MANOVY implementované ve funkci Adonis odhalil jasně největší vliv mikrobiotopu na strukturu společenstev (26,6 %, $p < 0,001$) i při vyřazení planktonních vzorků z analýzy. Ten byl navíc, na rozdíl od sezónních odběrů, provázán s vlivem ostatních faktorů. Při zahrnutí prostoru odběrového místa (jižní x severní břeh) do analýzy vysvětlil tento faktor svým čistým vlivem 3,7 % variability ($p < 0,05$). Zde je rozdíl oproti vlivu na druhovou bohatost, kde byl tento faktor kompletně provázán s měřenými abiotickými parametry prostředí. Abiotické faktory jako celek měly na strukturu společenstva průkazný vliv pouze při zanedbání vlivu prostoru odběrového místa (17,0 %, $p < 0,001$). Při testování faktorů zvlášť měla signifikantní vliv pouze teplota (2,9%, $p < 0,05$). Celkově byly všechny

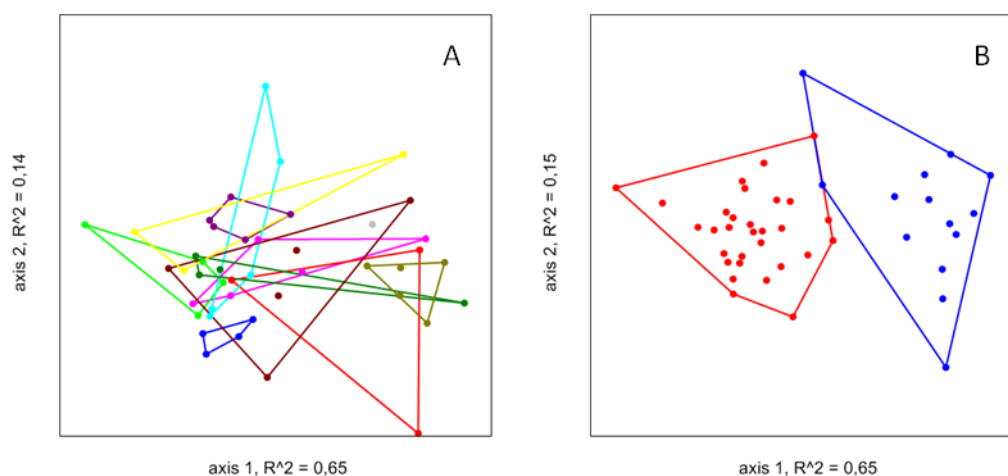
faktory velmi provázané. Použité indexy (Bray-Curtisův, Jaccardův) přinesly konzistentní výsledky (obr. 18). Výsledky založené na obou datasetech byly téměř totožné, zobrazeny jsou proto pouze výsledky s vyřazenými planktonními vzorky. Provedena byla také analýza s pouze 25 % nejčastějších druhů ve smyslu výskytů (bez planktonu, Jaccardův index). Mikrobiotop, i přes nejvyšší vysvětlenou variabilitu (20,0 %) v těchto datech, měl již neprůkazný vliv. Průkazně však ovlivnily strukturu společenstva abiotické faktory (9,4 %, $p < 0,05$) i prostor odběrového místa (4,9%, $p < 0,05$). Ty vysvětlovaly více variability nežli v případě celého datasetu, mikrobiotop naopak méně. Zdá se tedy, že abiotické faktory a prostor odběrového místa ovlivňují více výskyt druhů hojných.



Obr. 18 Vennovy diagramy zobrazují proporce variability v diverzitě fytoplanktonních bičíkoců (plošný odběr, bez planktonu) vysvětlené vlivem jednotlivých faktorů, **A** – prezenze i abundance (Bray-Curtisův index), **B** – pouze prezenze/absence (Jaccardův index), **C** – prezenze/absence 25 % nejčastějších druhů (Jaccardův index). Hodnoty statistické signifikance jsou kódovány pomocí hvězdiček následovně: *** $p < 0,001$; ** $p < 0,01$; * $p < 0,05$.

Vliv mikrobiotopu a prostotu odběrového místa je patrný také na NMDS diagramech (Bray-Curtisův index, 2D, Kruskalův stres = 0,18). Přestože byly vzorky v rámci některých mikrobiotopů dosti heterogenní, řada mikrobiotopů (každý je znázorněn jinou barvou) se

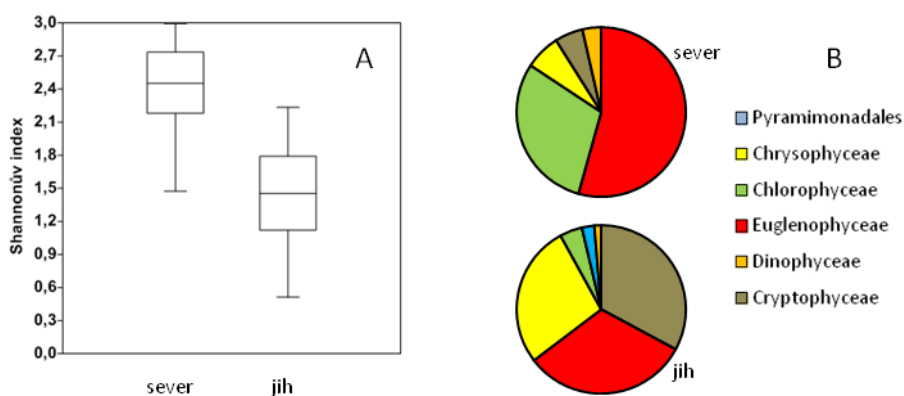
v ordinačním prostoru vůbec nepřekrývá (obr. 19). V případě severního a jižního břehu je patrné jasné odlišení podél první osy, jež vysvětluje nejvíce variability ($R^2 = 0,65$).



Obr. 19 NMDS diagram (plošný odběr), **A** – vliv mikrobiotopu, žlutá – epipelon-dno, hnědá – epipelon-list, tm. modrá - plankton, růžová - epifyton-leknín, sv. šedá – metafyton-mech (1 vz.), sv. zelená - metafyton-chara, tm. zelená - metafyton-d'áblík, olivová - metafyton-rašeliník, sv. modrá - metafyton-bublinatka, červená - metafyton-vláknité řasy, fialová - metafyton-zevar, **B** – vliv prostoru odběrového místa (červená – severní břeh, modrá – jižní břeh). Rozložení bodů v ordinačním prostoru odpovídá podobnosti vzorků (Bray-Curtisův index, 2D stress = 0,18). Hodnoty R^2 na osách značí vysvětlenou variabilitu.

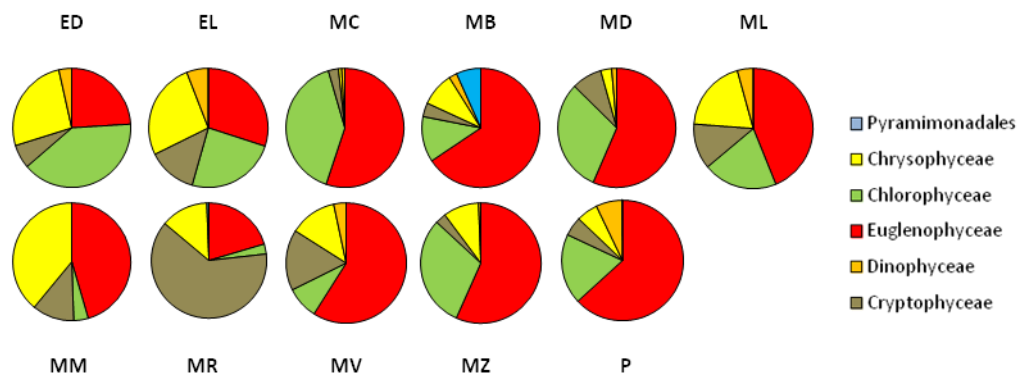
Analýza ANOSIM (Bray-Curtisův index) potvrdila rozdílnou strukturu společenstev mezi mikrobiotopy ($p = 0,0001$; $R = 0,428$) i mezi břehy ($p = 0,0001$; $R = 0,428$). Jednotlivé dvojice mikrobiotopů se však po uplatnění Bonferroniho korekce již signifikantně neodlišovaly, což mohlo být mimo jiné způsobeno velkým počtem porovnávaných kategorií s relativně malým počtem opakování. Jasné odlišení obou břehů v předešlých analýzách se potvrdilo i při porovnání jejich indexů diverzity (Shannonova, Simpsonova, „evenness“). Severní břeh hostil více vyrovnaná diverzní společenstva, naopak v případě jižního břehu měly na strukturu společenstva velký vliv dominantní druhy (obr. 20). Vzhledem ke shodným výsledkům je zobrazeno pouze porovnání břehů na základě Shannonova indexu diverzity (Mann-Whitneyho test, $p = 0,001$). V případě mikrobiotopů byl průkazný rozdíl shledán pouze při použití Simpsonova indexu diverzity (Kruskal-Wallisův test, $p = 0,013$), kdy tedy velkou roli ve struktuře společenstva hrála míra dominance. Ta byla v případě planktonu a metafytonu zevaru obecně velmi nízká, naopak v případě metafytonu rašeliníku, převažujícího na jižním břehu, velmi vysoká. Jednotlivé dvojice mikrobiotopů se však po uplatnění Bonferroniho korekce již signifikantně neodlišovaly.

Při zobrazení relativního zastoupení jednotlivých skupin (součet relativních abundancí všech druhů skupiny) je tato prostorově, abioticky i mikrobiotopově podmíněná odlišnost ve struktuře společenstev jasně patrná (obr. 20). To potvrzují i výsledky analýzy SIMPER (Bray-Curtisův index). Průměrná rozdílnost („dissimilarity“) jižního a severního břehu byla 84,7 %. Tato rozdílnost byla z více než 50 % vysvětlena pouhými 4 druhy a 1 rodem – *Cryptomonas* cf. *obovoidea* (17,6 %), *Synura* spp. (13,9 %), *Chlamydomonas* sect. *Pleiochloris* (8,4 %), *Trachelomonas oblonga* var. *punctata* (7,3 %) a *T. rugulosa* (6,9 %). Zatímco *Cryptomonas* cf. *obovoidea* a *Synura* spp. jasně preferovaly jižní břeh, *Chlamydomonas* sect. *Pleiochloris* a *Trachelomonas oblonga* var. *punctata* naopak jasně preferovaly břeh severní.



Obr. 20 Porovnání jižního a severního břehu (plošný odběr), **A** Shannonův index diverzity (Mann-Whitneyho test, $p = 0,001$), **B** relativní zastoupení jednotlivých skupin.

Rozdíly ve struktuře společenstev různých mikrobiotopů ilustrují koláčové grafy relativního zastoupení jednotlivých skupin (obr. 21). Očividná heterogenita společenstev napříč mikrobiotopy je tak ve shodě s průkazným vlivem mikrobiotopu i po vyřazení planktonních vzorků z analýz. Jasnou dominantou (průměrně nad 50 % buněk ve vzorku) šesti mikrobiotopů (metafytonu char, bublinatek, d'áblíku, vláknitých řas, zevaru a dále planktonu) byla krásnoočka (Euglenophyce), v případě metafytonu rašeliníku potom skrytěnky (Cryptophyceae). Metafytonu mechových porostů (ne r. *Sphagnum*) dominovaly zlativky (Chrysophyceae) a krásnoočka. Konečně „neždímané“ mikrobiotopy (epipelon dna i listu, epifyton leknínu) měly vyrovnanější zastoupení skupin.



Obr. 21 Relativní zastoupení jednotlivých skupin (součet relativních abundancí všech druhů skupiny) napříč mikrobioty. Kódování – 1. písmeno: E - epipelon, M - metafyton, P - plankton; 2. písmeno: d - dno, l - list, b – bublinatka, c - chara, d - d'áblík, l - leknín (epifyton), r - rašeliník, v - vláknité řasy, z - zevar.

Analýza SIMPER (Bray-Curtisův index) umožnila zjištěné rozdíly nahlédnout na druhové úrovni. Průměrná rozdílnost mikrobiotopů byla 72,0 % (v případě vynechání planktonních vzorků 72,4 %, v případě vynechání metafytonu rašeliníku 69,4 %). Druhy vykazující jasné substrátové preference, které k tomuto odlišení přispěly alespoň z 1 % a zároveň byly nalezeny v alespoň 10 vzorcích, shrnuje tabulka 4. Pro některé druhy je zde zároveň uveden preferovaný mikrobiotop během sezónních odběrů. Ze srovnání je patrné, že preferovaný typ mikrobiotopu během jednorázového plošného odběru nemusí korespondovat s preferovaným mikrobiotopem zjištěným na základě pravidelných sezónních odběrů. Jinými slovy, jak již bylo ukázáno na datech ze sezónních odběrů, substrátové preference některých druhů se v čase mění. Například rod *Synura*, který během sezónních odběrů preferoval planktonní prostředí, během tohoto podzimního plošného odběru preferoval bentické prostředí epipelonu. Dále některé druhy rodu *Trachelomonas*, které během sezónních odběrů preferovaly rovněž plankton, při plošném odběru preferovaly různé typy metafytonu. Naopak drobní zelení bičíkovci byli, stejně jako během sezónních odběrů, věrní metafytonu.

Konečně z druhů, vykazujících během sezónních odběrů „substrátovou specificitu“, byl zaznamenán *Mallomonas caudata* opět pouze v planktonu, avšak v méně než 5 vzorcích. Krásnoočko *Euglena gracilis* bylo opět běžným druhem naprosto jasně preferujícím metafyton. Tento druh se vyhýbal epipelonu, nicméně několik buněk bylo zaznamenáno v pelagickém prostředí.

Tab. 4 Druhy vykazující během plošného odběru jasné substrátové preference (analýza SIMPER, Bray-Curtisův index), % značí podíl na odlišení mikrobiotopů, PM – preferovaný mikrobiotop, absence – mikrobiotop, ve kterém nebyl druh zaznamenán, PM-S – preferovaný mikrobiotop během sezónních odběrů. Kódování mikrobiotopů: E - epipelon, M - metafyton, P - plankton, d -dno, l - list, b – bublinatka, c - chara, d - d'áblík, l – lekín (epifyton), r - rašeliník, v - vláknité řasy, z - zevar. Kódování skupin: červená - krásnoočka, zelená - zelené řasy, žlutá - zlativky, olivová – skrytěnky, oranžová - obrněnky. Zobrazeny jsou pouze druhy, které přispěly k odlišení mikrobiotopů minimálně z 1 %, a jenž se vyskytly alespoň v 10 vzorcích, tedy druhy relativně hojné.

Druh		%	PM	absence	PM-S
<i>Cryptomonas cf. obovoidea</i>		13,0	Mr , (Mv)	-	E
<i>Synura</i> spp.		10,3	Ed, El , (Ml, Mv, Mr)	-	P
<i>Chlamydomonas</i> sect. <i>Pleiochloris</i>		9,9	Ed, Mc, Md	Mr	-
<i>Trachelomonas rugulosa</i>		8,0	Mz	-	P
<i>Trachelomonas abrupta</i>		7,1	(Ml, Mc, Mb, Md, P)	-	-
<i>Trachelomonas volvocina</i>		5,3	Mc, P	-	P
<i>Euglena hemichromata</i>		4,6	Mb	Ed	-
<i>Pandorina morum</i>		3,5	Mz	Mc, Mr	-
<i>Euglenaria clavata</i>		3,3	Mv	Mc	-
<i>Euglena mutabilis</i>		2,5	Md	Mz, Mc, P	-
<i>Chlamydomonas cf. subcylindracea</i>		2,4	Ml, Mz, Mc, Md	-	-
<i>Dinobryon sertularia</i>		2,3	Ml, Mb, El	Ed	P
<i>Monomorphina aenigmatica</i>		1,8	P	Mr	-
<i>Mallomonas</i> spp. (ne <i>M. caudata</i>)		1,5	Mz, El , (P)	Mr	-
<i>Gloeomonas cf. diplochlamys</i>		1,4	Md, El	P	M
<i>Euglena gracilis</i>		1,4	Mz	Ml, Md, Mr, El, Ed	M
<i>Chloromonas</i> sp. "malá"		1,4	Mc , (Ml)	Mz, P	M
<i>Phacus monilatus</i> var. <i>suecicus</i>		1,4	Ed, El , (Mc)	-	P
<i>Trachelomonas volvocinopsis</i>		1,4	Ml , (Mz)	-	P
<i>Peridinium umbonatum</i>		1,2	Ml, Mv, P	Ed	-

4 Diskuze

4.1 Lokalita a její dominanty

Malé mělké izolovanější rybníky (přírodní, neobhospodařované) a jezera, hostí mnohdy neobyčejnou diverzitu organismů napříč všemi možnými skupinami. Výjimkou jsou ryby, tato komponenta mnohdy zcela chybí (Scheffer et al., 2006). Tím pádem jednak není rozvoj zooplanktonu regulovaný shora („top-down“) a jeho predanční tlak může společenstvo zejména planktonních mikrořas značně ovlivňovat (Vanni, 1987; Sommer et al., 2012), mimo jiné i udržováním vyšší druhové bohatosti (Tolonen et al., 2005). Zároveň absence ryb vede k nižšímu uvolňování živin ze sedimentů a jejich nižší recyklaci v pelagiálu. V takovýchto podmínkách se mezotrofní mělké lokality nacházejí spíše ve stavu „čisté vody“, kdy je těžiště primární produkce přesunuto do bentálu a litorál hostí bohatá a denzní společenstva makrofyt, jež brání výraznějšímu víření sedimentů indukovaného větrem a s ním spojenému uvolňování živin (Liboriussen & Jeppesen, 2003; Scheffer & Nes, 2007). Zhruba takto si lze představit stav zájmové lokality Horní rybník v PR Rybníčky u Podbořánek během několika let výzkumu.

Dominantní skupinou řas zájmové lokality, co do druhové bohatosti i početnosti, byla krásnoočka (Euglenophyceae). Krásnoočka patří mezi mixotrofní organismy využívající rozpuštěné organické živiny (Wołowski & Hindák, 2005). Druhově nejbohatší rod krásnooček představoval *Trachelomonas*, jehož hojnější druhy spolu s řadou dalších krásnooček preferovaly planktonní prostředí. Na základě nově se etablující „Funkční klasifikace sladkovodního fytoplanktonu“ (Reynolds et al., 2002; Padisák et al., 2009) by tak bylo možné fytoplanktonní společenstva na lokalitě Horní rybník z velké části zařadit do kodonů W1 a W2. Ty jsou typické pro malé mělké mezotrofní vody, které jsou aspoň po část roku bohaté na organické živiny, což je v souladu se zjištěným charakterem lokality. Je zajímavé, že velice podobná společenstva dominovala také například dočasným mediteránním vodám v době vysychání, kdy tyto vody vykazovaly velmi mělký charakter (Naselli-Flores & Barone 2012).

Rod *Trachelomonas* je kosmopolitně rozšířený, druhově velmi bohatý a častý zejména v teplejších vodách (Wołowski & Hindák, 2005). Několik druhů tohoto rodu dominovalo rovněž planktonu mělké tropické nádrže v Brazílii v období, kdy vodní hladinu přibližně z poloviny pokrývala denzní makrofyta, zejména vodní hyacint (Crossetti & Bicudo, 2008). Rozkládající se biomasa denzních porostů makrofyt v litorálu Horního rybníka, stejně jako

opad stromů akumulující se v litorálu, tak zřejmě představovaly dostatečný zdroj organických živin pro mixotrofní skupinu krásnooček, a tedy i rod *Trachelomonas*. Tento rod navíc patří mezi lorikátní zástupce krásnooček. Jeho buňky jsou tedy kryté pevnou, rigidní schránkou – lorikou, jejíž polysacharidová matrice bývá silně inkrustována solemi manganu a železa, díky čemuž má obvykle rezavohnědé zbarvení (Wołowski & Hindák, 2005). Navíc se na lorice velmi často vytvářejí různé hrbolky a ostny. Život v lorice, coby evolučně výhodná strategie, by tak tomuto rodu v mělkých mezotrofních vodách s výrazným predáčním tlakem zooplanktonu (Elser & Goldman, 1991) mohl poskytovat, v porovnání s „nekrytými“ druhy, velkou antipredační a tedy i konkurenční výhodu. Je totiž známo, že „nekrytí“ fytoplanktonní bičíkovci jsou obecně velmi efektivně spásáni zooplanktonem (Knisely & Geller, 1986). Zároveň si lze teoreticky představit, že by rezavohnědě zbarvená lorika mohla chránit před nadměrným ozářením způsobujícím fotoinhibici, či před UV zářením, které v malých hloubkách blízko hladiny, zejména volné vody, může hrozit, a tím výrazně ovlivňovat místní biotu, tedy i mikrořasy (Häder et al., 1998; Kahlert et al., 2002; Tóth, 2013).

Druhou nejbohatší skupinu fytoplanktonních bičíkovců na lokalitě Horní rybník představovaly zlativky (Chrysophyceae). Zejména pro rod *Mallomonas*, ke kterému náleželo 37⁴ druhů zaznamenaných pomocí TEM, představovala tato lokalita „druhovou pokladnici“. Vzhledem k přibližně 180 taxonomicky uznávaným druhům a infraspecifickým taxonům tak byla na lokalitě Horní rybník zaznamenána 1/5 celkové světové diverzity tohoto rodu (Jo et al., 2011; Guiry & Guiry, 2014). Tento rod je spolu s rodem *Dinobryon* na základě „Funkční klasifikace sladkovodního fytoplanktonu“ diagnostickým druhem kodonu E, tedy opět menších mělkých vod, spíše neutrálního až kyselějšího pH, a s nižším obsahem anorganických živin (Reynolds et al., 2002; Padišák et al., 2009). O zlativkách je známo, že mohou představovat dominantu oligotrofních až mezotrofních vod temperátu (Nicholls et al., 1992). Řada druhů zlativek ve své mixotrofní výživě kombinuje fotosyntézu a fagocytózu, a to převážně bakterií (Raven, 1997; Heinze et al., 2013). Toto se však netýká výše zmíněného rodu *Mallomonas*, jenž je výhradně fototrofní. Zejména koloniální druhy, které lépe odolávají sedimentaci a predáčnímu tlaku i většího zooplanktonu (Knisely & Geller, 1986), vytvářejí i při nižší intenzitě světla a při nižší teplotě typicky po rybně zapáchající velmi denzní populace – tzv. „boomy“ (Healey, 1983; Nicholls & Gerath, 1985).

⁴ V tabulce druhů je uvedeno pouze 35 taxonů, tato data vstupovala do statistických analýz. Drobný druh *M. pumilio* se však ve světle nejnovějších poznatků ukázal jako „pseudokryptický“ a podrobným prozkoumáním zaznamenaných šupin na lokalitě bylo zjištěno, že šupiny původně řazené k tomuto druhu náležejí ke 3 taxonům – *M. pumilio*, *M. pumilio* var. *dispersa* a *M. solea-ferrea* var. *irregularis* (Němcová et al., 2013).

Během studie na lokalitě Horní rybník byly zaznamenány dva výrazné populační boomy zlativek koloniálních rodů *Dinobryon* a *Synura*. Boom druhu *Dinobryon divergens* se odehrával v období prvních letních odběrů, kdy teplota vody v mělkém litorálu přesahovala 23 °C, a to v planktonu celého rybníka (zaznamenán na jižním i severních odběrových místech). Tento rod přitom vytváří denzní populace typicky při teplotách v rozmezí 9-18 °C, při teplotách nad 20 °C je naopak jeho růstová rychlost již velmi nízká (Heinze et al., 2013). Tento boom si tak lze vysvětlit, spíše než optimální teplotou, nízkými koncentracemi živin a vysokou denzitou bakterií v prostředí. *Dinobryon* totiž díky své mixotrofní výživě dokáže fagocytózou bakterií plně pokrýt například spotřebu fosforu (Kamjunke et al., 2007). To mu zřejmě začátkem letního období, kdy v mělkých mezotrofních vodách nastává silná kompetice o limitující živiny, zejména o fosfor (Liboriussen & Jeppesen, 2003), přineslo rozhodující kompetiční výhodu (Isaksson et al., 1999).

Boom druhu *Synura sphagnicola* se odehrál v období 6. podzimních odběrů, a to pouze v metafytonu a epipelonu na odběrovém místě C, tedy v litorálu dominovaném rašeliníkem. V tuto dobu zde byla naměřena druhá nejnižší hodnota pH (4,2) a vůbec nejnižší hodnota konduktivity ($107 \mu\text{S}\cdot\text{cm}^{-1}$). Tyto podmínky přesně odpovídají autekologii tohoto acidobiontního druhu preferujícího zároveň nižší konduktivitu (Kristiansen & Preisig, 2007). Tento druh bývá často nalézán ve vyšších abundancích v rašelinných tůních, přičemž patří k menšině druhů šupinatých chrysomonád, které dokážou vytvářet dominantní populace i při velmi kyselém pH kolem hodnot 3,5-4 (Němcová et al., 2001; Němcová, 2010). Při pH pod 4,5 se totiž rapidně snižuje dostupnost fosforu (Lucas & Davis, 1961). Tento druh se tak po boomu v období výrazného poklesu konduktivity díky specifickým podmínkám rašelinného jižního břehu udržel ve vysokých abundancích až do konce studie. Oba zaznamenané boomy souvisely vedle dramatické změny struktury společenstva také s výrazným poklesem druhové bohatosti dotčených mikrobiotopů.

4.2 Časo-prostorová diferenciacce společenstev

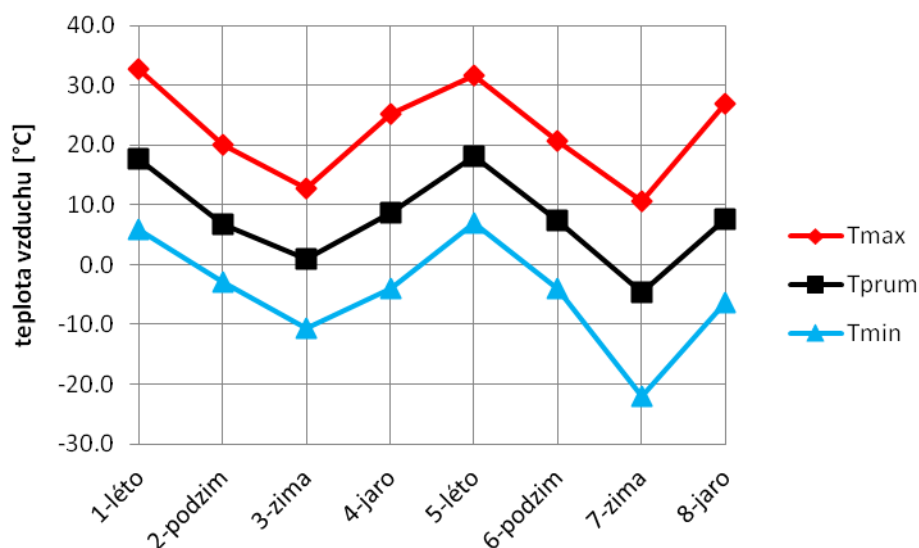
Lokalita Horní rybník hostila ve svém mělkém litorálu druhově bohatá, diverzní a velmi heterogenní společenstva fytoplanktonních bičíkovců. Během sezónních odběrů bylo zaznamenáno 162 druhů, během plošného odběru 95 druhů. Pro porovnání, při výzkumu celého fytoplanktonu, který byl však dominován fytoplanktonními bičíkovci, na 29 mělkých slepých ramen a tůních v nivě Lužnice se počet druhů pohyboval mezi 4-42 druhy (Pithart et al., 2007). Zjištěná různorodost těchto společenstev reflektuje z velké části působení

sezónních oscilací, intenzivní střetávání planktonního a bentického prostředí, a s tím související velkou diverzitu mikrobiotopů v litorálu, a v neposlední řadě výrazný prostorový gradient abiotických faktorů. Dá se předpokládat, že za zbylou variabilitou, kterou se zaznamenanými faktory nepodařilo objasnit, budou z části stát biotické faktory, jako například konkurenční boj o limitující živiny uprostřed sezóny a predace (Lynch & Shapiro, 1981; Elser & Goldman, 1991; Liboriussen & Jeppesen, 2003; Padisák et al., 2010). Zároveň je třeba zmínit, že takto složité systémy, jakým společenstvo fytoplanktonních bičíkovců je, vykazují na základě modelů mnohohodové kompetice dlouhodobé sezónní chaotické oscilace i při zanedbání působení faktorů prostředí (Huisman & Weissing, 2001; Scheffer et al., 2003). Proto by část nevysvětlené variability ve struktuře společenstev mohla odpovídat právě tomuto „chaosu“. Tyto úvahy podporuje i výzkum fytoplanktonu boreálních sladkovodních biotopů, kdy i přes zaznamenání velkého množství abiotických faktorů, jež obecně mívají, a ve studii také měli, výrazný vliv na strukturu společenstva, zůstala většina variability nevysvětlena (Soininen et al., 2007).

Sezóna (čas odběrů) byla nejvýraznějším faktorem s průkazným vlivem na strukturu společenstev i druhovou bohatost fytoplanktonních bičíkovců. Vliv sezóny byl silně provázán s vlivem zaznamenaných abiotických faktorů prostředí – pH, konduktivitou a teplotou vody. Tato zjištění jsou ve shodě s předpoklady PEG-modelu pro fytoplankton, který však staví hlavně na dynamice biomasy jednotlivých skupin (Sommer et al., 1986; Sommer et al., 2012). Zároveň mají podporu i ve studiích fytoENTOSU (Neif et al., 2013; Taniwaki et al., 2013). Pod vlivem „sezóny“ se skrývá jak prosté lineární plynutí času, tak zejména pro mírný pás charakteristické cyklické střídání ročních období se zimní disturbancí. Dodatečným zahrnutím průměrných, minimálních a maximálních teplot vzduchu (obr. 22), a dále srážek, za období 30 dní předcházejících každému odběru bylo zjištěno, že se teplota vzduchu na vlivu sezóny podílí zhruba z poloviny. Naopak vliv srážek nebyl patrný.

Zatímco během období předcházejícího 3. zimním odběrům klesla minimální teplota zhruba jen k $-10\text{ }^{\circ}\text{C}$, během období před 7. zimním odběrem klesla minimální teplota vzduchu pod $-20\text{ }^{\circ}\text{C}$ a rybník hluboce promrzl. Během samotných 7. zimních odběrů již sice panovala obleva, kromě nejužšího pásu podél břehu byla hladina stále pod silnou vrstvou ledu. Toto výrazně chladnější zimní období mohlo působit jako disturbance (Neustupa et al., 2012; Sommer et al., 2012), a přispět tak ke krátkodobé „zimní“ výměně obecně dominantních krásnooček v planktonu, metafytonu i epipelonu za drobné bičíkovce ze skupiny zelených řas (Chlamydomonadales, Chlorophyceae). Tito bičíkovci se rovněž ve studii mikrořas mělkého jezera na severu Anglie vyskytli ve větších abundancích právě na přelomu zimy a jara

(Talling & Parker, 2002) a také se několik let podíleli na formování zimního (pod ledem) maxima biomasy nádrže Řimov (Komárková et al, 2003). Obecně se však tato skupina účastní zejména úvodní fáze jarního maxima fytoplanktonu, neboť se jedná o drobné, rychle rostoucí mikrořasy, které však rychle podléhají kompetici a predaci (Lynch & Shapiro, 1981; Sommer et al., 1986).



Obr. 22 Maximální, průměrná a minimální teplota vzduchu za období 30 dní předcházející každým odběrem. Zdroj dat: <http://www.wunderground.com>

Společenstva fytoplanktonních bičíkoviců zkoumané lokality vykazovala dosti charakteristickou cyklickou dynamiku, kdy po zimní disturbanci působící průkazné snížení druhové bohatosti a generující obecně vysokou heterogenitu zimních společenstev, se společenstva 4. jarních odběrů strukturou i bohatostí opět přiblížila stavu z předchozího podzimu. Následné léto představovalo opět období s velmi heterogenními společenstvy. Konečně během 6. podzimních odběrů se strukturou i bohatostí společenstva znovu přiblížila společenstvům 2. podzimních a 4. jarních odběrů, aby byla opět vychýlena během zimní, tentokrát mnohem výraznější disturbance. Tato dynamika dobře koresponduje s charakterem lokality a působením nějakého výrazného „filtru“ (Van der Valk, 1981), díky němuž zřejmě jarní a podzimní společenstva vykazovala podobnější strukturu. Tímto filtrem mohl být velmi pravděpodobně predační tlak zooplanktonu, jenž může působit nejintenzivněji ve vodách se střední mírou živin (Lynch & Shapiro, 1981; Elser & Goldman, 1991), a jehož vyšší denzita byla na lokalitě Horní rybník pozorována během jara a podzimu. V případě 5. letních odběrů lze uniformitu společenstev planktonu, na rozdíl od značně heterogenních společenstev

metafytonu a epipelonu, opět přisuzovat výraznějšímu filtru. Zřejmě již však ne predaci zooplanktonem, který nebyl v letních vzorcích téměř zaznamenán. Tímto filtrem tak mohl být například stres z nadměrného ozáření a UV-B, před kterým mohla být společenstva epipelonu i metafytonu, vzhledem k mělké hloubce volné vody, teoreticky lépe chráněna. Tyto výsledky jsou v souladu se studii fyto-bentosu sladkých stojatých vod, kdy nejvíce stresována byla společenstva přímo při hladině, a naopak ideální světelné podmínky vykazovala hloubka 30-40 cm (Häder et al., 1998; Kahlert et al., 2002; Tóth, 2013). Značná heterogenita metafytonu a epipelonu by mohla souviset s letním rozvojem více různorodých mikrobiotopů, a to zejména ve smyslu prostorově nerovnoměrně rozložených živin či jiných zdrojů již na mikroměřítku v rámci těchto mikrobiotopů (Sommer, 1988). Omezené schopnosti šíření v rámci lokality, které byly zaznamenány ve studii celého společenstva fyto-bentosu (Černá, 2010), v případě těchto dobře pohyblivých organismů zřejmě nepřicházejí v úvahu.

V případě 8. jarního odběru, který jediný (z LM-vzorků) z výše nastíněné dynamiky vybočoval skrze svoji výrazně vyšší druhovou bohatost i odlišnou strukturu v porovnání se 4. jarním odběrem, lze uvažovat o kombinaci vlivu zimní disturbance a následné výrazné oblevy. Během 8. jarního odběru dosahovala průměrná teplota vody dokonce 16 °C. Pro porovnání, průměrná teplota vody během předchozích jarních a podzimních odběrů se pohybovala mezi 6-9 °C. Tato kombinace mohla způsobit posun ve struktuře a fenologii zooplanktonu a tím i rozdíly ve struktuře a bohatosti společenstev mikrořas. Je totiž známo, že teplota má na formování jarního maxima zooplanktonu, jehož se účastní zejména druhy přezimující v aktivní fázi či rychle se „probouzející“ z odpočívajícího stádia (Hanazato & Yasuno, 1989; Adrian et al., 2006), mnohem větší vliv, nežli na fytoplankton (Berger et al., 2007). Zároveň bylo zjištěno, že i malá změna ve velikostní struktuře zooplanktonu může způsobit výrazné změny ve struktuře společenstva mikrořas (Vanni, 1987).

Naprosto odlišnou, necyklickou sezónní dynamiku, pak vykazovala společenstva šupinatých chrysomonád (TEM-vzorky), kdy se od sebe jarní i podzimní společenstva průkazně lišila ve struktuře. Zatímco 1. osa v NMDS jasně oddělovala jarní a podzimní odběry, podél 2. osy se rozdělila společenstva předcházející a následující jedné, respektive druhé zimy. Zde je třeba uvést, že výsledky získané na základě pouze nepřímého pozorování šupinatých chrysomonád, skrze jejich šupiny, je třeba interpretovat obezřetně. Tato pozorování nám totiž ani tak nevypovídají o stavu společenstva v den odběru vzorků, jako o „průměrném stavu“ za delší období. Je tomu tak proto, že na rozdíl od samotné buňky, která poměrně rychle podléhá rozkladným procesům, tyto skleněné šupiny vykazují vysokou

odolnost a perzistenci v prostředí. Proto jsou také hojně využívány v paleoekologii (Siver, 1993; Siver & Lott, 2012).

Představa „průměrného stavu“ společenstva za delší období by sama o sobě vlastně mohla ve výzkumu ekologie mikrořas znamenat výhodu. Mikrořasy totiž patří mezi organismy s velkým „turnoverem“, a tedy i rychlými změnami ve struktuře společenstev (Scheffer et al., 2003; Padisák et al., 2010). Vzhledem k tomuto „turnoveru“ tak můžeme například jedním odběrem během měsíčního období zachytit jak společenstvo s víceméně průměrným složením, v porovnání s potenciálním odběrem o několik dní dříve či později, tak společenstvo vlivem výrazné aktuální oscilace důležitého faktoru naprosto vychýlené od potencionálního předcházejícího i následného stavu. Jinými slovy, v záznamu „průměrného stavu“ za delší období by sice mohlo být „uvedeno“ vše podstatné, co se na lokalitě odehrálo, zároveň by však jeho případná „dlouhodobá paměť“ mohla vést k „převrstvení“ a nerozpoznání důležitých sezónních trendů. Vzhledem k jasně patrným trendům zjištěným v sezónní dynamice šupinatých chrysomonád na lokalitě na základě studia jejich šupin nicméně není tato problematika zřejmě nikterak palčivá. Zdá se tedy, že šupiny podléhají, vzhledem k čtvrtletním odběrům, relativně rychlé depozici, a následně se již ze sedimentu příliš neuvolňují. Tuto představu podporuje jednak charakter lokality. Ta je sice mělká, ale před neustálým mícháním vlivem větru, a tedy i vysokou turbiditou, jednak výrazně stíněná okolním lesem a dále chráněná bohatými porosty makrofyt a parožnatek. Vzhledem k těmto porostům je také bohatá na odumírající rostlinnou biomasu, která svým příspěvkem k depozici zřejmě pomáhá s „uklizením“ šupin do sedimentu. Dále tuto představu podporuje zjištění, že některé druhy, které byly hojnější během jedněch odběrů, již nebyly v odběrech následujících zaznamenány.

Se záznamem šupin chrysomonád v bentickém prostředí a jejich prostorovou heterogenitou nicméně souvisí, zřejmě mnohem palčivěji, „efekt knihovny druhů“ (Carpenter & Waite, 2000). Jeho dokladem mohou být výskyty široce rozšířeného druhu *Mallomonas caudata*, který ve světelném mikroskopu vzhledem ke své velikosti nelze přehlédnout a zaměnit. Tento taxon byl největším zaznamenaným druhem tohoto rodu na lokalitě, přičemž obecně patří k největším zástupcům rodu (Siver, 1991). Na základě studia LM-vzorků dále patřil k „substrátovým specialistům“, neboť byl během sezónních i plošných odběrů zaznamenán pouze v planktonu. V případě studia TEM-vzorků však byly šupiny tohoto druhu, ač v nižších četnostech, nalezeny rovněž v metafytonu a epipelonu. Navíc se struktura společenstev šupinatých chrysomonád po vyloučení třech planktonních letních vzorků z období boomu koloniálního druhu *Dinobryon divergens* mezi mikrobioty nelišila. Velmi

pravděpodobně je tedy zjištěný záznam prostorové heterogenity šupinatých chrysomonád ovlivněn „efektem knihovny druhů“ a zjištěné výsledky v tomto směru mohou částečně představovat artefakt. I proto jim je v této studii věnována menší pozornost, nežli výsledkům na základě studia LM-vzorků.

Otázka substrátové specificity šupinatých chrysomonád se vzhledem k možnému ovlivnění „efektem knihovny druhů“ zdá být irelevantní. Nicméně, jistým protiargumentem může být fakt, že na základě studia TEM-vzorků vykazoval pouze zmíněný *Mallomonas caudata* afinitu k planktonu. Zlativky, zejména jednobuněčné taxony jakým je i rod *Mallomonas*, bývají při porovnání s ostatními skupinami fytoplanktonních bičíkovců považovány za horší plavce (Sommer, 1988; Padisák et al., 2003). Zároveň na povrchu svých buněk některé druhy vedle šupin nesou ještě různé ostny. Dosud není zcela jasné, zda ostny těmto druhům pomáhají snižovat predační tlak (Sandgren & Walton, 1995), mohly by však spíše pomáhat snižovat rychlost sedimentace, která je obecně u jednobuněčných bičíkovců, často kapkovitého tvaru, veliká (Padisák et al., 2003). Většinou se ale nepovažuje vzhledem k jejich schopnosti pohybu za problém. Je známo, že jediný tvar, který sedimentuje rychleji nežli koule, je tvar kapkovitý. Zároveň je známo, že s rostoucím počtem a délkou pravidelně uspořádaných ostnů se sedimentační rychlost snižuje (Reynolds, 1984). A právě poměrně velký druh *Mallomonas caudata* na povrchu své buňky nese vysoký počet dlouhých uspořádaných ostnů, které se navíc při aktivním pohybu přiklopí k buňce, a naopak při zastavení jakoby „naježí“ (Siver, 1991). Ostatní zaznamenané druhy tohoto rodu vedle toho patří mezi drobnější bičíkovce povětšinou nedisponující podobným mechanismem, případně s ostny vzhledem k velikosti buňky mnohem kratšími či nepokrývajícími takto nahusto celou buňku. Tímto rozdílem by bylo teoreticky možné vysvětlit jejich častější výskyt či vyšší abundance, a tedy i případnou preferenci, metafytonu či epipelonu, tedy bentického prostředí.

Navíc pouze *Mallomonas caudata*, a v jednom případě ještě drobný druh *M. pillula* f. *valdiviana*, byly jedinými zástupci rodu, kteří se ve vzorcích, vzhledem k množství nalezených šupin, vyskytli ve vysokých abundancích. Dále je třeba započítat mnohem vyšší citlivost metody TEM (transmisní elektronové mikroskopie) vzhledem k detekci druhů, kdy pouhá 1 buňka je ve vzorku zastoupena desítkami šupin, a tak čistě z hlediska pravděpodobnosti je i velmi vzácný druh při důkladném prozkoumání vzorku touto metodou mnohem spíše zaznamenanatelný, nežli ve světelném mikroskopu. Tyto drobné druhy tak nemusely být ve světelném mikroskopu během sezónních odběrů zaznamenány kvůli potenciálně velmi nízkým denzitám. Během plošného jednorázového odběru však ve

světelném mikroskopu byly zaznamenány i některé menší druhy. Tomu, jak výrazně se „efekt knihovny druhů“ během studie skutečně projevil, se ale zřejmě můžeme jen dohadovat.

Prostorová heterogenita druhové bohatosti společenstev fytoplanktonních bičíkovců byla během jednorázového plošného odběru ze 75,8 % průkazně vysvětlena gradientem provázaných abiotických faktorů (pH, konduktivitou a teplotou vody) mezi severním a jižním břehem a vlivem mikrobiotopu, konkrétního substrátu. V případě struktury společenstev dosáhla vysvětlená variabilita 64,4 %. Abiotické faktory vytvářely na lokalitě výrazný gradient mezi severním a jižním, rašeliníkem porostlým více stinným břehem. Rašeliníky (*Sphagnum* spp.) coby ekosystémoví stavitelé vytvářejí kyselé, na živiny chudé, mnohdy chladnější stinné prostředí (Van Breemen, 1995). Litorál na jižním břehu lokality, s průměrným pH 4,9 a nižšími hodnotami konduktivity i teploty vody, hostil průkazně druhově chudší, méně diverzní společenstva s vyšší mírou dominance. Právě pH, jako jediný faktor s průkazným čistým vlivem na druhovou bohatost, silně negativně korelovalo s druhovou bohatostí, což je ve shodě s dosavadním poznáním (Hörnström, 2002). Při snižování pH se totiž snižuje dostupnost klíčových živin, například fosforu (Lucas & Davis, 1961). Také se mění poměr rozpuštěných forem oxidu uhličitého za snižování HCO_3^- a zvyšování nedisociovaného CO_2 , na což je řada druhů citlivých (Moss, 1973).

Společenstva jižního a severního břehu se rovněž průkazně lišila ve své struktuře. Obdobně se společenstva mikrořas lišila ve své struktuře na gradientu pH a konduktivity v jiných lentických, obzvláště rašelinných ekosystémech (McMaster & Schindler, 2005; Nováková, 2007; Machová-Černá & Neustupa, 2009). Zatímco litorálu severního břehu Horního rybníka dominovala krásnoočka a bičíkovci ze skupiny zelených řas, na jižní straně dominovaly společně s krásnoočkou zlativky (zejména rod *Synura*) a skrytěnky (Cryptophyceae). To je částečně ve shodě s experimentálními změnami pH pokusného kanadského jezera 223, kdy rovněž v kyselejším pH dominovaly zlativky, v neutrálním pH naopak zelené řasy a skrytěnky (Findlay & Kasian, 1996). Zatímco v případě zlativek byla v rozsáhlé studii skandinávských jezer pozorována obecná dominance v mírně kyselých vodách, u ostatních skupin se spíše jednalo o záležitost konkrétních druhů (Hörnström, 2002).

Skrytěnky, coby další z dominant jižního rašelinného břehu, zastupoval zejména drobný druh *Cryptomonas* cf. *obovoidea*. Tato skrytěnka patří mezi nejmenší zástupce rodu (Hoef-Emden, 2007). Drobné druhy skrytěnek představují diagnostickou skupinu kodonu X2, která je typická pro mělké mezotrofní vody, jež se příliš nemíchají a je zde nízký predační tlak filtrujícího zooplanktonu (Reynolds et al., 2002; Padišák et al., 2009; Hall & Paerl, 2011). Obdobně je výše zmíněný rod *Synura* diagnostickým taxonem pro kodon Ws, jenž je typický

pro malé rybníčky bohatší na organické látky rostlinného původu, avšak s nízkým predačním tlakem. Tato charakteristika, s výjimkou nízkého predačního tlaku, odpovídá obecné charakteristice lokality vzhledem k zachyceným faktorům a dalším četnějším druhům. Na podzim byl však zaznamenán zejména v planktonu hojný výskyt zooplanktonu. Zdá se tedy, že specifické, kyselé, na živiny chudé, mnohdy stinné a chladné rašelinné prostředí, které řadě organismů nevyhovuje (Van Breemen, 1995), skýtalo pro tyto druhy hůře odolávající predačnímu tlaku jasné refugium. Skrytěrky si navíc umějí, zřejmě díky kombinaci chromatické adaptace a dobré pohyblivosti, poradit i ve stinném prostředí, ve kterém tak mohou mnohdy dominovat (Borics et al., 2003; Pithart et al. 2007).

4.3 Mikrobiotop jako výrazný faktor

Mikrobiotop se ukázal být klíčovým faktorem v prostorové heterogenitě druhové bohatosti i struktury společenstev fytoplanktonních bičíkovců na lokalitě Horní rybník. Hypotézu neutrality substrátů (Cattaneo & Kalff, 1979; Morin, 1986; Blindow, 1987; Cejudo-Figueiras et al., 2010) je tak možné v případě společenstev fytoplanktonních bičíkovců na lokalitě Horní rybník zavrhnout. Efekt vlivu mikrobiotopu na strukturu společenstev se navíc nikterak nesnížil při vynechání planktonních vzorků plošného odběru z analýz. Obdobně bylo složení fyto-bentických společenstev lentických i lotických ekosystémů primárně určeno typem mikrobiotopu-substrátu v několika jiných studiích (Machová-Černá & Neustupa, 2009; Veselá, 2009).

Vliv mikrobiotopu bývá typicky spojován s vlivem biotických faktorů (Townsend & Gell, 2005). Aktivní výběr mikrobiotopu by zřejmě mohl ovlivnit intenzitu predačního či kompetičního tlaku, kterému je daný druh vystaven. I volnější asociace s některým rostlinným substrátem či jemným sedimentem dna by tak na jednu stranu mohla pomoci kompenzovat případnou limitaci živinami ve volné vodě (Kahlert & Pettersson 2002; Liboriussen & Jeppesen, 2003), ale také by mohla skrze vyšší koncentraci živin v těchto mikrobiotopech vést k převládnutí pouze několika málo druhů, což bývá obecně pozorováno při zvyšování trofie z mezotrofního do hypertrofního stavu (Paerl, 1988; Padisák & Dokulil, 1994). Jelikož byla planktonní společenstva na zkoumané lokalitě průkazně druhově bohatší a strukturou odlišná, a to jak během sezónního „hrubého“ porovnání s metafytonem a epipelonem, tak během jednorázového odběru při porovnání s dalšími 9 substráty, jedním z vysvětlení by mohla být právě intenzivnější kompetice v bentickém prostředí bohatším na živiny.

Dalším vysvětlením by mohla být různá intenzita predace zooplanktonem, který zřejmě vzhledem k předpokládané nižší top-down regulaci ze strany planktivorních ryb nebyl nucen přesouvat své těžiště z planktonního prostředí do mikrobiotopů nabízejících více úkrytů (Townsend & Gell, 2005). Vyšší predací tlak a případně selektivním „vyžírání“ abundantnějších druhů jsou mechanismy mnohdy udržující vyšší druhovou bohatost fytoplanktonu (Porter, 1973; Tolonen et al., 2005). Tyto představy podporuje i zjištění, že v případě presence predátorů v bentickém prostředí má predací tlak na složení fytobentosu výraznější vliv (Hillebrand & Kahlert, 2001), což by zřejmě vedlo k opačnému trendu pozorované druhové bohatosti. Výraznější negativní vliv rostlinného substrátu, který by průkazně snižoval druhovou bohatost či diverzitu společenstva, byl pozorován pouze v případě rašeliníku. Tento vliv, jenž je diskutován již výše, se projevil nejen na společenstvech metafytonu rašeliníku, ale ovlivnil společenstva celého rašelinného břehu.

Dále bývá vliv mikrobiotopu spojován s členitostí jeho substrátu (Potapova & Charles, 2005; Carpenter & Waite, 2000), kdy hrubší a členitější substráty hostí mnohdy bohatší společenstva mikrořas. Při analýze pouze pohyblivých mikrořas fytobentosu bylo zjištěno, že hrubší substráty hostily nejen bohatší, ale zároveň strukturně odlišná společenstva (Schneck et al., 2011). Členitost substrátu ovlivňovala v případě fytoplanktonních bičíkovců na lokalitě Horní rybník spíše strukturu jejich společenstev, nikoliv však, co do statistické průkaznosti, druhovou bohatost. Zajímavým zjištěním je neprovázanost vlivu mikrobiotopu s žádným jiným zjišťovaným faktorem během sezónních odběrů, a naopak poměrně úzká provázanost s abiotickými faktory během jednorázového plošného odběru. Jedním z vysvětlení by mohlo být směsné odebíráání metafytonu během sezónních odběrů, které by teoreticky případnou provázanost s vlivem sezóny (různá sezónní dynamika rostlinných substrátů) i s vlivem abiotických faktorů anulovalo. Značná heterogenita vzorků z jednorázového plošného odběru v rámci jednotlivých substrátů, která souvisela s vlivem gradientu abiotických faktorů na lokalitě, tak byla z velké části zapříčiněna výrazným ekosystémovým inženýrem – rašeliníkem (Van Breemen, 1995).

Konečně jasná „substrátová specifická“, která bývá uváděna v mnohých studiích orientovaných zejména na prostorovou složku diferenciací fyto-bentických společenstev převážně rozsivek (Douglas & Smol, 1995; Lim et al., 2001), byla u fytoplanktonních bičíkovců zjištěna pouze ve třech případech. Analyzována byla pouze sezónní data pro druhy, které byly alespoň pětkrát zaznamenány na zkoumané lokalitě. Následně bylo přihlédnuto k výskytu druhů během jednorázového plošného odběru. Pro druhy *Uroglena volvox*, *Peridinium palatinum* a *Mallomonas caudata* nebyla zjištěna na základě světelné mikroskopie

afinita k ani jednomu substrátu. Tyto druhy tak představovaly zcela jasné planktonní specialisty. Zlativka *Uroglena volvox*, indikátorový druh kodonu U, patří mezi velké koloniální mixotrofní druhy častější v oligo-mezotrofních vodách s vyčerpanými živinami v horních vrstvách vody (Anneville et al., 2005). Na lokalitě byl tento druh zaznamenán pouze na jaře a na podzim, přičemž lze předpokládat, že mu jeho veliké kolonie mohly během tohoto období poskytnout důležitou antipredační výhodu (Knisely & Geller, 1986; Lurling & Van Donk, 1996). *Peridinium palatinum* stejně jako další zástupci rodu patří mezi indikátory kodonu L_O, přičemž tyto druhy mají značně širokou ekologickou amplitudu co do hloubky, velikosti i trofie vod (Reynolds et al., 2002; Padisák et al., 2009). Výskyt druhu *Mallomonas caudata* již byl diskutován výše.

Mnohem více druhů vykazovalo preferenci k určitému typu mikrobiotopu. Tyto preference byly během sezónních odběrů patrné nejen na druhové úrovni, ale také na rodové úrovni či dokonce na úrovni hlavních skupin fytoplanktonu. Tato zjištění tak jsou v souladu s nově se etablující „Funkční klasifikací fytoplanktonu“, jež zejména v případě fytoplanktonních bičíkovců staví na ekologii a trendech společných pro celé rody či skupiny (Reynolds et al., 2002; Padisák et al., 2009). Při porovnání druhových preferencí zjištěných během sezónních odběrů s výsledky jednorázového plošného odběru, a dále při podrobnějším studiu výskytu jednotlivých druhů, bylo zjištěno, že se substrátové preference řady druhů během sezóny mění. A co víc, druhy jasně preferující během části sezóny určitý mikrobiotop nemusejí být v následující části sezóny v tomto mikrobiotopu vůbec zaznamenané, přičemž se ve stejné době vyskytnou ve vysokých četnostech v mikrobiotopu dříve nevyhledávaném.

Tyto výsledky dokazují jasné přesouvání mezi planktonním a bentickým prostředím i mezi mikrobiotopy v rámci sezónní dynamiky fytoplanktonních bičíkovců. Tím zároveň tato zjištění podporují představu, že vedle klasicky uvažovaného úniku fytoplanktonních bičíkovců pelagického prostředí před nepříznivými podmínkami v čase, tedy tvorbou různých odpočívajících stádií a zároveň masivním snížením velikosti populací (Sommer et al., 1986; Scheffer et al., 2003; Padisák et al., 2010; Sommer et al., 2012), tyto organismy plně využívají fenoménu bičíku a v mělkých vodách, respektive litorálu, tak unikají nepříznivým podmínkám pouhou změnou mikrobiotopu. Tato představa je zároveň podpořena zjištěnou charakteristickou cyklickou sezónní dynamikou těchto organismů. Litorál tak může vedle klíčové role „semenné banky“, uchováující během zimní disturbance v podobě odpočívajících stádií značnou část diverzity fytoplanktonu (Rengefors et al., 2004), zároveň uchovávat „aktivní“ diverzitu pohyblivého fytoplanktonu i během vegetační sezóny. Podobný trend fytoplanktonu, kdy ve volné vodě řada druhů nebyla přítomna, ale v oblasti litorálu tyto

druhy nalezeny byly, byl zaznamenán v mělkém Neziderském jezeře, jež však vzhledem k vysokému obsahu solí a vysoké turbiditě hostí chudá fytoplanktonní společenstva (Padisák & Dokulil, 1994). V neposlední řadě výsledky mé studie překonávají onu pomyslnou propast mezi fytoplanktonem a fytobentosem, čímž pomáhají poskládat skutečný obrázek o fungování lentických ekosystémů.

5 Závěr

Lokalita Horní rybník hostila ve svém mělkém litorálu druhově bohatá, diverzní a velmi heterogenní společenstva fytoplanktonních bičíkovců. Dominantní skupinu této lokality představovala krásnoočka (Euglenophyceae). Druhově nejbohatším rodem byl však *Mallomonas*, patřící mezi šupinaté chrysomonády (Chrysophyceae). Jeho 37 zaznamenaných druhů představuje 1/5 celosvětové diverzity rodu. Zjištěná různorodost společenstev reflektovala z velké části působení sezónních oscilací, intenzivní střetávání planktonního a bentického prostředí, a s tím související velkou diverzitu mikrobiotopů v litorálu, a v neposlední řadě výrazný prostorový gradient abiotických faktorů.

Sezóna (čas odběrů) představovala nejvýraznější faktor s průkazným vlivem na strukturu společenstev i druhovou bohatost fytoplanktonních bičíkovců. Vliv sezóny byl silně provázán s vlivem zaznamenaných abiotických faktorů prostředí, a dal se vysvětlit zejména sezónní změnou teploty vzduchu a predačního tlaku. Společenstva fytoplanktonních bičíkovců vykazovala dosti charakteristickou cyklickou dynamiku. Výjimku představovaly šupinaté chrysomonády, které naopak vykazovaly necyklickou sezónní dynamiku. Prostorová heterogenita společenstev fytoplanktonních bičíkovců byla během plošného odběru ze 75,8 %, respektive 64,4 %, průkazně vysvětlena gradientem provázaných abiotických faktorů (pH, konduktivitou a teplotou vody) mezi severním a jižním břehem a vlivem mikrobiotopu, konkrétního substrátu. Jižní, rašeliníkem porostlý břeh, hostil průkazně druhově chudší a méně diverzní společenstva s vyšší mírou dominance. Společenstva obou břehů se rovněž průkazně lišila ve své struktuře.

Mikrobiotop fungoval jako výrazný faktor s průkazným vlivem na časo-prostorovou diferenciaci společenstev fytoplanktonních bičíkovců. Efekt vlivu mikrobiotopu na strukturu společenstev se projevil nejen při „hrubším“ porovnání planktonního prostředí s metafytonem a epipelonem, ale také na úrovni konkrétních substrátů. Hypotézu neutrality substrátů je tak možné v případě zkoumaných společenstev a mikrobiotopů zavrhnout.

Během studie byly odhaleny pouhé tři hojnější druhy, *Uroglena volvox*, *Peridinium palatinum* a *Mallomonas caudata*, které vykazovaly specifitu vůči konkrétnímu prostředí, a to planktonu. Velké množství druhů však vykazovalo preferenci k určitému typu mikrobiotopu. Tyto preference byly během sezónních odběrů patrné nejen na druhové úrovni, ale také na rodové úrovni, či dokonce na úrovni hlavních skupin fytoplanktonu. Zjištěné výsledky zároveň dokazují, že v rámci sezónní dynamiky fytoplanktonních bičíkovců dochází

k jasnému přesouvání mezi planktonním a bentickým prostředím i mezi mikrobiotopy. Tato zjištění tak podporují představu, že vedle klasicky uvažovaného úniku fytoplanktonních bičíkovců pelagického prostředí před nepříznivými podmínkami v čase, tedy tvorbou různých odpočívajících stádií a zároveň masivním snížením velikosti populací, tyto organismy plně využívají fenoménu bičíku a v mělkých vodách, respektive litorálu, tak unikají nepříznivým podmínkám pouhou změnou mikrobiotopu.

6 Literatura

- Adl S. M., Simpson A. G. B., Lane C. E., Lukeš J., Bass D., Bowser S. S., Brown M. W., Burki F., Dunthorn M., Hampl V., Heiss A., Hoppenrath M., Lara E., le Gall L., Lynn D. H., McManus H., Mitchell E. A. D., Mozley-Stanridge S. E., Parfrey L. W., Pawlowski J., Rueckert S., Shadwick L., Schoch C. L., Smirnov A. & Spiegel F. W. (2012): The revised classification of eukaryotes. - *Journal of Eukaryotic Microbiology*, 59: 429-514.
- Adrian, R., Wilhelm, S. & Gerten, D. (2006): Life-history traits of lake plankton species may govern their phenological response to climate warming. - *Global Change Biology*, 12: 652-661.
- Alkhalaf, I. A., Hübener, T. & Porembski, S. (2009): Prey spectra of aquatic *Utricularia* species (Lentibulariaceae) in northeastern Germany: The role of planktonic algae. - *Flora - Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants*, 204: 700-708.
- Alvarez-Cobelas, M., Rojo C. & Angeler, D. (2005): Mediterranean limnology: current status, gaps and the future. - *Journal of Limnology*, 64: 13-29.
- Anderson, M. J. & Gribble, N. A. (1998): Partitioning the variation among spatial, temporal and environmental components in a multivariate data set. - *Australian Journal of Ecology*, 23: 158-67.
- Anneville, O., Gammeter, S. & Straile, D. (2005): Phosphorus decrease and climate variability: mediators of synchrony in phytoplankton changes among European peri-alpine lakes. - *Freshwater Biology*, 50: 1731-1746.
- Archambault, P. & Bourget, E. (1999): Influence of shoreline configuration on spatial variation of meroplanktonic larvae, recruitment and diversity of benthic subtidal communities. - *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 238: 161-184.
- Asaeda, T., Sultana, M., Manatunge, J. & Fujino, T. (2004): The effect of epiphytic algae on the growth and production of *Potamogeton perfoliatus* L. in two light conditions. - *Environmental and experimental botany*, 52: 225-238.
- Asmund, B. & Kristiansen, J. (1986): The genus *Mallomonas* (Chrysophyceae). - *Opera Botanica*, 85: 5-128.
- Azovsky, A. I. (2002): Size-dependent species-area relationships in benthos: is the world more diverse for microbes? - *Ecography*, 25: 273-282.
- Berger, J. & Schagerl, M. (2004): Allelopathic activity of Characeae. - *Biologia-Bratislava*, 59: 9-16.
- Berger, S. A., Diehl, S., Stibor, H., Trommer, G., Ruhlenstroth, M., Wild, A., Weigert, A., Jäger, C. G. & Striebel, M. (2007): Water temperature and mixing depth affect timing and magnitude of events during spring succession of the plankton. - *Oecologia*, 150: 643-654.
- Blindow, I. (1987): The composition and density of epiphyton on several species of submerged macrophytes - the neutral substrate hypothesis tested. - *Aquatic Botany*, 29: 157-168.
- Böing, W. J., Wagner, A., Voigt, H., Deppe, T. & Benndorf, J. (1998): Phytoplankton responses to grazing by *Daphnia galeata* in the biomanipulated Bautzen reservoir. - *Hydrobiologia*, 389: 101-114.
- Borg I., Groenen, P. (2005): Modern multidimensional scaling: theory and applications. - Springer, New York, 614 pp.
- Borics, G., Tóthmérész, B., Grigorszky, I., Padisák, J., Várbíró, G. & Szabó, S. (2003): Algal assemblage types of bog-lakes in Hungary and their relation to water chemistry, hydrological conditions and habitat diversity. - *Hydrobiologia*, 502: 145-155.
- Bracco, A., Provenzale, A. & Scheuring, I. (2000): Mesoscale vortices and the paradox of the plankton. - *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 267: 1795-1800.
- Brussaard, C. P. (2004): Viral Control of Phytoplankton Populations – a Review. - *Journal of Eukaryotic Microbiology*, 51: 125-138.
- Burki, F., Okamoto, N., Pombert, J. F. & Keeling, P. J. (2012): The evolutionary history of haptophytes and cryptophytes: phylogenomic evidence for separate origins. - *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 279: 2246-2254.
- Carmona, J., Bojorge-García, M., Beltrán, Y. & Ramírez-Rodríguez, R. (2009): Phenology of *Sirodotia suecica* (Batrachospermaceae, Rhodophyta) in a high-altitude stream in central Mexico. - *Phycological Research*, 57: 118-126.
- Carney, H. J., Richerson, P. J., Goldman, C. R. & Richards, R. C. (1988): Seasonal phytoplankton demographic processes and experiments on interspecific competition. - *Ecology*, 69: 664-678.
- Carpenter, K. D. & Waite, I. R. (2000): Relations of habitat-specific algal assemblages to land use and water chemistry in the Willamette basin, Oregon. - *Environmental Monitoring and Assessment*, 64: 247-257.
- Carpenter, S. R. & Cottingham, K. L. (1997): Resilience and restoration of lakes. - *Conservation Ecology*, 1: 2-3.

- Cattaneo, A. & Kalff, J. (1979): Primary production of algae growing on natural and artificial aquatic plants: a study of interactions between epiphytes and their substrate. - *Limnology and Oceanography*, 24: 1031-1037.
- Cejudo-Figueiras, C., Álvarez-Blanco, I., Bécáres, E. & Blanco, S. (2010): Epiphytic diatoms and water quality in shallow lakes: the neutral substrate hypothesis revisited. - *Marine and Freshwater Research*, 61: 1457-1467.
- Ciugulea I. & Triemer R. E. (2010): *A Color Atlas of Photosynthetic Euglenoids*. - Michigan State University Press, 204 pp.
- Clarke, K. R. & Green, R. H. (1988): Statistical design and analysis for a 'biological effects' study. - *Marine Ecology Progress Series*, 46: 213-226.
- Clarke, K. R. (1993): Non-parametric multivariate analysis of changes in community structure. - *Australian Journal of Ecology*, 18: 117-143.
- Clarke, K. R., Chapman, M. G., Somerfield, P. J. & Needham, H. R. (2006): Dispersion-based weighting of species counts in assemblage analyses. - *Marine Ecology Progress Series*, 320: 11-27.
- Coesel, P. F. M. (1982): Structural characteristics and adaptations of desmid communities. - *Journal of Ecology*, 70: 163-177.
- Colwell, R. K. & Coddington, J. A. (1994): Estimating terrestrial biodiversity through extrapolation. - *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, Series B Biological Sciences*, 345: 101-18.
- Croome, R. L. & Tyler, P. A. (1988): Phytoflagellates and their ecology in Tasmanian polyhumic lakes. - *Hydrobiologia*, 161: 245-253.
- Crossetti, L. O. & Bicudo, C. E. D. M. (2008): Adaptations in phytoplankton life strategies to imposed change in a shallow urban tropical eutrophic reservoir, Garças Reservoir, over 8 years. - *Hydrobiologia*, 614: 91-105.
- Černá, K. (2010): Small-scale spatial variation of benthic algal assemblages in a peatbog. - *Limnologica*, 40: 315-321.
- Douglas, M. S. V. & Smol, J. P. (1995): Periphytic diatom assemblages from High Arctic ponds. - *Journal of Phycology*, 31: 60-69.
- Elliott, J. A., Jones, I. D. & Thackeray, S. J. (2006): Testing the sensitivity of phytoplankton communities to changes in water temperature and nutrient load, in a temperate lake. - *Hydrobiologia*, 559: 401-411.
- Elser, J. J. & Goldman, C. R. (1991): Zooplankton effects on phytoplankton in lakes of contrasting trophic status. - *Limnology and Oceanography*, 36: 64-90.
- Elser, J. J., Bracken, M. E., Cleland, E. E., Gruner, D. S., Harpole, W. S., Hillebrand, H., Ngai, J. T., Seabloom, E. W., Shurin, J. B. & Smith, J. E. (2007): Global analysis of nitrogen and phosphorus limitation of primary producers in freshwater, marine and terrestrial ecosystems. - *Ecology letters*, 10: 1135-1142.
- Elser, J. J., Marzolf, E. R. & Goldman, C. R. (1990): Phosphorus and nitrogen limitation of phytoplankton growth in the freshwaters of North America: a review and critique of experimental enrichments. - *Canadian Journal of fisheries and aquatic sciences*, 47: 1468-1477.
- Eminson, D. & Moss, B. (1980): The composition and ecology of periphyton communities in freshwaters. 1 The influence of host type and external environment on community composition. - *British Phycological Journal*, 15: 429-426.
- Ettl, H. (1983): Chlorophyta I - Phytomonadina. Vol.9. - In: Ettl, H., Gerloff, J. & Mollenhauer, D. (eds.), *Süßwasserflora von Mitteleuropa*. Gustav Fischer, Stuttgart, 807 pp.
- Felföldy, L. J. M. (1960): Comparative studies on photosynthesis in different *Scenedesmus* strains. - *Acta Botanica Hungarica*, 6: 1-13.
- Findlay, D. L., & Kasian, S. E. (1996): The effect of incremental pH recovery on the Lake 223 phytoplankton community. - *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 53: 856-864.
- Fox, J. W., Nelson, W. A. & McCauley, E. (2010): Coexistence mechanisms and the paradox of the plankton: quantifying selection from noisy data. - *Ecology*, 91: 1774-1786.
- Friday, L. E. (1992): Measuring investment in carnivory: seasonal and individual variation in trap number and biomass in *Utricularia vulgaris* L. - *New Phytologist*, 121: 439-445.
- Gaedke, U., Hochstädtler, S. & Straile, D. (2002): Interplay between energy limitation and nutritional deficiency: empirical data and food web models. - *Ecological Monographs*, 72: 251-270.
- Goldsborough, L. G. & Robinson, G. C. (1996): Pattern in wetlands. - In: Stevenson, J. R., Bothwell, M. L. & Lowe, R. L. (eds.), *Algal Ecology: Freshwater Benthic Ecosystems*. Academic Press, San Diego: 78-117.
- Grover, J. P. (1989): Effects of Si:P supply ratio, supply variability, and selective grazing in the plankton: an experiment with a natural algal and protistan assemblage. - *Limnology and Oceanography*, 34: 349-367.
- Guiry, M. D. & Guiry, G. M. (2014): *AlgaeBase*. World-wide electronic publication, National University of Ireland, Galway. Zdroj dostupný na: < <http://www.algaebase.org> >
- Häder, D. P., Kumar, H. D., Smith, R. C. & Worrest, R. C. (1998): Effects on aquatic ecosystems. - *Journal of Photochemistry and photobiology B: Biology*, 46: 53-68.

- Hall, N. S. & Paerl, H. W. (2011): Vertical migration patterns of phytoflagellates in relation to light and nutrient availability in a shallow microtidal estuary. - *Marine Ecology Progress Series*, 425: 1-19.
- Hammer, R., Harper, D. A. T., Ryan, P. D. (2001): PAST: Paleontological statistics software package for education and data analysis. - *Palaeontologia Electronica* 4: 1-9. Program volně dostupný na: <<http://folk.uio.no/ohammer/past/>>
- Hanazato, T. & Yasuno, M. (1989): Influence of overwintering *Daphnia* on spring zooplankton communities: An experimental study. - *Ecological Research*, 4: 323-338.
- Healey, F. P. (1983): Effect of temperature and light intensity on the growth rate of *Synura sphagnicola*. - *Journal of plankton research*, 5: 767-774.
- Hecky, R. E. & Kilham, P. (1988): Nutrient limitation of phytoplankton in freshwater and marine environments: a review of recent evidence on the effects of enrichment. - *Limnology and Oceanography*, 33: 796-822.
- Heino, J. & Soininen, J. (2010): Are common species sufficient in describing turnover in aquatic metacommunities along environmental and spatial gradients? - *Limnology and Oceanography*, 55: 2397-2402.
- Heinze, A. W., Truesdale, C. L., DeVaul, S. B., Swinden, J. & Sanders, R. W. (2013): Role of temperature in growth, feeding, and vertical distribution of the mixotrophic chrysophyte *Dinobryon*. - *Aquatic microbial ecology*, 71: 155-163.
- Hillebrand, H. & Kahlert, M. (2001): Effect of grazing and nutrient supply on periphyton biomass and nutrient stoichiometry in habitats of different productivity. - *Limnology and Oceanography*, 46: 1881-1898.
- Hilt, S., Ghobrial, M. G. & Gross, E. M. (2006): In situ allelopathic potential of *Myriophyllum verticillatum* (Haloragaceae) against selected phytoplankton species. - *Journal of Phycology*, 42: 1189-1198.
- Hoef-Emden, K. (2007): Revision of the genus *Cryptomonas* (Cryptophyceae) II: incongruences between the classical morphospecies concept and molecular phylogeny in smaller pyrenoid-less cells. - *Phycologia*, 46: 402-428.
- Hoef-Emden, K., & Melkonian, M. (2003): Revision of the Genus *Cryptomonas* (Cryptophyceae): a Combination of Molecular Phylogeny and Morphology Provides Insights into a Long-Hidden Dimorphism. - *Protist*, 154: 371-409.
- Hörnström, E. (2002): Phytoplankton in 63 limed lakes in comparison with the distribution in 500 untreated lakes with varying pH. - *Hydrobiologia*, 470: 115-126.
- Huisman, J. & Weissing, F. J. (2001): Fundamental unpredictability in multispecies competition. - *The American Naturalist*, 157: 488-494.
- Huisman, J., Jonker, R. R., Zonneveld C. & Weissing, F. J. (1999): Competition for light between phytoplankton species: experimental tests of mechanistic theory. - *Ecology*, 80: 211-222.
- Huisman, J., Sharples, J., Stroom, J. M., Visser, P. M., Kardinaal, W. E. A., Verspagen, J. M. & Sommeijer, B. (2004): Changes in turbulent mixing shift competition for light between phytoplankton species. - *Ecology*, 85: 2960-2970.
- Hutchinson, G. E. (1961): The paradox of the plankton. - *The American Naturalist*, 95: 137-145.
- Charles, D. F., Acker, F. W., Hart, D. D., Reimer, C. W. & Cotter, P. B. (2006): Large-scale regional variation in diatom-water chemistry relationships: rivers of the eastern United States. - *Hydrobiologia*, 561: 27-57.
- Ibarra, C., Tavera, R. & Novelo, E. (2009): Diversity and structure of periphyton and metaphyton diatom communities in a tropical wetland in Mexico. - *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 80: 763-769.
- Ibelings, B. W., De Bruin, A., Kagami, M., Rijkeboer, M., Brehm, M. & Donk, E. V. (2004): Host parasite interactions between freshwater phytoplankton and chytrid fungi (Chytridiomycota). - *Journal of Phycology*, 40: 437-453.
- Ilmavirta, V. (1988): Phytoflagellates and their ecology in Finnish brown-water lakes. - *Hydrobiologia*, 161: 255-270.
- Isaksson, A., Bergström, A. K., Blomqvist, P. & Jansson, M. (1999): Bacterial grazing by phagotrophic phytoflagellates in a deep humic lake in northern Sweden. - *Journal of Plankton Research*, 21: 247-268.
- Jarkovský, J., Littnerová, S. & Dušek, L. (2012): Statistické hodnocení biodiverzity. - *Akademické nakladatelství CERM, Brno*, 78 pp.
- Jeppesen, E., Jensen, J. P., Søndergaard, M., Lauridsen, T., Pedersen, L. J. & Jensen, L. (1997): Top-down control in freshwater lakes: the role of nutrient state, submerged macrophytes and water depth. - *Hydrobiologia*, 342/343: 151-164.
- Jo, B. Y., Shin, W., Boo, S. M., Kim, H. S. & Siver, P. A. (2011): Studies on ultrastructure and three-gene phylogeny of the genus *Mallomonas* (Synurophyceae). - *Journal of Phycology*, 47: 415-425.
- Jones R. I. (1988): Vertical distribution and diel migration of flagellated phytoplankton in a small humic lake. - *Hydrobiologia*, 161: 75-87.
- Jørgensen, E. G. (1957): Diatom periodicity and silicon assimilation. - *Dansk Botanisk Arkiv*, 18: 1-54.
- Kahlert, M. & Pettersson, K. (2002): The impact of substrate and lake trophy on the biomass and nutrient status of benthic algae. - *Hydrobiologia*, 489: 161-169.

- Kahlert, M., Hasselrot, A. T., Hillebrand, H. & Pettersson, K. (2002): Spatial and temporal variation in the biomass and nutrient status of epilithic algae in Lake Erken, Sweden. - *Freshwater Biology*, 47: 1191-1215.
- Kairesalo, T. (1980): Comparison of in situ photosynthetic activity of epiphytic, epipellic and planktonic algal communities in an oligotrophic lake, southern Finland. - *Journal of Phycology*, 16: 57-62.
- Kalff, J. & Knoechel, R. (1978): Phytoplankton and their dynamics in oligotrophic and eutrophic lakes. - *Annual Review of Ecology and Systematics*, 9: 475-495.
- Kamjunke, N., Henrichs, T. & Gaedke, U. (2007): Phosphorus gain by bacterivory promotes the mixotrophic flagellate *Dinobryon* spp. during re-oligotrophication. - *Journal of plankton research*, 29: 39-46.
- Kaplan, Z. (2012): Flora and phytogeography of the Czech Republic. - *Preslia*, 84: 505-573.
- Klemer, A. & Barko, J. (1991): Effects of mixing and silica enrichment on phytoplankton seasonal succession. - *Hydrobiologia*, 210: 171-181.
- Knisely, K. & Geller, W. (1986): Selective feeding of four zooplankton species on natural lake phytoplankton. - *Oecologia*, 69: 86-94.
- Komárková, J., Komárek, O. & Hejzlar, J. (2003): Evaluation of the long term monitoring of phytoplankton assemblages in a canyon-shape reservoir using multivariate statistical methods. - *Hydrobiologia*, 504: 143-157.
- Kosmala, S., Milanowski, R., Brzóska, K., Pękala, M., Kwiatowski, J. & Zakryś, B. (2007): Phylogeny and systematics of the genus *Monomorpha* (Euglenaceae) based on morphological and molecular data. - *Journal of Phycology*, 43: 171-185.
- Kristiansen, J. & Preisig, H. R. (2007): Chrysophyte and Haptophyte algae. Part 2: Synurophyceae. - In: Büdel, B., Gärtner, G., Krienitz, L., Preisig, H. R. & Schagerl, M. (eds.), *Süßwasserflora von Mitteleuropa. Freshwater Flora of Central Europe*. Spektrum Akademischer Verlag, Berlin & Heidelberg, 252 pp.
- Kruskal, J. B. (1964): Multidimensional scaling by optimizing goodness of fit to a nonmetric hypothesis. - *Psychometrika*, 29: 1-27.
- Legendre, P. & Legendre, L. (1998): *Numerical Ecology*. - Elsevier, Amsterdam, 853 pp.
- Legendre, P., Anderson, M. J. (1999): Distance-based redundancy analysis: testing multispecies responses in multifactorial ecological experiments. - *Ecological Monographs*, 69: 1-24.
- Leland, H. V. (1995): Distribution of phytobenthos in the Yakima River basin, Washington, in relation to geology, land use and other environmental factors. - *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 52: 1108-1129.
- Lepš, J. & Šmilauer, P. (2000): Mnohorozměrná analýza ekologických dat. – Jihočeská univerzita v Českých Budějovicích, České Budějovice, 102 pp.
- Liboriussen, L. & Jeppesen, E. (2003): Temporal dynamics in epipellic, pelagic and epiphytic algal production in a clear and a turbid shallow lake. - *Freshwater Biology*, 48: 418-431.
- Lim, D. S. S., Kwan, C. & Douglas, M. S. V. (2001): Periphytic diatom assemblages from Bathurst Island, Nunavut, Canadian High Arctic: an examination of community relationships and habitat preferences. - *Journal of Phycology*, 37: 379-392.
- Linton, E. W., Karnkowska-Ishikawa, A., Kim, J. I., Shin, W., Bennett, M. S., Kwiatowski, J., Zakryś, B. & Triemer, R. E. (2010): Reconstructing euglenoid evolutionary relationships using three genes: nuclear SSU and LSU, and chloroplast SSU rDNA sequences and the description of *Euglenaria* gen. nov. (Euglenophyta). - *Protist*, 161: 603-619.
- Litchman, E. & Klausmeier, C. A. (2001): Competition of phytoplankton under fluctuating light. - *The American Naturalist*, 157: 170-187.
- Litchman, E. (1998): Population and community responses of phytoplankton to fluctuating light. - *Oecologia*, 117: 247-257.
- Lucas, R. E. & Davis, J. (1961): Relationships between pH values of organic soils and availabilities of 12 plant nutrients. - *Soil Science*, 92: 177-182.
- Lürling, M. & van Donk, E. (1996): Zooplankton-induced unicell-colony transformation in *Scenedesmus acutus* and its effect on growth of herbivore *Daphnia*. - *Oecologia*, 108: 432-437.
- Lürling, M., van Geest, G. & Scheffer, M. (2006): Importance of nutrient competition and allelopathic effects in suppression of the green alga *Scenedesmus obliquus* by the macrophytes *Chara*, *Elodea* and *Myriophyllum*. - *Hydrobiologia*, 556: 209-220.
- Lynch, M. & Shapiro, J. (1981): Predation, enrichment, and phytoplankton community structure. - *Limnology and Oceanography*, 26: 86-102.
- Magurran, A. E. (2004): *Measuring biological diversity*. - Blackwell Science, Malden, 256 pp.
- Machová-Černá, K. & Neustupa, J. (2009): Spatial distribution of algal assemblages in a temperate lowland peat bog. - *International Review of Hydrobiology*, 94: 40-56.

- Majewska, R., Zgrundo, A., Lemke, P. & De Stefano, M. (2012): Benthic diatoms of the Vistula River estuary (Northern Poland): Seasonality, substrata preferences, and the influence of water chemistry. - *Phycological research*, 60: 1-19.
- Margalef, R. (1978): Life-forms of phytoplankton as survival alternatives in an unstable environment. - *Oceanologica acta*, 1: 493-509.
- McMaster, N. L. & Schindler, D. W. (2005): Planktonic and epipelagic algal communities and their relationship to physical and chemical variables in alpine ponds in Banff National Park, Canada. - *Arctic, antarctic, and alpine research*, 37: 337-347.
- Millie, D. F. & Lowe, R. L. (1983): Studies on Lake Erie's littoral algae; Host specificity and temporal periodicity of epiphytic diatoms. - *Hydrobiologia*, 99: 7-18.
- Moeller, R. E., Burkholder, J. M. & Wetzel, R. G. (1988): Significance of sedimentary phosphorus to a rooted submersed macrophyte (*Najas flexilis* (Willd.) Rostk. and Schmidt) and its algal epiphytes. - *Aquatic Botany*, 32: 261-281.
- Morin, J. O. N. (1986): Initial colonization of periphyton on natural and artificial apices of *Myriophyllum heterophyllum* Michx. - *Freshwater Biology*, 16: 685-694.
- Moss, B. (1973): The influence of environmental factors on the distribution of freshwater algae: an experimental study: II. The role of pH and the carbon dioxide-bicarbonate system. - *The Journal of Ecology*, 61: 157-177.
- Mudrák, O., Koptík, J., Říha, P. & Fainová, D. (2005): Plán péče o přírodní rezervaci Rybníčky u Podbořánek na období 2006-2015. – České Budějovice, 44 pp.
- Naselli-Flores, L. & Barone, R. (2012): Phytoplankton dynamics in permanent and temporary Mediterranean waters: is the game hard to play because of hydrological disturbance?. - *Hydrobiologia*, 698: 147-159.
- Negro, A. I., De Hoyos, C. & Vega, J. C. (2000): Phytoplankton structure and dynamics in Lake Sanabria and Valparaíso reservoir (NW Spain). - *Hydrobiologia*, 424: 25-37.
- Neif, É. M., de Lima Behrend, R. D. & Rodrigues, L. (2013): Seasonal dynamics of the structure of epiphytic algal community on different substrates from a Neotropical floodplain. - *Brazilian Journal of Botany*, 36: 169-177.
- Němcová, Y. (2010): Diversity and ecology of silica-scaled chrysophytes (Synurophyceae, Chrysophyceae) in the Nation Nature Monument Swamp and Břežňanský pond, Czech Republic. - *Cryptogamie, Algologie*, 31: 229-243.
- Němcová, Y., Kalina, T., Neustupa, J. & Nováková, S. (2001): Silica-scaled chrysophytes of the Krkonoše Mountains (Czech Republic). - *Archiv Für Hydrobiologie-Supplement*, 137: 97-108.
- Němcová, Y., Kreidlová, J., Pusztai, M. & Neustupa, J. (2013): *Mallomonas pumilio* group (Chrysophyceae/Stramenopiles) – a revision based on the scale/scale-case morphology and analysis of scale shape. - *Nova Hedwigia, Beiheft* 142: 27-49.
- Neustupa, J., Černá, K. & Štátný, J. (2012): Spatio-temporal community structure of peat bog benthic desmids on a microscale. - *Aquatic Ecology*, 46: 229-239.
- Nicholls, K. H. & Gerrath, J. F. (1985): The taxonomy of *Synura* (Chrysophyceae) in Ontario with special reference to taste and odour in water supplies. *Canadian journal of botany*, 63: 1482-1493.
- Nicholls, K. H. (1995): Chrysophyte blooms in the plankton and neuston of marine and freshwater systems. – In: Sandgren, C. D., Smol, J. P., & Kristiansen, J. (eds.), *Chrysophyte algae: ecology, phylogeny and development*. Cambridge University Press, 399 pp.
- Nováková, S. (2007): Structure and dynamics of the algal flora in subalpine mires in the Krkonoše Mountains (Giant Mountains; Czech Republic). - *Nova Hedwigia*, 84: 3-4.
- Oberholster, P. J. & Botha, A. M. (2011): Dynamics of phytoplankton and phytobenthos in Lake Loskop (South Africa) and downstream irrigation canals. - *Fundamental and Applied Limnology*, 179: 169-178.
- Oksanen, J., Blanchet, F. G., Kindt, R., Legendre, P., Minchin, P. R., O'Hara, R. B., Simpson, G. L., Solymos, P., Stevens, M. H. H., Wagner, H. (2011): *Vegan: Community Ecology Package*. *Knihovna volně dostupná na: < http://CRAN.R-project.org/package=Vegan >*
- Padisák, J. & Dokulil, M. (1994): Contribution of green-algae to the phytoplankton assemblage in a large, turbid shallow lake (Neusiedlersee, Austria-Hungary). - *Biologia*, 49: 571-579.
- Padisák, J. & Dokulil, M. (1994): Meroplankton dynamics in a saline, turbulent, turbid shallow lake (Neusiedlersee, Austria and Hungary). - *Hydrobiologia* 289: 23-42.
- Padisák, J., Crossetti, L. O. & Naselli-Flores, L. (2009): Use and misuse in the application of the phytoplankton functional classification: a critical review with updates. - *Hydrobiologia*, 621: 1-19.
- Padisák, J., Hajnal, E., Naselli-Flores, L., Dokulil, M. T., Nöges, P., Zohary, T. (2010): Convergence and divergence in organization of phytoplankton communities under various regimes of physical and biological control. - *Hydrobiologia*, 639: 205-220.

- Padisák, J., Soróczki-Pintér, É. & Rezner, Z. (2003): Sinking properties of some phytoplankton shapes and the relation of form resistance to morphological diversity of plankton - an experimental study. - *Hydrobiologia*, 500: 243-257.
- Paerl, H. (1988): Growth and reproductive strategies of fresh-water blue-green algae. - In Sandgren C. (ed.), *Growth and reproductive strategies of freshwater phytoplankton*. Cambridge University Press, Cambridge: 261-315.
- Pals, A., Elst, D., Muylaert, K. & Van Assche, J. (2006): Substrate specificity of periphytic desmids in shallow softwater lakes in Belgium. - *Hydrobiologia*, 568: 159-168.
- Passy, S. I. (2007): Differential cell size optimization strategies produce distinct diatom richness–body size relationships in stream benthos and plankton. - *Journal of Ecology*, 95: 745-754.
- Piirsoo, K., Vilbaste, S., Truu, J., Pall, P., Trei, T., Tuvikene, A. & Viik, M. (2007): Origin of phytoplankton and the environmental factors governing the structure of microalgal communities in lowland streams. - *Aquatic ecology*, 41: 183-194.
- Pithart, D., Pichlová, R., Bílý, M., Hrbáček, J., Novotná, K. & Pechar, L. (2007): Spatial and temporal diversity of small shallow waters in river Lužnice floodplain. - *Hydrobiologia*, 584: 265-275.
- Plachno, B. J. & Wolowski, K. (2008): Algae commensal community in Genlisea traps. - *Acta Societatis Botanicorum Poloniae*, 1: 77-86.
- Popovský, J. & Pfister, L. A. (1990): Süßwasserflora von Mitteleuropa. Vol. 6. Dinophyceae (Dinoflagellida). - Gustav Fischer, Jena & Stuttgart, Gustav Fischer. 272 pp.
- Porter, K. G. (1973): Selective grazing and differential digestion of algae by zooplankton. - *Nature*, 224: 179-180.
- Potapova, M. & Charles, D. F. (2005): Choice of substrate in algae-based water-quality assessment. - *Journal of the North American Benthological Society*, 24: 415-427.
- Potapova, M. G. & Charles, D. F. (2002): Benthic diatoms in USA rivers: distributions along spatial and environmental gradients. - *Journal of Biogeography*, 29: 167-187.
- Pouličková, A., Hašler, P., Lysáková, M. & Spears, B. (2008): The ecology of freshwater epipellic algae: an update. - *Phycologia*, 47: 437-450.
- Quitt, E. (1971): Klimatické oblasti Československa. – Academia, Brno, 73 pp.
- R Development Core Team (2010): R: a language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna. Program volně dostupný na: < <http://www.R-project.org>.>
- Raven, J. A. (1970): Exogenous inorganic carbon sources in plant photosynthesis. - *Biological Reviews*, 45: 167-221.
- Raven, J. A. (1997): Phagotrophy in phototrophs. – *Limnology and Oceanography*, 42: 198-205.
- Record, N. R., Pershing, A. J. & Maps, F. (2014): The paradox of the “paradox of the plankton”. - *ICES Journal of Marine Science*, 71: 236-240.
- Rengefors, K., Gustafsson, S. & Ståhl-Delbanco, A. (2004): Factors regulating the recruitment of cyanobacterial and eukaryotic phytoplankton from littoral and profundal sediments. - *Aquatic Microbial Ecology*, 36: 213-226.
- Reynolds, C. S. (1984): *The Ecology of Freshwater Phytoplankton*. - Cambridge University Press, Cambridge, 396 pp.
- Reynolds, C. S. (1993): Scales of disturbance and their role in plankton ecology. - *Hydrobiologia* 249: 157-171.
- Reynolds, C. S. R. (2006): *Ecology of Phytoplankton*. - Cambridge University Press, Cambridge, 552 pp.
- Reynolds, C. S., Huszar, V., Kruk, C., Naselli-Flores, L. & Melo, S. (2002): Towards a functional classification of the freshwater phytoplankton. - *Journal of plankton research*, 24: 417-428.
- Riber, H. H., Sorensen, J. P. & Kowalczewski, A. (1983): Exchange of phosphorus between water, macrophytes and epiphytic periphyton in the littoral of Mikolajskie Lake, Poland. - In: Wetzel, R. G. (ed.), *Periphyton of Freshwater Ecosystems*. Dr. W. Junk Publishers, Hague: 326-243.
- Richter, C. & Dainty, J. (1989): Ion behavior in plant cell walls. I. Characterization of the *Sphagnum russowii* cell wall ion exchanger. - *Canadian Journal of Botany*, 67: 451-459.
- Roberts, E., Kroker, J., Körner, S. & Nicklisch, A. (2003): The role of periphyton during the re-colonization of a shallow lake with submerged macrophytes. - *Hydrobiologia*, 506: 525-530.
- Sandgren, C. D., Walton, W. E. (1995): The influence of zooplankton herbivory on the biogeography of chrysophyte algae. - In: Sandgren, C. D., Smol, J. P., Kristiansen, J. (eds.), *Chrysophyte algae: Ecology, phylogeny and development*. Cambridge University Press, Melbourne: 269-302.
- Sand-Jensen, K. & Borum, J. (1991): Interactions among phytoplankton, periphyton, and macrophytes in temperate freshwaters and estuaries. - *Aquatic Botany*, 41: 137-175.
- Sarnelle, O. (1993): Herbivore effects on phytoplankton succession in a eutrophic lake. - *Ecological Monographs*, 63: 129-149.
- Saunders, L. L., Kilham, S. S., Winfield Fairchild, G. & Verb, R. (2012): Effects of small-scale environmental variation on metaphyton condition and community composition. - *Freshwater Biology*, 57: 1884-1895.

- Sell, D. W., Carney, H. J. & Fahnenstiel, G. L. (1984): Inferring competition between natural phytoplankton populations: the Lake Michigan example reexamined. – *Ecology*, 65: 325-328.
- Scheffer, M. & van Nes, E. H. (2007): Shallow lakes theory revisited: various alternative regimes driven by climate, nutrients, depth and lake size. - *Hydrobiologia*, 584: 455-466.
- Scheffer, M., Hosper, S. H., Meijer, M. L., Moss, B. & Jeppesen, E. (1993): Alternative equilibria in shallow lakes. - *Trends in ecology & evolution*, 8: 275-279.
- Scheffer, M., Rinaldi, S., Huisman, J. & Weissing, F. J. (2003): Why plankton communities have no equilibrium: solutions to the paradox. - *Hydrobiologia*, 491: 9-18.
- Scheffer, M., Van Geest, G. J., Zimmer, K., Jeppesen, E., Søndergaard, M., Butler, M. G., Hanson, M. A., Declerck, S. & De Meester, L. (2006): Small habitat size and isolation can promote species richness: second-order effects on biodiversity in shallow lakes and ponds. - *Oikos*, 112: 227-231.
- Schneck, F., Schwarzbald, A. & Melo, A. S. (2011): Substrate roughness affects stream benthic algal diversity, assemblage composition, and nestedness. - *Journal of the North American Benthological Society*, 30: 1049-1056.
- Siver, P. A. & Lott, A. M. (2012): Fossil species of *Mallomonas* from an Eocene Maar Lake with recessed dome structures: Early attempts at securing bristles to the cell covering? - *Nova Hedwigia*, 95: 517-529.
- Siver, P. A. (1977): Comparison of attached diatom communities on natural and artificial substrates. - *Journal of Phycology*, 13: 402-406.
- Siver, P. A. (1991): *The Biology of Mallomonas: Morphology, Taxonomy and Ecology*. - Kluwer Academic Publishers, 230 pp.
- Siver, P. A. (1993): Inferring the specific conductivity of lake water with scaled chrysophytes. - *Limnology and Oceanography*, 38: 1480-1492.
- Soininen, J. & Eloranta, P. (2004): Seasonal persistence and stability of diatom communities in rivers: are there habitat specific differences? - *European Journal of Phycology*, 39: 153-160.
- Soininen, J., Kokocinski, M., Estlander, S., Kotanen, J. & Heino, J. (2007): Neutrality, niches, and determinants of plankton metacommunity structure across boreal wetland ponds. - *Ecoscience*, 14: 146-154.
- Sommer, U. (1988): Some size relationships in phytoflagellate motility. - *Hydrobiologia*, 161: 125-131.
- Sommer, U., Adrian, R., De Senerpont Domis, L., Elser, J. J., Gaedke, U., Ibelings, B., Jeppesen, E., Lürling, M., Molinero, J. C., Mooij, W. M., van Donk, E. & Winder, M. (2012): Beyond the Plankton Ecology Group (PEG) model: mechanisms driving plankton succession. - *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 43: 429-448.
- Sommer, U., Gliwicz, Z. M., Lampert, W. & Duncan, A. (1986): The PEG-model of seasonal succession of planktonic events in freshwaters. - *Archiv für Hydrobiologie*, 106: 433-471.
- Starmach, K. (1985): Chrysophyceae und Haptophyceae. Vol.5. - In: Ettl, H., Gerloff, J., Heynig, H. & Mollenhauer, D. (eds.), *Süßwasserflora von Mitteleuropa*. Gustav Fischer, Stuttgart, 515 pp.
- Stevenson, R. J. (1997): Scale-dependent determinants and consequences of benthic algal heterogeneity. - *Journal of the North American Benthological Society*, 16: 248-262.
- Svoboda, P., Kulichová, J., Šťastný, J. (2014): Spatial and temporal community structure of desmids on a small spatial scale. - *Hydrobiologia*, 722: 291-303.
- Talling, J. F. & Parker, J. E. (2002): Seasonal dynamics of phytoplankton and phytobenthos, and associated chemical interactions, in a shallow upland lake (Malham Tarn, northern England). - *Hydrobiologia*, 487: 167-181.
- Taniwaki, R. H., Borghi, T. C., Magrin, A. G. E., Calijuri, M. C., Bottino, F. & Moschini-Carlos, V. (2013): Structure and dynamics of the community of periphytic algae in a subtropical reservoir (state of São Paulo, Brazil). - *Acta Botanica Brasílica*, 27: 551-559.
- Ter Braak, C. J. & Šmilauer, P. (2012): *Canoco 5: Software for Multivariate Data Exploration, Testing, and Summarization*.
- Tilman, D. (1977): Resource competition between planktonic algae: an experimental and theoretical approach. - *Ecology*, 58: 338-348.
- Tolonen, K. T., Holopainen, I. J., Hämäläinen, H., Rahkola-Sorsa, M., Ylöstalo, P., Mikkonen, K. & Karjalainen, J. (2005): Littoral species diversity and biomass: concordance among organismal groups and the effects of environmental variables. - *Biodiversity & Conservation*, 14: 961-980.
- Tóth, V. R. (2013): The effect of periphyton on the light environment and production of *Potamogeton perfoliatus* L. in the mesotrophic basin of Lake Balaton. - *Aquatic Science*, 75: 523-534.
- Townsend, C. R., Begon, M. & Harper, J. L. (2010): *Základy ekologie*. - Univerzita Palackého v Olomouci, Olomouc, 518 pp.
- Townsend, S. A. & Gell, P. A. (2005): The role of substrate type on benthic diatom assemblages in the Daly and Roper Rivers of the Australian wet/dry tropics. - *Hydrobiologia*, 548: 101-115.

- Uitz, J., Claustre, H., Gentili, B. & Stramski, D. (2010): Phytoplankton class-specific primary production in the world's oceans: seasonal and interannual variability from satellite observations. - *Global Biogeochemical Cycles*, 24: 1-19.
- Ulanowicz, R. E. (1995): Utricularia's secret: the advantage of positive feedback in oligotrophic environments. - *Ecological Modelling*, 79: 49-57.
- Vadeboncoeur, Y., Vander Zanden, M. J. & Lodge, D. M. (2002): Putting the lake back together: Reintegrating benthic pathways into lake food web models. - *Bioscience*, 52: 44-54.
- Van Breemen, N. (1995): How *Sphagnum* bogs down other plants. - *Trends in Ecology & Evolution*, 10: 270-275.
- Van der Valk, A. G. (1981): Succession in wetlands: a Gleasonian approach. - *Ecology*, 62: 688-696.
- Van der Valk, A. G. (2006): The biology of freshwater wetlands. - Oxford University Press Inc., New York, 192 pp.
- Vanni, M. J. (1987): Effects of nutrients and zooplankton size on the structure of a phytoplankton community. - *Ecology*, 68: 624-635.
- Vavilova, V. V. & Lewis Jr., W. M. (1999): Temporal and altitudinal variations in the attached algae of mountain streams in Colorado. - *Hydrobiologia*, 390: 99-106.
- Veselá, J. & Johansen, J. R. (2009): The diatom flora of ephemeral headwater streams in the Elbsandsteingebirge region of the Czech Republic. - *Diatom Research*, 24: 443-477.
- Veselá, J. (2009): Spatial heterogeneity and ecology of algal communities in an ephemeral sandstone stream in the Bohemian Switzerland National Park, Czech Republic. - *Nova Hedwigia*, 88: 531-547.
- Vieira, J. Jr & Necchi, O. Jr (2002): Microhabitat and plant structure of Characeae (Chlorophyta) populations in streams from São Paulo State, southeastern Brazil. - *Cryptogamie, Algologie*, 23: 51-63.
- Vyverman, W., Verleyen, E., Sabbe, K., Vanhoutte, K., Sterken, M., Hodgson, D. A., Mann, D. G., Juggins, S., Van de Vijver, B., Jones, V., Flower, R., Roberts, D., Chepurnov, V. A., Kilroy, C., Vanormelingen, P. & Wever, A. D. (2007): Historical processes constrain patterns in global diatom diversity. - *Ecology*, 88: 1924-1931.
- Walters, A. W., Sagrario, M. D. L. Á. G. & Schindler, D. E. (2013): Species-and community-level responses combine to drive phenology of lake phytoplankton. - *Ecology*, 94: 2188-2194.
- Watson, S. B., McCauley, E. & Downing, J. A. (1997): Patterns in phytoplankton taxonomic composition across temperate lakes of differing nutrient status. - *Limnology and Oceanography*, 42: 487-495.
- Weilhoefer, C. L. & Pan, Y. (2006): Diatom-based bioassessment in wetlands: how many samples do we need to characterize the diatom assemblage in a wetland adequately? - *Wetlands*, 26: 793-802.
- Wellborn, G. A., Skelly, D. K. & Werner, E. E. (1996): Mechanisms creating community structure across a freshwater habitat gradient. - *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 27: 337-363.
- Wetzel, R. G. (2001): *Limnology: Lake and River Ecosystems*, 3rd Edition. - Academic Press, San Diego, 1006 pp.
- Wiklund, J. A., Bozinovski, N., Hall, R. I. & Wolfe, B. B. (2010): Epiphytic diatoms as flood indicators. - *Journal of Paleolimnology*, 44: 25-42.
- Wołowski, K. & Hindák, F. (2005): *Atlas of Euglenophytes*. - VEDA Publishing House of the Slovak Academy of Sciences, Cracow, 136 pp.
- Yan, N. D. & Stokes, P. (1978): Phytoplankton of an acidic lake, and its responses to experimental alterations of pH. - *Environmental Conservation*, 5: 93-100.
- Yan, N. D. (1979): Phytoplankton community of an acidified, heavy metal-contaminated lake near Sudbury, Ontario: 1973-1977. - *Water, Air, and Soil Pollution*, 11: 43-55.
- Zalack, J. T., Casamatta, D. A., Verb, R. G. & Vis, M. L. (2006): A two-year survey of the algal community in a woodland stream from southeastern Ohio. - *Northeastern Naturalist*, 301-318.
- Zheng, L. & Stevenson, R. J. (2006): Algal assemblages in multiple habitats of restored and extant wetlands. - *Hydrobiologia*, 561: 221-238.

7 Přílohy

Seznam příloh:

Příloha 1: Zaznamenané faktory prostředí a druhová bohatost vzorků, sezónní odběry.

Příloha 2: Zaznamenané faktory prostředí a druhová bohatost vzorků, jednorázový plošný odběr.

Příloha 3: Seznam druhů zaznamenaných během sezónní odběrů ve světelném mikroskopu (LM-vzorky).

Příloha 4: Seznam druhů zaznamenaných během sezónní odběrů v transmisním elektronovém mikroskopu (TEM-vzorky).

Příloha 5: Seznam druhů zaznamenaných během jednorázového plošného odběru.

Příloha 6: Seznam druhů, které se nejvíce podílely na odlišení mikrobiotopů a sezón

Příloha 1: Zaznamenané faktory prostředí a druhová bohatost vzorků, sezónní odběry.

vzorek	datum	pH	konduktivita ($\mu\text{S/cm}$)	teplota ($^{\circ}\text{C}$)	mikrobiotop	odběrové místo	odběr	druhová bohatost (LM)	druhová bohatost (TEM)
v1	30.6.2010	6.9	319	22.1	plankton	A	1-léto	-	6
v2	30.6.2010	6.9	319	22.1	metafyton	A	1-léto	-	23
v3	30.6.2010	6.9	319	22.1	epipelon	A	1-léto	-	22
v4	30.6.2010	6.9	320	23.2	plankton	B	1-léto	-	5
v5	30.6.2010	6.9	320	23.2	metafyton	B	1-léto	-	24
v6	30.6.2010	6.9	320	23.2	epipelon	B	1-léto	-	27
v7	30.6.2010	6.6	318	23.2	plankton	C	1-léto	-	4
v8	30.6.2010	6.6	318	23.2	metafyton	C	1-léto	-	26
v9	30.6.2010	6.6	318	23.2	epipelon	C	1-léto	-	20
v10	17.11.2010	6.6	589	6.2	plankton	A	2-podzim	30	9
v11	17.11.2010	6.6	589	6.2	metafyton	A	2-podzim	15	13
v12	17.11.2010	6.6	589	6.2	epipelon	A	2-podzim	7	22
v13	17.11.2010	6.3	594	6.1	plankton	B	2-podzim	16	9
v14	17.11.2010	6.3	594	6.1	metafyton	B	2-podzim	14	15
v15	17.11.2010	6.3	594	6.1	epipelon	B	2-podzim	12	16
v16	17.11.2010	5.5	380	5.9	plankton	C	2-podzim	20	10
v17	17.11.2010	5.5	380	5.9	metafyton	C	2-podzim	11	8
v18	17.11.2010	5.5	380	5.9	epipelon	C	2-podzim	14	12
v19	9.2.2011	5.5	310	1.0	plankton	A	3-zima	7	-
v20	9.2.2011	5.5	310	1.0	metafyton	A	3-zima	10	-
v21	9.2.2011	5.5	310	1.0	epipelon	A	3-zima	16	-
v22	9.2.2011	6.2	360	1.3	plankton	B	3-zima	11	-
v23	9.2.2011	6.2	360	1.3	metafyton	B	3-zima	10	-
v24	9.2.2011	6.2	360	1.3	epipelon	B	3-zima	5	-
v25	9.2.2011	4.3	330	0.8	plankton	C	3-zima	7	-
v27	9.2.2011	4.3	330	0.8	epipelon	C	3-zima	3	-
v28	16.4.2011	6.6	324	9.0	plankton	A	4-jaro	19	12
v29	16.4.2011	6.6	324	9.0	metafyton	A	4-jaro	13	23
v30	16.4.2011	6.6	324	9.0	epipelon	A	4-jaro	13	20
v31	16.4.2011	6.7	326	8.7	plankton	B	4-jaro	22	12
v32	16.4.2011	6.7	326	8.7	metafyton	B	4-jaro	17	25
v33	16.4.2011	6.7	326	8.7	epipelon	B	4-jaro	19	22
v34	16.4.2011	4.6	182	7.8	plankton	C	4-jaro	29	12
v35	16.4.2011	4.6	182	7.8	metafyton	C	4-jaro	9	16
v36	16.4.2011	4.6	182	7.8	epipelon	C	4-jaro	12	22
v37	29.6.2011	6.5	287	24.1	plankton	A	5-léto	25	-
v38	29.6.2011	6.5	287	24.1	metafyton	A	5-léto	5	-
v39	29.6.2011	6.5	287	24.1	epipelon	A	5-léto	8	-
v40	29.6.2011	7.0	290	25.4	plankton	B	5-léto	23	-
v41	29.6.2011	7.0	290	25.4	metafyton	B	5-léto	9	-
v42	29.6.2011	7.0	290	25.4	epipelon	B	5-léto	18	-
v43	29.6.2011	6.1	277	20.0	plankton	C	5-léto	28	-
v44	29.6.2011	6.1	277	20.0	metafyton	C	5-léto	14	-
v45	29.6.2011	6.1	277	20.0	epipelon	C	5-léto	9	-
v46	4.11.2011	7.0	260	7.3	plankton	A	6-podzim	20	6
v47	4.11.2011	7.0	260	7.3	metafyton	A	6-podzim	13	13
v48	4.11.2011	7.0	260	7.3	epipelon	A	6-podzim	20	15
v49	4.11.2011	7.0	257	7.3	plankton	B	6-podzim	20	17
v50	4.11.2011	7.0	257	7.3	metafyton	B	6-podzim	28	16
v51	4.11.2011	7.0	257	7.3	epipelon	B	6-podzim	38	12
v52	4.11.2011	4.2	107	7.7	plankton	C	6-podzim	15	15
v53	4.11.2011	4.2	107	7.7	metafyton	C	6-podzim	12	6
v54	4.11.2011	4.2	107	7.7	epipelon	C	6-podzim	11	8
v55	27.2.2012	6.3	178	1.0	plankton	A	7-zima	5	-
v56	27.2.2012	6.3	178	1.0	metafyton	A	7-zima	5	19
v57	27.2.2012	6.3	178	1.0	epipelon	A	7-zima	9	20
v58	27.2.2012	6.1	295	0.5	plankton	B	7-zima	16	13
v59	27.2.2012	6.1	295	0.5	metafyton	B	7-zima	14	21
v60	27.2.2012	6.1	295	0.5	epipelon	B	7-zima	16	19
v61	27.2.2012	4.4	138	0.9	plankton	C	7-zima	9	8
v62	27.2.2012	4.4	138	0.9	metafyton	C	7-zima	9	12
v63	27.2.2012	4.4	138	0.9	epipelon	C	7-zima	6	7
v64	26.4.2012	6.8	360	18.5	plankton	A	8-jaro	20	18
v65	26.4.2012	6.8	360	18.5	metafyton	A	8-jaro	28	18
v66	26.4.2012	6.8	360	18.5	epipelon	A	8-jaro	29	19
v67	26.4.2012	7.8	320	19.0	plankton	B	8-jaro	30	23
v68	26.4.2012	7.8	320	19.0	metafyton	B	8-jaro	23	23
v69	26.4.2012	7.8	320	19.0	epipelon	B	8-jaro	19	15
v70	26.4.2012	3.8	200	10.1	plankton	C	8-jaro	30	20
v71	26.4.2012	3.8	200	10.1	metafyton	C	8-jaro	14	5
v72	26.4.2012	3.8	200	10.1	epipelon	C	8-jaro	17	18

Příloha 2: Zaznamenané faktory prostředí a druhová bohatost vzorků, jednorázový plošný odběr.

vzorek	pH	konduktivita ($\mu\text{S}/\text{cm}$)	teplota ($^{\circ}\text{C}$)	mikrobiotop	odběrové místo	břeh	druhová bohatost
v1	7.0	306	12.0	epipelon-dno	5	sever	20
v2	7.0	306	12.0	epipelon-list	5	sever	26
v3	7.0	306	12.0	metafyton-bublinatka	5	sever	23
v4	7.0	306	12.0	metafyton-d'áblík	5	sever	27
v5	7.0	306	12.0	metafyton-chara	5	sever	30
v6	7.0	306	12.0	epifyton-leknín	5	sever	25
v7	3.9	188	9.4	metafyton-mech	8	jih	11
v8	3.9	188	9.4	metafyton-rašeliník	8	jih	7
v9	3.9	188	9.4	metafyton-vláknité řasy	8	jih	13
v10	7.0	306	12.0	metafyton-zevar	5	sever	20
v11	7.0	306	12.0	plankton	5	sever	34
v12	6.9	324	12.6	epipelon-dno	7	sever	27
v13	6.9	324	12.6	epipelon-list	7	sever	26
v14	6.9	324	12.6	metafyton-bublinatka	7	sever	24
v15	6.9	324	12.6	metafyton-d'áblík	7	sever	28
v16	6.9	324	12.6	metafyton-chara	7	sever	14
v17	6.9	324	12.6	epifyton-leknín	7	sever	26
v18	6.2	174	10.1	metafyton-rašeliník	10	jih	14
v19	7.0	317	14.3	metafyton-vláknité řasy	6	sever	28
v20	6.9	324	12.6	metafyton-zevar	7	sever	24
v21	6.9	324	12.6	plankton	7	sever	36
v22	3.9	188	9.4	epipelon-dno	8	jih	16
v23	3.9	188	9.4	epipelon-list	8	jih	15
v24	3.9	188	9.4	metafyton-bublinatka	8	jih	22
v25	3.9	188	9.4	metafyton-d'áblík	8	jih	11
v26	3.9	188	9.4	epifyton-leknín	8	jih	11
v27	5.8	170	10.8	metafyton-rašeliník	11	jih	11
v28	3.9	188	9.4	metafyton-vláknité řasy	8	jih	17
v29	6.2	174	10.1	metafyton-zevar	10	jih	24
v30	6.7	326	17.0	epipelon-list	2	sever	30
v31	6.7	326	17.0	metafyton-bublinatka	2	sever	19
v32	6.6	300	16.4	metafyton-chara	4	sever	24
v33	6.7	326	17.0	epifyton-leknín	2	sever	30
v34	3.7	230	10.6	metafyton-rašeliník	12	jih	10
v35	6.3	433	18.9	metafyton-zevar	1	sever	26
v36	6.6	300	16.4	plankton	4	sever	32
v37	5.3	192	17.1	epipelon-list	3	sever	29
v38	5.3	192	17.1	metafyton-bublinatka	3	sever	22
v39	6.6	300	16.4	metafyton-d'áblík	4	sever	21
v40	7.0	317	14.3	metafyton-chara	6	sever	37
v41	5.3	192	17.1	epifyton-leknín	3	sever	26
v42	4.9	191	10.2	metafyton-rašeliník	9	jih	10
v43	5.3	192	17.1	metafyton-zevar	3	sever	20
v44	7.0	317	14.3	plankton	6	sever	32

	v10	v11	v12	v13	v14	v15	v16	v17	v18	v19	v20	v21	v22	v23	v24	v25	v26	v27	v28	v29	v30	v31	v32	v33	v34	v36	v37	v38	v39	v40	v41	
<i>Phacus curvicauda</i>	1																															
<i>Phacus elegans</i>																																
<i>Phacus helicoides</i>																															2	
<i>Phacus inflexus</i>																											1					
<i>Phacus limnophila</i>	1								1														1									
<i>Phacus longicauda</i>	2	1		2			1											1			2		2				2				2	
<i>Phacus moniliatus</i> var. <i>suecicus</i>	1								1			2	1	1				1	1			1	2			1	2				1	
<i>Phacus orbicularis</i>	2			2													1	2	1	2	1	1		1			2				2	
<i>Phacus pleuronectes</i>	1																															
<i>Phacus tortus</i>																																
<i>Pyramimonas tetrahyinchus</i>																																
<i>Sphaerellopsis cylindrica</i>																																
<i>Strombomonas verrucosa</i> var. <i>zmiewika</i>																											1				2	
<i>Synura</i> sp. 1	2						2											3			2	1		2								
<i>Synura</i> sp. 2				1	1	1	3		2												2		1									
<i>Synura</i> sp. 3				2		1	2		1									3			2		1	2		2						
<i>Synura</i> sp. 4																		1														
<i>Trachelomonas abrupta</i>																				1			1				1					
<i>Trachelomonas abrupta</i> var. <i>minor</i>							1		1				1					1	1		1	1					1					
<i>Trachelomonas bacillifera</i>	2	1			1		1				1	1					1						1								2	
<i>Trachelomonas caudata</i>	1																							1			1				1	
<i>Trachelomonas cervicula</i>	1	1		1			1		1			1	1				1	1			1	1	1	1	1		1					
<i>Trachelomonas curta</i>																																
<i>Trachelomonas globularis</i>					1	2						1			1														1			
<i>Trachelomonas hispida</i>	2								1			1				1											2				1	1
<i>Trachelomonas hispida</i> var. <i>coronata</i>								1	1																							
<i>Trachelomonas hispida</i> var. <i>crenulatocollis</i>																																
<i>Trachelomonas hispida</i> var. <i>granulata</i>									1		1		1												2							2
<i>Trachelomonas intermedia</i>							1							1									1									
<i>Trachelomonas klebsii</i>																			1													
<i>Trachelomonas komarovii</i>																					1											
<i>Trachelomonas oblonga</i> var. <i>punctata</i>												1																				
<i>Trachelomonas rugulosa</i>	2	1	1	2	2	1	2		1		1	2		2		2		1	1	2	1	1		2	1	2						
<i>Trachelomonas similis</i>							1	1																								
<i>Trachelomonas</i> sp. 1																																1
<i>Trachelomonas</i> sp. 2																																
<i>Trachelomonas</i> sp. 3																																
<i>Trachelomonas</i> sp. 4																																
<i>Trachelomonas volvocina</i>	2	2	1		1	1	2	1	1			1	2	1		1		2	2	2	1	2	2	1		2	3		2	2	2	
<i>Trachelomonas volvocinopsis</i>	1	1			1		1	1			1		1	1	1	1						2										
<i>Uroglena volvox</i>	2			3			2																		3							

Příloha 3: Seznam druhů zaznamenaných během sezónní odběrů ve světelném mikroskopu (LM-vzorky). **2. část**

	v42	v43	v44	v45	v46	v47	v48	v49	v50	v51	v52	v53	v54	v55	v56	v57	v58	v59	v60	v61	v62	v63	v64	v65	v66	v67	v68	v69	v70	v71	v72	
<i>Carteria</i> sp.		1					1																									
<i>Ceratium cornutum</i>																																
<i>Colacium cyclopicola</i>									2																							
<i>Cryptoglena skujae</i>	1																															
<i>Cryptomonas ovata</i>			2	1			1		1	2						2							1	2			1					
<i>Cryptomonas cf. obovoidea</i>	1	1	2	2	1	1	2	2	2	3		3	3				1	2	2	1		1	1	3	3	2	2	3	2	2	2	
<i>Cryptomonas curvata</i>							1			1						1		1														
<i>Cryptomonas</i> sp. "malá"	2								1	2													2				2					
<i>Dinobryon divergens</i>		2				1																										
<i>Dinobryon sertularia</i>							2	2	2	1	1		1									2									1	
<i>Eudorina elegans</i>									1														1		2							
<i>Euglena agilis</i>	1				2	1										1											1					
<i>Euglena cuneata</i>					1																											
<i>Euglena deses</i>																																
<i>Euglena ehrenbergii</i>		3								1															1							
<i>Euglena geniculata</i>					2				2			2																		1		
<i>Euglena gigas</i>																																
<i>Euglena gracilis</i>																								1								1
<i>Euglena granulata</i>																													1	2	1	
<i>Euglena hemichromata</i>													2											1		1	1		1			
<i>Euglena ignobilis</i>																										1						
<i>Euglena mutabilis</i>			1	1						1			2						1				1									
<i>Euglena oblonga</i>					2	1																										
<i>Euglena pascheri</i>																																
<i>Euglena sanguinea</i>																																
<i>Euglena splendens</i>	1																															
<i>Euglena viridis</i>		1	2		1				2	2	1						2	1	1		1			2	1		2				2	
<i>Euglenaria caudata</i>								1		1		2																				
<i>Euglenaria clavata</i>																							1		1	1			1	1		
<i>Gloeomonas cf. diplochlamys</i>	1		2				2	1	2	1		1				1	2	2	1	2	2	2		1	2		1	2	1		1	
<i>Gonium pectorale</i>																								1								
<i>Gymnodinium aeruginosum</i>	1									3	1														1	1						
<i>Gymnodinium chiatosporum</i>												1	2							1		1							2	2		
<i>Gymnodinium palustre</i>									1																							
<i>Gymnodinium</i> sp. 1																													1	1		
<i>Gymnodinium</i> sp. 2			2													2				2	2	3										
<i>Gymnodinium uberrimum</i>	1	2	2	2							1															1		1	2	2		
<i>Chlamydomonas cf. reinhardtii</i>									2	1							1				1		1			1		1				
<i>Chlamydomonas</i> sp. ("malá")									1															1		1						

	v42	v43	v44	v45	v46	v47	v48	v49	v50	v51	v52	v53	v54	v55	v56	v57	v58	v59	v60	v61	v62	v63	v64	v65	v66	v67	v68	v69	v70	v71	v72	
<i>Chlamydomonas</i> sp. 1									2				3	1	2	2	1	2	1	1	1			2	2	2	2				1	
<i>Chlamydomonas</i> sp. 2									2															1	1			2				
<i>Chlamydomonas</i> sp. 3																																
<i>Chlamydomonas</i> sp. 4																	2									1	2					
<i>Chlamydomonas</i> sp. 5																			1													
<i>Chlamydomonas</i> sp. 6																						1	2			2						
<i>Chlamydomonas</i> sp. 7																											2					
<i>Chlamydomonas</i> sp. 8																													1	2		
<i>Chlorogonium</i> sp.																															1	
<i>Chloromonas infirma</i>					2										1							2	2							1		
<i>Chloromonas</i> sp. ("malá")						1				1		1		2		2	1	2			2	2		2		1		1	2	2	2	1
<i>Chloromonas</i> sp. ("mini")																																
<i>Chloromonas</i> sp. 1			1			2	2					1						1	1	1	1	1					1		1			
<i>Chromulina</i> sp. 1									1						1																	
<i>Chromulina</i> sp. 2																								1								
<i>Chromulina</i> sp. 3																								2	1	1						
<i>Chroomonas</i> sp.																								1								
Chrysophyceae sp. 1																											1					
<i>Lepocinclis acus</i>		1					1																									
<i>Lepocinclis acus</i> var. <i>longissima</i>																																
<i>Lepocinclis fusca</i>		1									1																					
<i>Lepocinclis fusiformis</i>					2			1						1																		
<i>Lepocinclis ovum</i>		2														1							1						1			
<i>Lepocinclis oxyuris</i>		1					1			1	1																					
<i>Lepocinclis</i> sp. 1																																
<i>Lepocinclis spirogyroides</i>							1																									
<i>Lepocinclis steinii</i>		2	1						1	1							1	1														
<i>Lepocinclis texta</i>	1	2					1	2																								
<i>Lepocinclis tripteris</i>	1	1				1		1																								
<i>Lobomonas rostrata</i>																																
<i>Mallomonas caudata</i>					3			1			2												1									
<i>Monomorphina aenigmatica</i>								1																	1		1					
<i>Monomorphina pyrum</i>		1				1		1	2	1	1															1	1	1				
<i>Ochromonas</i> sp.1			1						1	1																						
<i>Ochromonas</i> sp.2															1																	
<i>Ochromonas verrucosa</i>			1									1												1	1							
<i>Pandorina morum</i>					2				1					1		1							2				2		1	1		
<i>Peridinium cinctum</i>			1	1	2			2	1	1	2	1	1										2		1	2			1			
<i>Peridinium palatinum</i>																1																
<i>Peridinium umbonatum</i>														1																		
<i>Phacus caudatus</i>																										1						
<i>Phacus clavatus</i>					1		1			1															1							

Příloha 4: Seznam druhů zaznamenaných během sezónní odběrů v transmisním elektronovém mikroskopu (TEM-vzorky). **2. část**

	v37	v38	v39	v40	v41	v42	v43	v44	v45	v55	v56	v57	v58	v59	v60	v61	v62	v63	v65	v66	v67	v68	v69	v70	v71	v72	
<i>Chrysosphaerella brevispina</i>	1	1				1	1		1	1	2	3	1	2	1	1		2	2	1	2	2	1	2		1	
<i>Mallomonas actinoloma</i> var. <i>maramuresensis</i>		1		1	1	1				1	1	1	1	1						1	1	1	1				
<i>Mallomonas akrokomos</i>														1							1						
<i>Mallomonas alata</i>							1				1								1		1	1	1	1		1	
<i>Mallomonas alpina</i>																											
<i>Mallomonas annulata</i>																										1	
<i>Mallomonas calceolus</i>			1																		1			1		1	
<i>Mallomonas caudata</i>	3	2	1	2	1	1	2			1	1		1			1		2			1	1					
<i>Mallomonas clavus</i>								1					1														
<i>Mallomonas crassisquama</i>		1	1		1					1											1						
<i>Mallomonas cristata</i>				1																	1						
<i>Mallomonas flora</i>																											
<i>Mallomonas heterospina</i>					1													1		1	1	1		1		1	
<i>Mallomonas insignis</i>										1			1							1	1	1					
<i>Mallomonas jubata</i>				1						1	1	2	2	2					1	1	1	1	1				
<i>Mallomonas kalinae</i>		2	2	1	2	1				1	1	2	2	2		1			1			1				1	
<i>Mallomonas maculata</i>																									1		
<i>Mallomonas mangovera</i> var. <i>foveata</i>																		1							1		
<i>Mallomonas matvienkoeae</i>	1	1	1	1	1								1					1		1	1			1		1	
<i>Mallomonas multisetigera</i>					1																1				1		
<i>Mallomonas ouradion</i>					1		1	1	2						1	2	2		1						1	1	
<i>Mallomonas palaestrica</i>													1			1										1	
<i>Mallomonas paludosa</i>				1																							
<i>Mallomonas papillosa</i>			1	1			1			2	2	2	2	2		1	1	1	2	2	1	2	1	2		2	
<i>Mallomonas parvula</i>	1																		1			1		1			
<i>Mallomonas paxillata</i>										1	1		1							1		1				1	
<i>Mallomonas pillula</i> f. <i>pillula</i>				1									1														
<i>Mallomonas pumilio</i> agg.			1		1	1				1				1					1	1	1	1	1	1		1	
<i>Mallomonas pillula</i> f. <i>valdiviana</i>			1				1			2	2	2	2	2	1	1		1	2	2	2	2	2	2		1	
<i>Mallomonas rasilis</i>				1	1					1	1	2	1					1				1					
<i>Mallomonas schwemmleri</i>			1							1	1	2			1	1		1	1	1	1	1					
<i>Mallomonas</i> cf. <i>hexagonis</i>			1	1		1	1				1		1	1				1		1							
<i>Mallomonas striata</i> var. <i>serrata</i>										1	1		1	1				1	1		2	1	1	1			
<i>Mallomonas tolerans</i>							1											1									
<i>Mallomonas tonsurata</i>							1		1		1																
<i>Mallomonas tubulosa</i>														1					1	1	1	1	1	1		1	
<i>Spiniferomonas trioralis</i>	1	1	2	1	1	1	1	1	1	1	1		1	1				1	2		1	2	1	2		1	
<i>Synura echinulata</i>	1	2	2	2	2	2	2	2	1	2	2	3	2	3	2	2	2	2	3	2	2	3	3	3	2	2	2
<i>Synura nygaardii</i>																											
<i>Synura petersenii</i> agg.	3	3	3	3	3	3	3	2	2	3	3	2	2	2	2	2	2	3	2	2	2	2	2	2	2	1	2
<i>Synura sphagnicola</i>	2	3	3	2	3	3	3	3	3	2	2	2	2	2	3	3	3	2	2	2	2	1	2	2	3	3	
<i>Synura spinosa</i>			1		1	1	1		1	1	1	1		2	1		1	2	2	3	2	2	2	3		1	
<i>Synura uvella</i>		1	1	2	1	1	2			1	1	2	2	2		1	1	1	1	2	2	2	2	2	1	1	

	v1	v2	v3	v4	v5	v6	v7	v8	v9	v10	v11	v12	v13	v14	v15	v16	v17	v18	v19	v20	v21	v22
<i>Mallomonas</i> spp.	1	2	1	1	2	2			1		2	5	17	3	2	1	1			7	3	2
<i>Monomorphina aenigmatica</i>	4	3	5	1	12	11				6		5	8	12	8		5		3	4	29	
<i>Monomorphina pyrum</i>		4	2	1	2							1	6	4	2				1	1	2	
<i>Pandorina morum</i>		18	1	1							14		1	1	1		2		14	2	26	
<i>Peridinium cinctum</i>		1	3								4	1		2			1		2			
<i>Peridinium umbonatum</i>				4		4					18			1	5	1	17	1	15	2	3	
<i>Phacus acuminatus</i>																					1	
<i>Phacus caudatus</i>											1											
<i>Phacus curvicauda</i>					1	1					2	9	2	2	1	2	4		1	2	2	1
<i>Phacus elegans</i>											2				2							
<i>Phacus inflexus</i>												1										
<i>Phacus longicauda</i> var. <i>insecta</i>																				1		
<i>Phacus moniliatus</i> var. <i>suecicus</i>	15	2	1	1	2						3	11	19	1	4	8	6	2	1	1	4	1
<i>Phacus orbicularis</i>		1			1						1	1	1		2						3	1
<i>Phacus oscillans</i>																						1
<i>Phacus tortus</i>																						
<i>Pseudokephirion undulatum</i>																						
<i>Pyramimonas geitleri</i>											1											
<i>Pyramimonas tetrahyinchus</i>																						
<i>Rusalka fusiformis</i>											1		1									
<i>Sphaerellopsis cylindrica</i>	1	1	3	2		2					8	2	12		3	3	2		4	1		
<i>Stylochrysalis libera</i>																	1					
<i>Synura</i> spp.				1	1		78	55	3		1				1			21			1	15
<i>Trachelomonas abrupta</i>		1			1							1		1	1		1		1		1	
<i>Trachelomonas abrupta</i> var. <i>minor</i>	2		2	1		1						3			1							
<i>Trachelomonas armata</i>																						
<i>Trachelomonas bacillifera</i>					3	1					2											2
<i>Trachelomonas bacillifera</i> var. <i>globulosa</i>																						
<i>Trachelomonas caudata</i>					1						1											
<i>Trachelomonas cervicula</i>	2		2		1					1			1						1			2
<i>Trachelomonas</i> cf. <i>pseudofelix</i>					1																	
<i>Trachelomonas columba</i>																				3		
<i>Trachelomonas curta</i>												1				1				2		2
<i>Trachelomonas globularis</i>																				1		
<i>Trachelomonas hispida</i>			2	3							3	3		1	1		1		1			5
<i>Trachelomonas hispida</i> var. <i>coronata</i>													1									
<i>Trachelomonas intermedia</i>		2								1	6		1	1					2	2	3	
<i>Trachelomonas klebsii</i>					1																	
<i>Trachelomonas oblonga</i> var. <i>punctata</i>	4	2	65	12	42	44				25	46	2	2	62	32		33	3	19	1	41	
<i>Trachelomonas planctonica</i>											1											
<i>Trachelomonas planctonica</i> var. <i>oblonga</i>	1																					
<i>Trachelomonas raciborskii</i>		2									3											
<i>Trachelomonas rugulosa</i>	4	7	13	29	31	36	35	4		65	22	7		8	44		9	62	51	78	6	
<i>Trachelomonas similis</i>	1	2	1		1					1			3		2				2		1	
<i>Trachelomonas subverrucosa</i>																						
<i>Trachelomonas superba</i>			1											1								
<i>Trachelomonas verrucosa</i>						1					6											2
<i>Trachelomonas volvocina</i>	6	12	47	18	2	35	2			2	13	12	5	25	8		17	1	31	1	21	
<i>Trachelomonas volvocinopsis</i>	2	3	8	6	5	5		2		1	3	2	2	3	6		9	3	3	6	4	

Příloha 5: Seznam druhů zaznamenaných během jednorázového plošného odběru. 2. část

	v23	v24	v25	v26	v27	v28	v29	v30	v31	v32	v33	v34	v35	v36	v37	v38	v39	v40	v41	v42	v43	v44
<i>Carteria</i> sp.																						
<i>Ceratium cornutum</i>		1																				2
<i>Cryptoglena skujae</i>																						
<i>Cryptomona ovata</i>		1						3		1	3			1	18	1						3
<i>Cryptomonas</i> cf. <i>obovoidea</i>	29	2	56	76	146	74	5	12	9	4	5	95	8	16	18	1		4	2	178	7	13
<i>Cryptomonas curvata</i>														1	2							
<i>Cryptomonas</i> sp. "malá"																						
<i>Dinobryon sertularia</i>	1	24			5	1	4	41	23		37		7		1			1	2			2
<i>Epipyxis utriculus</i>		26						4	3				1						3			
<i>Euglena agilis</i>						1	5	3		2			1			1		3			1	
<i>Euglena deses</i>								1				6										
<i>Euglena ehrenbergii</i>																						5
<i>Euglena gracilis</i>						1	3		6	3			17	3								8
<i>Euglena hemichromata</i>		24	32	3	2	12	8	1	11	1	5	4	6			58	5	1		1	3	1
<i>Euglena mutabilis</i>			89	1	3	12		5	4			14								1		
<i>Euglena oblonga</i>																						
<i>Euglena viridis</i>			2	1		1						3									1	
<i>Euglenaformis proxima</i>						3													2			
<i>Euglenaria anabaena</i> var. <i>minor</i>																						
<i>Euglenaria caudata</i>		1				8				1			1		1							
<i>Euglenaria clavata</i>	9		8	11		11			1		1						2	1		11		1
<i>Gloeomonas</i> cf. <i>diplochlamys</i>		11						6			7	9				26		22	1	4		
<i>Gymnodinium cnecoides</i>	7							2								2					1	
<i>Gymnodinium chiatosporum</i>		1						1								2					1	
<i>Gymnodinium uberrimum</i>	2													4								
<i>Chlamydomonas</i> cf. <i>corrosa</i>																						
<i>Chlamydomonas</i> cf. <i>napocensis</i>																						
<i>Chlamydomonas</i> cf. <i>reinhardtii</i>							1			2	1							16	2			
<i>Chlamydomonas</i> cf. <i>subcylindracea</i>		2			1		2	3		3	1		8	1	1		4	5	4		13	1
<i>Chlamydomonas</i> sect. <i>Pleiochloris</i>	2			2		2	3	4	5	24	7		26	1	17	19	45	14	11		5	
<i>Chlamydomonas</i> sp. 1	2							4		2			3	13	3	2	9	3			8	7
<i>Chlamydomonas</i> sp. 2														1								
<i>Chloromonas infirma</i>		2					1				4	6	4	3		1		1	3		4	
<i>Chloromonas</i> sp. ("malá")	5	3			1	1			4		5					3	2	5	2	6	2	
<i>Chloromonas</i> sp. 2																		3				
<i>Katodinium planum</i>	1	9		1			1	2	1		1		1			1				2		
<i>Lepocinclis acus</i>																						
<i>Lepocinclis fusca</i>														4								
<i>Lepocinclis fusiformis</i>	2	2	1	1		1					1					1						
<i>Lepocinclis ovum</i>													1	3				2	1			2
<i>Lepocinclis ovum</i> var. <i>bütschli</i>																						
<i>Lepocinclis oxyuris</i>																			1	1		
<i>Lepocinclis steinii</i>								3	2		2							1				1
<i>Lepocinclis texta</i>											1			2								
<i>Lepocinclis tripteris</i>																						1
<i>Mallomonas caudata</i>																						
<i>Mallomonas</i> spp.	4	2					8	11	2	1	4		12	4	5	3	4	1	6		18	12

	v23	v24	v25	v26	v27	v28	v29	v30	v31	v32	v33	v34	v35	v36	v37	v38	v39	v40	v41	v42	v43	v44	
<i>Monomorphina aenigmatica</i>										3				13	4	3	4	2			2	5	
<i>Monomorphina pyrum</i>		2	1				5	1	1	1	3		1	1	4	3		2	1			1	
<i>Pandorina morum</i>							27	1					19	27							28	17	
<i>Peridinium cinctum</i>											3			7								4	
<i>Peridinium umbonatum</i>					1	2	1	2		2	6			3		2		3	6	1	1	2	
<i>Phacus acuminatus</i>																							
<i>Phacus caudatus</i>																							
<i>Phacus curvicauda</i>	1	2	1						1		3		1	2		3		4				5	
<i>Phacus elegans</i>																							
<i>Phacus inflexus</i>																							
<i>Phacus longicauda</i> var. <i>insecta</i>																							
<i>Phacus moniliatus</i> var. <i>suecicus</i>	3	2			1			6	1	3	4			9	9		6	1	2		1	5	
<i>Phacus orbicularis</i>														1				1			2	3	
<i>Phacus oscillans</i>																							
<i>Phacus tortus</i>														1									
<i>Pseudokephirion undulatum</i>								1					1										
<i>Pyramimonas geitlerii</i>																							
<i>Pyramimonas tetraarhynchus</i>		67																					
<i>Rusalka fusiformis</i>																							
<i>Sphaerellopsis cylindrica</i>																		1					
<i>Stylochrysalis libera</i>																							
<i>Synura</i> spp.	128		7	96	12	64	27	29			6	4	7		24	5			37			9	
<i>Trachelomonas abrupta</i>							1	1		1	1			2	1			1	2			3	
<i>Trachelomonas abrupta</i> var. <i>minor</i>								3		5	1				4			3	3	2			
<i>Trachelomonas armata</i>																							
<i>Trachelomonas bacillifera</i>		1					1	2					1	2								6	
<i>Trachelomonas bacillifera</i> var. <i>globulosa</i>																						1	
<i>Trachelomonas caudata</i>																							
<i>Trachelomonas cervicula</i>							2			2		1			5		1	1			1		
<i>Trachelomonas</i> cf. <i>pseudofelix</i>													2										
<i>Trachelomonas columba</i>																							
<i>Trachelomonas curta</i>																							
<i>Trachelomonas globularis</i>																						3	
<i>Trachelomonas hispida</i>							1	4		3				1	2	1		1	2	5		4	
<i>Trachelomonas hispida</i> var. <i>coronata</i>															1								
<i>Trachelomonas intermedia</i>							2				1		1	2					2		2	5	
<i>Trachelomonas klebsii</i>																						1	
<i>Trachelomonas oblonga</i> var. <i>punctata</i>		3			1		3	6	12	52	17		8	2	16	39	3	29	26		3	2	
<i>Trachelomonas planctonica</i>																							
<i>Trachelomonas planctonica</i> var. <i>oblonga</i>										1													
<i>Trachelomonas raciborskii</i>																						2	
<i>Trachelomonas rugulosa</i>	4	12		6	18	5	78	21	16	13	39	22	39	9	1	26	23	46	17	13	36	14	
<i>Trachelomonas similis</i>														1	1			1	2				
<i>Trachelomonas subverrucosa</i>																		4		1			
<i>Trachelomonas superba</i>																						3	
<i>Trachelomonas verrucosa</i>																						2	
<i>Trachelomonas volvocina</i>						1		6	2	66	1		11	29	13	14	28	3			1	4	36
<i>Trachelomonas volvocinopsis</i>					2		7	6	6	4	1		4	4	5	3	2	4	23			8	5

Příloha 6: Relativní přínos 7 (LM-vzorky) a 5 (TEM-vzorky) nejvýznamnějších druhů k rozdílnosti mikrobiotopů a sezón zjištěných analýzou SIMPER. E - epipelon, M - metafyton, P - plankton, 1-8 značí 1. až 8. odběr, J = jaro, L = léto, P = podzim, Z = zima.

LM-vzorky

druh	% podíl na nepodobnosti v rámci:		průměrná abundance (vypočteno ze semikvantit) ve vzorcích									
	mikrobiotopu	sezóny	E	M	P	2-P	3-Z	4-J	5-L	6-P	7-Z	8-J
<i>Cryptomonas cf. obovoidea</i>	4,402	4,369	2,1	1,65	1	2,11	0,875	2,33	0,778	1,89	0,778	2,22
<i>Trachelomonas rugulosa</i>	3,345	3,426	1,14	1,05	1,29	1,22	0,625	1,56	1,67	1,33	0,111	1,78
<i>Trachelomonas volvocina</i>	3,271	3,416	1,1	1,05	1,43	1,33	0,875	1,22	0,444	1,78	0,444	2
<i>Chloromonas sp. ("malá")</i>	3,057	3,039	0,524	0,85	0,762	0,444	1	0,778	0	0,333	1,22	1,22
<i>Gloeomonas cf. diplochlamys</i>	3,019	3,102	0,857	1,05	0,714	1,22	0,125	1,33	0,333	0,778	1,33	0,889
<i>Synura sp. 3</i>	2,84	2,711	0,81	0,05	1,14	0,667	0	1,11	0	0,889	0,667	1,33
<i>Synura sp. 1</i>	2,646	2,623	0,476	0,35	1,05	0,444	0	0,889	0,556	1,22	0,333	0,889

TEM-vzorky

druh	% podíl na nepodobnosti v rámci:		průměrná abundance (vypočteno ze semikvantit) ve vzorcích								
	mikrobiotopu	sezóny	E	M	P	1-L	2-P	4-J	6-P	7-Z	8-J
<i>Synura sphagnicola</i>	5,644	6,085	1,78	1,72	1,47	1,11	1,11	0,556	2,78	2,38	2,11
<i>Mallomonas pillula f. valdiviana</i>	5,2	5,055	1,44	1,11	0,647	1,22	0,667	1,33	0,222	1,5	1,56
<i>Mallomonas caudata</i>	4,901	4,957	0,778	0,833	1,18	1,67	0,556	1	1,33	0,5	0,444
<i>Mallomonas papillosa</i>	4,754	4,928	1,44	1,28	0,706	0,778	1,22	1,67	0,333	1,5	1,44
<i>Chrysosphaerella brevispina</i>	4,623	4,594	1,06	1,06	1,06	0,778	0,222	2	0,556	1,38	1,44