

UNIVERZITA KARLOVA V PRAZE

Přírodovědecká fakulta

Ústav pro životní prostředí

Studijní program: Ekologie a ochrana prostředí

Studijní obor: Ochrana životního prostředí



Změny společenstva profundálních pakomárovitých horských jezer během dlouhodobého komplexního procesu acidifikace a zotavení z acidifikace

Response of profundal chironomids of mountain lakes to the longterm process
of acidification and recovery

Diplomová práce

Martina Malá

Vedoucí práce: RNDr. Jolana Tátošová Ph.D

Praha, 2024

Prohlášení:

Prohlašuji, že jsem diplomovou práci zpracovala samostatně pod vedením školitelky RNDr. Jolany Tátošové Ph.D. s použitím citovaných zdrojů uvedených v seznamu literatury.

Tato práce, ani její podstatná část, nebyla předložena k získání jiného nebo stejného akademického titulu.

V Praze dne 31. 7. 2024

Martina Malá

Poděkování:

Děkuji své školitelce, RNDr. Jolaně Tátošové Ph.D, za podporu, trpělivost a cenné rady, které mi v průběhu mých studií předala. Rovněž děkuji za dlouhodobé zapůjčení těžko sehnatelné literatury.

Velký dík patří také mým rodičům, kteří mě během celého dosavadního života a studia podporovali a nadále podporují.

Děkuji kolegovi, Ing. Vladimíru Burlakovi, za jeho pozorné oko při formální kontrole velké části textu.

Tadeáši a Jáchyme, Vám patří dík za vaši neutuchající zvědavost, která Vás snad bude provázet po celý život. Filipovi děkuji za to, že tak naléhal, až jsem diplomovou práci nakonec dopsala.

ABSTRAKT

Antropogenní acidifikace a následné zotavování povrchových vod byla v minulém století velmi dobře popsáný a dlouhodobě sledovaný proces, zejména v lidskou činností neovlivněných horských oblastech s kyselým podložím a slabě vyvinutými půdami, jež byly na acidifikaci nejcitlivější. Vysoké Tatry proto patřily v minulosti mezi nejsilněji zasažené evropské lokality a acidifikace zde měla nepřímo vliv i na druhové složení litorálních a profundálních pakomárovitých. Nepřímo proto, že hlavním hybatelem posunu v druhovém složení pakomárů byla změna v dostupnosti živin a jejich toku z povodí, v důsledku precipitace fosforu s Al-komplexy (oligotrofizace acidifikovaných jezer) či naopak uvolňování fosforu z těchto vazeb (eutrofizace silně acidifikovaných jezer) v závislosti na pH vody a půdy v povodí. V souvislosti s biologickým recovery se v roce 2011 očekávaný nárůst abundance v původně acidifikovaných jezerech, která se chemicky posunula mezi neacidifikovaná, nepotvrdil a celková abundance proti stavu na konci 80. let klesla. Očekávané osídlení novými druhy se však potvrdilo. Silně acidifikovaná jezera reagovala během procesu recovery různě: byl potvrzen očekávaný pokles celkové abundance, nicméně trendy v druhovém složení i v počtu taxonů se u jezer této kategorie velmi lišily. Překvapivě tato skupina jezer během zotavení vykazovala taxonomicky a početně vyrovnanější společenstva.

SUMMARY

Anthropogenic acidification and the subsequent recovery of surface waters has been a well-described and long-monitored process over the past century, especially in remote mountain areas with acidic bedrock and poorly developed soils sensitive to acidification. Therefore, The High Tatra Mts. were the most heavily affected European sites, and acidification indirectly affected the species composition of littoral and profundal chironomids. The main driver of the shift in the chironomid species composition was the change in nutrient availability and its flux from the catchment due to the precipitation of phosphorus with Al-complexes (oligotrophication of acidified lakes) or, conversely, the release of phosphorus from these bonds (eutrophication of strongly acidified lakes) depending on the pH of the water and soils in the catchment. In the context of biological recovery in 2011, the expected increase in total abundance in acidified lakes (that already chemically met the criteria of non-acidified lakes) was not confirmed since total abundance declined relative to the late 1980s. However, the expected inhabitation by new taxa has been observed. Strongly acidified lakes reacted differently during the recovery process: the expected decrease in total abundance was confirmed, but trends in species composition and taxa numbers varied widely among lakes in this category. Surprisingly, this group of lakes showed more taxonomically and numerically balanced communities during recovery.

OBSAH

1	ÚVOD	7
2	ACIDIFIKACE A PROCES RECOVERY VE VYSOKÝCH TATRÁCH	9
2.1	Obecná charakteristika Vysokých Tater	9
2.2	Antropogenní acidifikace a proces recovery	11
3	LARVÁLNÍ STÁDIA CHIRONOMIDAE VE STOJATÝCH VODÁCH	14
3.1	Vztah Chironomidae k základním environmentálním parametrům	14
3.2	Praktické využití ve výzkumu a monitoringu vod	16
4	METODIKA	19
4.1	Charakteristika studovaných jezer	19
4.2	Odběr a příprava materiálu ke zpracování	21
4.3	Trvalé preparáty a determinace	22
4.4	Převzatá data	23
4.5	Vyhodnocení dat	25
5	VÝSLEDKY	26
5.1	Změny v chemismu vody sledovaných jezer	26
5.2	Druhovú skladbu, abundance a diverzita pakomárů na zkoumaných lokalitách .	30
5.3	Změny v druhovém složení a abundanci pakomárů po 25 letech	35
5.4	Druhovú složení profundálních pakomárů a proměnné prostředí	43
6	DISKUZE	48
6.1	Chemická recovery	48
6.2	Biologická recovery	49
7	ZÁVĚR	54
8	LITERATURA	55
9	PŘÍLOHY	62

1 ÚVOD

Antropogenní acidifikace sladkovodních ekosystémů způsobená kyselou atmosférickou depozicí oxidu siřičitého (SO₂), oxidů dusíku (NO_x) a amoniaku (NH₃) ve formě tzv. kyselých srážek (dešťových i sněhových) dosáhla svého maxima v 80. letech minulého století. Snížení pH a změny celkového chemismu vod měly za následek masivní úhyn sladkovodních organismů, včetně velkých populací ryb (Almer et al., 1974). Nejvíce dlouhodobě zasaženými lokalitami byla jezera v horských oblastech, kde se uplatnil v kyselé atmosférické depozici především dálkový transport polutantů uvolněných do atmosféry (Menz and Seip, 2004). Velké množství srážek, sklon terénu, složení půd s nízkou pufrací kapacitou a v jarních měsících pak epizodické vyplavování polutantů z tajícího sněhu jen přispělo ke zhoršení celkového stavu (Vallero, 2007). Na druhé straně se ale díky výše zmíněným faktorům stala horská jezera vyhledávanými lokalitami pro limnology a další výzkumníky. Pro své drsné klima, velkou vzdálenost od přímých zdrojů antropogenního znečištění a citlivost na změny v chemismu představují zejména jezera ležící nad horní hranicí lesa důležité lokality pro výzkum vlivu acidifikace na jezerní ekosystémy (Füreder et al., 2006).

Jezera ve Vysokých Tater patřila v minulém století mezi silně zasažené lokality. V důsledku acidifikace, a s ní spojenými procesy, došlo ke změnám v druhovém složení a nahrazení některých zástupců čeledi Chironomidae acidotolerantními druhy (Bitušík, 1994; Stuchlík et al., 2002). Přímé působení nízkého pH mělo na populaci profundálních pakomárovitých marginální vliv a vědci ukázali, že mezi důležitější faktory patří – podíl organické hmoty v sedimentu (Dermott et al., 1986), poměr jemného a hrubého substrátu (FPOM:CPOM; Hildrew et al., 1984), koncentrace rozpuštěného O₂ (Luoto, 2011; Verbruggen et al., 2011), nadmořská výška (Füreder et al., 2006) a s ní spojená teplota (Mackey, 1977; Balci and Kennedy, 2002; Armitage et al., 1995) a velmi důležitým faktorem je také dostupnost potravy (vyjádřená koncentrací chlorofylu-a; Stuchlík, 2003). Koncentrace chlorofylu-a dosahovala v tatranských jezerech, v závislosti na distribuci a deponování fosforu v sedimentech vlivem reakce fosforu s reaktivním hliníkem, nejnižších hodnot při pH jezerní vody v rozmezí 5-6. Proto, když ve Starolesnianském plese došlo v průběhu procesu recovery ke zvýšení hodnoty pH vody ze 4,5 na 5,5 původně vysoké koncentrace chlorofylu-a v období acidifikace výrazně poklesly, došlo k tzv. oligotrofizaci (Stuchlík et al., 2017).

První známky zotavování (tzv. recovery) vodních ekosystémů z acidifikacev důsledku poklesu emisí SO₂, byly zaznamenány v Evropě v 90. letech (Stuchlík et al., 2002; Wright et al., 2005). V závislosti na mocnosti půd v povodí (adsorpci a desorpci síranů a vyplavování bazických kationtů), na trendech v depozici reaktivního dusíku pro chemickou recovery (Menz and Seip, 2004) a dostupnosti potravy ovlivněné množstvím živin pro biologickou recovery (Stuchlík, 2003), lze pro různé lokality očekávat rozdílnou rychlost zotavení z acidifikace v řádu až desítek let (Veselý, 1996).

Čeď Chironomidae je kvůli svému kosmopolitnímu rozšíření, výskytu v poměrně vysokých abundancích a zároveň díky svým ekologickým a druhově specifickým nárokům k podmínkám prostředí, důležitým indikátorem pro hodnocení kvality (nejen) stojatých vod. Vědecká pozornost byla a je v rámci jezer věnována zejména litorálním zástupcům čeledi Chironomidae, v zájmových lokalitách stále probíhají odběry a následná determinace larválních stádií, případně pravidelně dochází k odběru kukelních svleček (tzv. exuvií) v rámci dlouhodobého monitoringu vod (Bitušík, 2003). Nabízí se tedy otázka, jak na změny spojené s procesem zotavování z acidifikace reagují profundální pakomárovití? Jsou ovlivněni zejména změnami v trofickém charakteru jezer nebo se projevují ještě jiné faktory?

Cíle práce:

- 1) Statistické vyhodnocení abundance a druhového složení v závislosti na fyzikálních (teplota) a chemických parametrech vody (pH, alkalinita, koncentrace chlorofylu-a).
- 2) Zjistit, jak postupuje zotavení z acidifikace tatranských jezer na společenstvu profundálních pakomárovitých a doplnit tak výsledky z výzkumu litorálních společenstev. Získané výsledky statisticky porovnat s výsledky z odběrů před více než 20 lety (Tátosová, 2002).

Hypotézy:

- 1) V jezerech, která patřila v době vrcholné acidifikace mezi acidifikovaná, lze očekávat nárůst celkové abundance a osídlení novými druhy v důsledku zvýšené dostupnosti potravy (zvýšené trofie jezer).
- 2) V jezerech, která patřila v době vrcholné acidifikace mezi silně acidifikovaná, očekáváme změny druhového složení a pokles abundance v důsledku acidifikací indukované oligotrofizace.

2 ACIDIFIKACE A PROCES RECOVERY VE VYSOKÝCH TATRÁCH

2.1 Obecná charakteristika Vysokých Tater

Masiv Vysokých Tater je centrální a zároveň nejvyšší částí pohoří Tatry (Slovensko, Polsko), ležícího v geomorfologickém celku Centrálních Západních Karpat. Podloží tvoří téměř výhradně kyselé granodiority až tonality (Nemčok et al., 1993). Na skalnatém podkladu a rozsáhlých suťových polích se v alpínském pásmu vytvořily jen málo vyvinuté a velmi mělké kyselé půdy zastoupené podzoly, leptosoly a regosoly (Kopáček et al., 2004b), na kterých dominuje vegetační pokryv typický pro alpínskou tundru, zastoupený především lišejníky (*Acarospora oxytona*, *Rhizocarpon* a *Dermatocarpon luridum*) s místy roztroušenými porosty borovice kleč (*Pinus mugo*). V subalpínském pásmu převažuje smrk ztepilý (*Picea abies*) s občasným výskytem modřínu opadavého (*Larix decidua*) a borovice limby (*Pinus cembra*; Vološčuk, 1994).

Klima Vysokých Tater je typicky horské – drsné, proměnlivé a bohaté na srážky. Průměrná roční teplota vzduchu se pohybuje od 1,6°C v nadmořské výšce 1778 m. n. m. a -3,8 °C v 2635 m. n. m. S nadmořskou výškou klesá průměrná roční teplota každých 100 m o 0,6 °C (Konček, 1974). Dlouhodobý průměr ročních srážek se pohybuje od 1400 mm·m⁻²·rok⁻¹ do 2500 mm·m⁻²·rok⁻¹ v závislosti na jednotlivých lokalitách a nadmořské výšce. U Zbojnické chaty, poblíž které leží Vyšné Sesterské pleso, dosahují roční průměrné úhrny srážek téměř 3000 mm·m⁻²·rok⁻¹ a jedná se o místo s nejvyšším ročním úhrnem srážek na Slovensku (Hlavatá et al., 2011). V nadmořských výškách nad 2000 m. n. m. obvykle leží od října do června sněhová pokrývka (Kopáček et al., 2004b).

Ve Vysokých Tatrách leží celkem 221 jezer ledovcového původu – 116 velkých s plochou 0,01-34,5 ha a 105 malých jezer sezónního charakteru nebo s plochou menší než 0,01 ha. Jezera se nachází v různých nadmořských výškách od 1089 - 2157 m. n. m., ale 70 % z nich leží v alpínském pásmu v nadmořské výšce > 1800 m. n. m. (Stuchlík et al., 2006). Stáří jezer, v podobě, jaké je známe dnes, je odhadováno na 20 000 let, kdy ledovec vlivem oteplování a nástupu doby meziledové ustupoval a výsledkem glaciální činnosti vznikaly 2 typy jezer – karová a morénová – a přechodný typ karového jezera hrazeného morénou. Lze konstatovat, že s rostoucí nadmořskou výškou klesá stáří jezer, protože tato jezera byla déle vystavena činnosti ledovce. Naopak jezera ležící v nižších nadmořských výškách jsou již dnes v pokročilém stádiu vývoje a některá dokonce postupně zanikají.

V závislosti na charakteru povodí mohou být navíc zanášena lavinovými sutinami nebo částčkami zvětralých hornin (Gregor and Pacl, 2005). V subalpínském pásmu se pak kromě zanášení jezer jemným alochtonním materiálem z povodí projevuje také efekt zarůstání, a to zejména u mělkých jezer (Kapusta et al., 2018).

Vodní režim v tatranských jezerech je různorodý. Jak bylo uvedeno v odstavci o klimatických podmínkách, jezera jsou díky poměrně velkému úhrnu srážek dobře zásobována vodou. I tento faktor ovlivňuje kolísání hladiny, které je průměrně kolem 50 cm, v extrémních případech 100 cm, přičemž největší výkyvy jsou v bezodtokých jezerech. Nejvyšší výška hladiny je v létě díky velkým úhrnům srážek, v zimě naopak nejnižší, protože srážky jsou zadržovány ve formě sněhu. Přítok je zpravidla podpovrchový, přes suťové osypy a morény. Menší jezera jsou navíc obvykle bezodtoká, naopak většina velkých jezer má svůj vlastní povrchový odtok.

Důležitým faktorem, který ovlivňuje celkovou dynamiku v jezerech, je také délka období, kdy jezera pokrývá led. V alpínském pásmu a v hlubokých údolích mezi vysokými štíty někdy jezera rozmrazí až v srpnu nebo v září a v extrémních letech ledová pokrývka nikdy úplně neroztaje až do opětovného podzimního zamrzání (Gregor and Pacl, 2005).

2.2 Antropogenní acidifikace a proces recovery

Antropogenní acidifikace je proces, při němž byly i odlehlé oblasti dlouhodobě ovlivněné dálkovým transportem emisí oxidu siřičitého (SO₂), oxidů dusíku (NO_x) a amoniaku (NH₃) a jejich následnou depozicí ve formě dešťových a sněhových srážek s pH 4,0-4,5 a místy dokonce i s pH kolem 3, přičemž přirozeně jsou srážky mírně kyselé s pH 5,6 (Vallero, 2007).

Jezera reagovala na proces acidifikace různě a zásadní roli hrály především charakteristické půdní vlastnosti v povodí, jako např. mocnost a struktura půd, s tím spojená velikost sorpčního komplexu a jeho nasycení bazickými kationty, adsorpce síranů aj. Přímé působení kyselých srážek na vodní hladinu nebylo tak zásadní, jako vyplavování vodíkových (H⁺) iontů z povodí po vyčerpání kyselinové neutralizační kapacity (KNK) z půdního roztoku, doprovázené poklesem půdního pH. Trvalý přísun H⁺ z atmosférické depozice dále vedl k uvolnění, odtoku a následnému zvýšení koncentrací v jezerech jak bazických kationtů (BK) z půdních sorpčních komplexů, tak i toxických kovů (např. hliník – Al; kadmium – Cd; zinek – Zn aj.; Mannings et al., 1996), které jsou v půdách běžně zadržovány v nereaktivních formách nejrůznějšími anorganickými a biotickými procesy. Pro povrchové vody zasažené acidifikací byla proto typická zvýšená koncentrace BK a hliníku (Kopáček et al., 2000a). Nejvíce diskutovaný byl právě hliník, jehož zvýšené koncentrace v nestabilní reaktivní formě měly přímý toxický vliv na ryby a další vodní organismy (Driscoll et al., 1985). Zatímco ve vodě s neutrálním pH dosahují koncentrace reaktivního hliníku méně než 10 μg·l⁻¹, při poklesu pH dochází k nárůstu koncentrace až na 200 μg·l⁻¹ a lokálně i 400 μg·l⁻¹. Hliník se navíc v okyselených vodách vyskytuje v různých formách v závislosti na hodnotě pH a má zásadní vliv na koloběh živin v celém vodním ekosystému.

Při hodnotách pH v rozmezí 5-6 se hliník běžně vyskytuje vysrážený ve formě koloidního hydroxidu hlinitého [Al(OH)₃] a ochotně na sebe váže reaktivní fosfor (P), který by byl jinak využitelný jako zdroj živin pro fytoplankton. Tyto Al-P komplexy jsou zadržovány v půdě nebo, pokud dojde k vytvoření komplexů v jezeře s uvedeným rozsahem pH (acidifikovaná jezera), deponovány v sedimentu. Nedostatek fosforu v těchto jezerech proto eliminoval rozvoj fytoplanktonního společenstva (vyjádřený koncentrací chlorofylu-a), který je důležitým potravním zdrojem pro zooplankton a zoobentos a docházelo k tzv. acidifikací indukované oligotrofizaci. Ta měla za následek

hladovění a následné vymizení celých populací zooplanktonu. Na druhé straně v případě silně acidifikovaných jezer s $\text{pH} < 5$ byly půdy v povodí okyselené do té míry (pod pH 3-3,5), že docházelo k rozpouštění hlinitých hydroxidů a vyplavování na ně navázaných fosforečnanů z povodí. Nízké pH jezerní vody neumožňovalo vysrážení Al-P komplexů a fosfor tak zůstal dostupný pro rozvoj fytoplanktonu. Tento jev je popsán jako acidifikací indukovaná eutrofizace. Nicméně silně okyselené půdy v povodí těchto jezer uvolňovaly toxickou iontovou formu Al^{3+} , což mělo významný vliv na diverzitu zooplanktonu.

Jak již bylo uvedeno v úvodu práce, horské oblasti patřily k nejsilněji zasaženým lokalitám. Nejinak tomu bylo i ve Vysokých Tatrách, kde bylo v období vrcholné acidifikace v 80. letech 20. století na některých lokalitách naměřeno pH vody < 5 a svého času patřily Vysoké Tatry mezi nejsilněji acidifikované evropské horské oblasti (Kopáček et al., 2000b). Na některých tatranských lokalitách naopak k výraznějším změnám nedošlo a i v nejvíce kritických letech byla jezera hodnocena jako neacidifikovaná, a proto Hořická et al. (2006) stanovili 3 kategorie jezer (NA/A/SA) na základě parametrů pH , alkalinity a koncentrace vápníku (Tabulka 1).

Tab. 1 – Klasifikace jezer Vysokých Tater podle stupně acidifikace v období vrcholné acidifikace na základě základních chemických parametrů (1980 – 1990; Hořická et al., 2006).

Kategorie jezer	pH	Alkalinita ($\mu\text{eq. l}^{-1}$)	Koncentrace Ca^{2+} ($\mu\text{eq. l}^{-1}$)
Neacidifikovaná (NA)	$> 6,2$	> 25	> 100
Acidifikovaná (A)	5,2–6,2	0–25	50–100
Silně acidifikovaná (SA)	$< 5,2$	< 0	< 50

V 90. letech 20. století se začala tatranská jezera, v důsledku poklesu kyselé atmosférické depozice, rychle zotavovat z acidifikace (Kopáček et al., 2004a). Respektive se rychle nastartovala chemická recovery, která se projevila zvýšením hodnot pH a KNK a poklesem koncentrace reaktivního nestabilního hliníku (Wright et al., 2005). Emise oxidů síry a dusíku sice klesly, ale ani na začátku 21. století nebyly nulové, a intenzitu a rychlost recovery komplikovala hystereze – z povodí neustálé odtékající sírany, které se zde kumulovaly v době vysokých emisí (Kopáček et al., 2002). Biologická recovery je navíc podmíněna nejen celkovým chemismem vody, ale vstupují do ní také faktory jako

množství živin a s tím spojená dostupnost potravy. A je třeba uvažovat i rozdílné ekologické nároky organismů (Stuchlík, 2003).

Problematikou recovery se zabývalo několik celoevropských projektů – AL:PE (Bitušík 1994), RECOVER:2010 (Wright et al., 2005), MOLAR (Zaťovičová, 2003) a EMERGE (Wright et al., 2005; Tátošová, 2008). Pro predikci vývoje zotavení povrchových vod z acidifikace byly vytvořeny dva modely – SMART (Simulation Model for Acidification's Regional Trends) a MAGIC (Model for Acidification of Groundwater in Catchment). Dle modelu MAGIC předpokládal Wright et al. (2005), že do roku 2016 vzroste hodnota KNK u většiny acidifikovaných jezer nad $20 \mu\text{eq}\cdot\text{l}^{-1}$.

V současné době lze konstatovat, že do procesu recovery významně zasahuje i probíhající klimatická změna, se kterou se při předpovídání vývoje recovery dříve nepočítalo. Kopáček et al. (2017) zjistil, že i přestože koncentrace silně kyselých iontů (SO_4^{2-} , NO^- a Cl^-) ve vodách klesají, u neacidifikovaných tatranských jezer v průběhu let 2004-2016 vzrostla koncentrace Ca^{2+} a Mg^{2+} iontů vyluhovaných z terestrického prostředí. Rychleji k tomuto zvyšování dochází v povodích s vyšším podílem skalnatého terénu a suti, kde jsou horniny přímo vystaveny povětrnostním vlivům, stále častějším periodickým vydatným srážkám a rostoucí průměrné teplotě. Tyto faktory významně přispívají k fyzikální erozi hornin a následnému vyluhování iontů do vod (Kopáček et al., 2017). Pakliže v období vrcholné acidifikace docházelo k odtoku bazických kationtů (BK) z povodí, a tudíž růstu jejich koncentrací v jezerech, během zotavování by tedy měly koncentrace BK v jezerech klesat. V důsledku klimatické změny je však tento parametr zotavování zcela pozměněn a ztěžuje tak sledování procesu recovery.

3 LARVÁLNÍ STÁDIA CHIRONOMIDAE VE STOJATÝCH VODÁCH

Životní cyklus čeledi Chironomidae je zpravidla úzce navázán na vodní prostředí. Z vajíček, která samičky kladou na vodní hladinu nebo do její bezprostřední blízkosti, se po několika dnech či týdnech (v závislosti na teplotě; Balci and Kennedy, 2002) líhne první stadium (1. instar) – tzv. larvule. Ta je ve stojatých vodách zpravidla planktonní a před přechodem do druhého instaru si na základě podmínek v prostředí, například intenzity světla, vybere habitat, kde se usídí. Na povrchu těla tvoří chitinózní pokožku a než se zakuklí, vystřídá postupně ještě 3 instary, mezi kterými se vždy svléká (Armitage et al., 1995; Walker, 2001). Po dokončení stádia kukly a vylíhnutí dospělého se pakomárovití zpravidla vzdalují od vodní plochy maximálně na několik desítek až stovek metrů (Armitage et al., 1995), přičemž v náročných podmínkách využívají spíše pasivního transportu, například v proudění větru (Bitušík et al., 2017a).

Následující kapitola se bude věnovat základním environmentálním faktorům, které ovlivňují abundanci a druhovou diverzitu Chironomidae v horských jezerních ekosystémech.

3.1 Vztah Chironomidae k základním environmentálním parametrům

Environmentální faktory, které mají vliv na abundanci a diverzitu larválních stádií Chironomidae, lze rozdělit na biotické (predace, kompetice nebo parazitismus) a abiotické (fotoperiodicita, teplota vody a vzduchu, koncentrace rozpuštěného kyslíku, dostupnost a kvalita potravy aj.; Armitage et al., 1995). Tyto faktory nepůsobí odděleně, ale v některých případech spolupůsobí nebo se vzájemně ovlivňují.

Důležitý vliv má nadmořská výška (Füreder et al, 2006), se kterou úzce souvisí právě teplota vody a vzduchu, charakter vegetace v povodí, distribuce srážek a délka ledové pokrývky. Se stoupající nadmořskou výškou klesá teplota, a to zpomaluje rychlost růstu larev Chironomidae v každé fázi jejich vývoje (Armitage et al., 1995), a oproti druhům žijícím v nižších nadmořských výškách je schopno dokončit všechny fáze vývoje méně generací, zpravidla pouze jedna nebo dvě za rok, a takoví jedinci jsou tzv. uni/bivoltinní (Walker, 2001). Charakteristickým druhem pro jezera s velmi nízkou teplotou je *Pseudodiamesa nivosa* (Saether, 1979). Jinak tomu není ani ve Vysokých Tatrách, kde

Bitušík et al. (2003) stanovil indikačním druhem v alpínském pásmu právě *Pseudodiamesa nivosa* a charakteristickým druhem *Micropsectra radialis*.

Na charakteru vegetace a složení půd v povodí pak závisí, jak už bylo nastíněno v předchozí kapitole, nejen celkový chemismus vody v jezeře, ale i případný přísun organické alochtonní hmoty, využitelné jako potrava. Tento zdroj je zpravidla ve vyšších nadmořských výškách omezený a organismy žijící v jezerech jsou závislé na autochtonních zdrojích a primární produkci v jezeře.

Významný vliv na druhové složení a abundanci profundálních pakomárovitých má koncentrace rozpuštěného kyslíku (O₂; Luoto, 2011; Verbruggen et al., 2011). V závislosti na celkové trofii jezera se mění i kyslíkové poměry v hypolimniu. V případě teplejších jezer s nadměrným přísunem fosforu (P) a dusíku (N) dochází v epilimniu k výraznému rozvoji fytoplanktonu, který po odumření sedimentuje na dno a následně je rozkládán bakteriemi. Při tomto rozkladu je spotřebováván rozpuštěný O₂, jehož koncentrace se zvyšující hloubkou výrazně klesá, což může vést až k anoxii v hypolimniu. Mezi adaptace čeledi Chironomidae na hypoxické až anoxické podmínky patří schopnost některých druhů střídat období činnosti a vegetativního klidu (Armitage et al., 1995; Cushing and Allan, 2001). Popřípadě existují druhy (například *Chironomus plumosus* nebo *Ch. anthracinus*), které mají zvýšenou koncentraci hemoglobinu v hemolymfě, a tím se lépe vyrovnávají s nízkými koncentracemi rozpuštěného O₂. Mezi zástupce s nízkou adaptací k hypoxii patří například rod *Tanytarsus* (Brodersen and Quinlan, 2006), a proto se vyskytuje především v chladných tudíž i dobře okysličených jezerech, kde je zároveň nízký obsah živin (Verbruggen et al., 2011). V případě hlubokých jezer navíc dopadá rozkládaný organický materiál na dno již zmineralizovaný, což má za následek výskyt adaptovaných druhů Chironomidae, které se živí bakteriálními nárosty na sedimentu, protože jiný zdroj potravy většinou ani nemají. Takovým druhem je například *Heterotrissocladius marcidus*, jehož výskyt byl zaznamenán jak v sedimentech s vyšším obsahem organické hmoty, tak i v silně mineralizovaných sedimentech (Saether, 1975).

Saether (1979) ukázal, že celkovou trofii jezer je možné přibližně určit dle druhového složení Chironomidae, když roztřídil několik desítek profundálních i litorálních druhů Chironomidae dle jejich výskytu v jezerech od oligotrofních, přes mesotrofní, eutrotrfí, až po dystrofní. Mezi druhy, které se vyskytují i ve Vysokých Tatrách, *Pseudodiamesa nivosa* indikuje ultraoligotrofní podmínky, *Tanytarsus lugens* oligotrofní (Saether, 1979) a *Micropsectra radialis* mírně oligotrofní podmínky (Brundin, 1958),

kdežto výskyt *Chironomus anthracinus* indikuje mesotrofní až eutrofní podmínky. Saether (1979) zároveň poukázal na vztah obsahu P a průměrné hloubky jezera a vztah obsahu chlorofylu-a a průměrné hloubky jezera. Čím je jezero hlubší, tím je potřeba větší primární produkce pro zvýšení jeho trofické úrovně (Saether, 1979).

3.2 Praktické využití ve výzkumu a monitoringu vod

Čeď Chironomidae slouží jako velmi dobrý nástroj k biomonitoringu a následnému hodnocení kvality povrchových vod. Mezi přední výhody patří jejich kosmopolitní výskyt, vysoká druhová diverzita a také vysoká abundance v místě výskytu (Armitage et al., 1995). Zástupci čeďi Chironomidae patří mezi tzv. indikátorové organismy, vzhledem ke své vysoké druhové senzitivě nebo naopak toleranci vůči faktorům v prostředí. Již od první poloviny 20. století se vědci začali zajímat o čeď Chironomidae v souvislosti s trofíí jezer. První výsledky pravděpodobně přinesl již na začátku 20. století Thienemann (1920). V druhé polovině 20. století Brundin (1958) rozdělil jezera podle trofických kategorií a typických druhů, které se v nich vyskytovaly:

- I *Heterotrissocladius subpilosus* – ultraoligotrofní jezera
- I/II *Tanytarsus* – *Heterotrissocladius* – oligotrofní jezera
- II *Tanytarsus lugens* – mírně oligotrofní jezera
- II/III *Stictochironomus* – *Sergentia* – mesotrofní jezera
- III a) *Chironomus anthracinus* – mírně eutrofní jezera
- b) *Chironomus plumosus* – silně eutrofní jezera

K výzkumu a monitoringu se využívají všechna vývojová stádia, kromě larev v prvních fázích jejich vývoje, u nichž je determinace téměř nemožná. Tato diplomová práce je zaměřena pouze na jezera a výzkum in situ (Dermott et al., 1986; Rossaro, 1991; Halvorsen et al., 2001; Stuchlík, 2003; Bitušík and Svitok, 2006a; Bitušík and Svitok, 2006b), a proto se nebude zmiňovat o dalších metodách a jejich úskalí např. v případě odběrů v tekoucích vodách, simulačních metod výzkumu v laboratorním prostředí (tzv. kádřových pokusech; Balci and Kennedy, 2002; Biswas et al. 2009) nebo odchyty a determinaci dospělců.

Jedním z možných využití pakomárovitých při výzkumu a monitoringu vod je determinace nerozložených částí těla (tzv. hlavových kapsulí a jejich fragmentů) deponovaných v jezerních sedimentech, které nachází využití zejména v paleolimnologii. Paleolimnologie poskytuje mimo jiné možnost zkoumat druhové složení pakomárovitých v preacidifikačním období a pomocí matematických modelů rekonstruovat například vývoj pH v jezerech (Birks, 1998). Nevýhodou této metody je, že deponované hlavové kapsule v sedimentu mohou pocházet jak z litorálu, tak z profundálu jezer a dokonce i přítoků, a proto bez znalosti rozšíření živých larev nebo jejich vztahu k podmínkám v habitatu, mohou být některé otázky ve fungování pakomárovitých v ekosystému zodpovězeny pouze obecně (Brodersen and Lindegaard, 1999). Litorál jezer je dynamičtější prostředí s heterogenními abiotickými i biotickými podmínkami okolního prostředí. Oproti tomu profundál nabízí homogenní a stabilnější podmínky.

Velmi důležitou součástí monitoringu povrchových vod je pak metoda CPET (Chironomid Pupal Exuviae Technique; Luoto, 2011). Jedná se o sběr kukelních svleček (tzv. exuvií), které po dokončení vývoje ze stádia kukly v dospělce zůstanou plavat na hladině po dobu několika dní, dokud nesmáčivou voskovou vrstvu na povrchu exuvie nezačnou rozkládat bakterie (Ferrington et al., 1991; Armitage et al. 1995). Odběr kukelních exuvií je jednodušší a efektivnější než ostatní metody, protože ho lze zpravidla realizovat ze břehu bez použití náročnější techniky. Následná determinace je také snadnější v porovnání s ostatními metodami popsány v této kapitole, a proto patří metoda CPET mezi nejméně časově náročné (Ferrington et al., 2011). Zejména zásluhou této metody byl v rámci projektu EMERGE vypracován kompletní seznam druhů pro jezera Vysokých Tater (Bitušík et al., 2006b). Mezi úskalí metody CPET, podobně jako využití pakomárovitých v paleolimnologii, je nutné zohlednit fakt, že odebraný vzorek může obsahovat exuvie jak litorálních, tak profundálních zástupců (Bitušík and Svitok, 2006b). Dále je také nutné odhadnout dobu výletu imág a postihnout celé roční období, tj. od časného jara až po pozdní podzim, tak aby byla sběrem pokryta celá diverzita společenstva.

Z výše zmíněných skutečností vyplývá, že vhodným doplněním výzkumných metod pro zhodnocení lokální biodiverzity pakomárovitých a jejich vztahu k abiotickému i biotickému prostředí, je odběr živých larev in situ, buď z litorálních, nebo profundálních částí jezera, a jejich následné zpracování a determinace. A právě v rámci profundálního bentosu lze zařadit čeled' Chironomidae mezi nejhojnější zástupce s relativně vysokou

diverzitou, a proto jsou považováni za významný prostředek k hodnocení a klasifikaci hlubokých stratifikovaných jezer (Bitušík et al., 2003). Z hlediska samotného odběru a následného zpracování i determinace patří výzkum larválních stádií k časově náročnějším, a proto se jím zabývá jen velmi málo limnologických studií.

Následující kapitola má za cíl přiblížit detailněji zájmovou oblast vybraných jezer Vysokých Tater, metodiku odběru a zpracování vzorků i následnou determinaci.

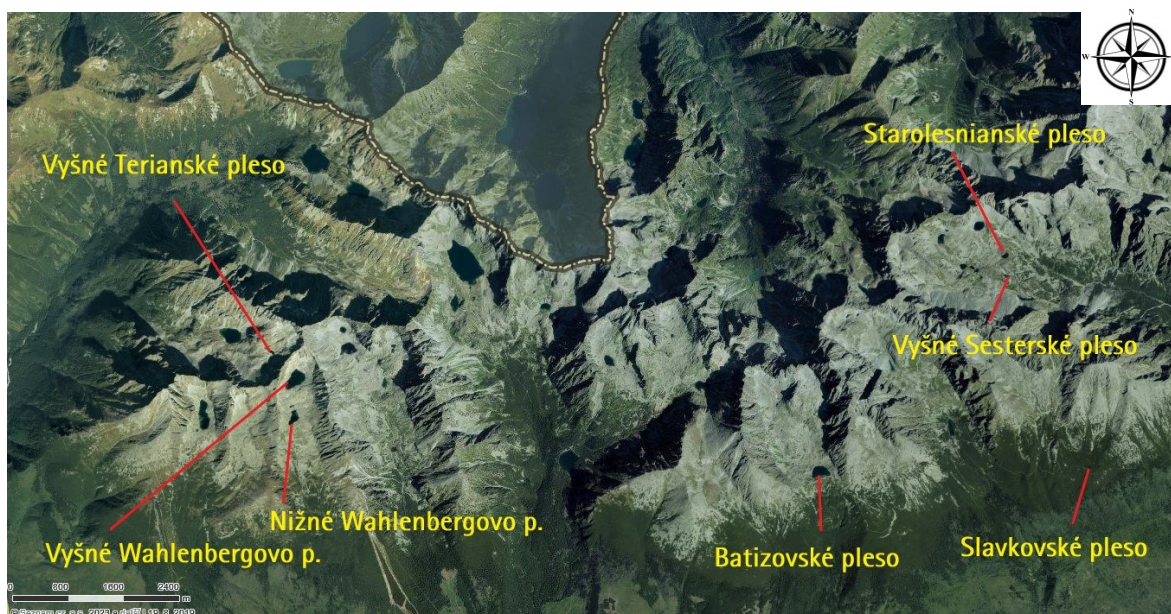
4 METODIKA

4.1 Charakteristika studovaných jezer

K odběru vzorků profundálního bentosu bylo vybráno celkem 8 tatranských jezer, která patřila v době vrcholné acidifikace do kategorie acidifikovaných (VZ – Velké Žabie, NWA – Nižné Wahlenbergovo, VWA – Vyšné Wahlenbergovo a BAT – Batizovské pleso), a silně acidifikovaných (SES – Vyšné Sesterské, VTE – Vyšné Terianské, SLA – Slavkovské a STA – Starolesnianské pleso). U neacidifikovaných jezer se předpokládalo, že nedojde k výrazným změnám v druhovém složení ani početnosti bentosu, a proto nebyla do odběrů zahrnuta.

Jezerá jsou záměrně odlišná v různých parametrech a všechna, kromě Slavkovského plesa, leží v alpínském pásmu nad 1800 m. n. m. Bližší morfologická a hydrologická charakteristika jezer a jejich povodí je uvedena v Tabulce 2 (Gregor and Pacl, 2005; Stuchlík et al., 2006; Kopáček et al., 2015; Kopáček et al., 2017; Stuchlík et al., 2017; Kopáček, nepubl. data) a základní poloha studovaných jezer v masivu Vysokých Tater je naznačena na Obr. 1.

Za samostatnou zmínku stojí Vyšné Wahlenbergovo pleso, které se vyskytuje v každém žebříčku prvních 10 ples z hlediska nadmořské výšky, plochy jezera, objemu i maximální hloubky. V kategorii nadmořské výšky patří dokonce mezi druhé nejvýše položené tatranské jezero s nadmořskou výškou 2 157 m. n. m. Zároveň ho řadíme mezi jezera s nejdelším obdobím s ledovou pokrývkou, protože období zamrzání začíná obvykle v září-říjnu a období rozmrzání v červenci-srpnu, není tedy výjimkou, že je zamrzlé i 300 dní v roce (Gregor and Pacl, 2005).



Obr. 1 – Poloha studovaných jezer v masivu Vysokých Tater (Zdroj - www.mapy.cz).

Tab. 2 – Morfologická a hydrologická charakteristika zkoumaných jezer a jejich povodí. Jezera jsou seřazena dle objemu, resp. plochy a rozdělena podle statusu v období vrcholné acidifikace na acidifikovaná (BAT – Batizovské p.; VWA – Vyšné Wahlenbergovo p.; NWA – Nižné Wahlenbergovo p.; VZ – Velké Žabie p.), a silně acidifikovaná (VTE – Vyšné Terianské p.; SLA – Slavkovské p.; STA – Starolesnianské p.; SES – Vyšné Sesterské (Sesterské Vodárenské) p.)

Vysvětlivky zkratk ke sloupci Typ povodí dle vegetace: R – skála; M – louka; MR – louka-skála; F – les.

Jezero	Zeměpisná šířka (° s. š.)	Zeměpisná délka (° v. d.)	Nadmořská výška (m. n. m.)	Objem (10 ³ m ³)	Maximální hloubka (m)	Průměrná hloubka (m)	Plocha jezera (ha)	Doba zdržení (den)	Přítok (ANO/NE)	Odtok (ANO/NE)	Charakteristika povodí					
											Plocha povodí (ha)	Skála (%)	Soť (%)	Půdní pokryv (%)	Typ vegetace v povodí	Dolina
VWA	49,164	20,026	2157	392,0	20,6	8,5	5,17	313	NE	NE	32,0	50	46	4	R	Furkotská
BAT	49,152	20,130	1884	173,0	10,5	5,8	3,48	19	ANO	ANO	234,0	33	57	10	R	Batizovská
VZ	49,172	20,077	1921	74,0	7,0	2,8	2,65	21	ANO	NE	86,7	33	33	34	MR	Mengusovská
NWA	49,159	20,025	2053	71,0	7,8	3,3	2,03	26	ANO	ANO	69,8	43	49	8	R	Furkotská
STA	49,180	20,167	1988	11,0	4,2	1,5	0,72	90	NE	ANO	2,3	10	12	78	M	V. Studená
VTE	49,168	20,021	2124	8,5	4,3	1,8	0,56	9	NE	NE	19,0	53	41	6	R	Nefcerka
SES	49,178	20,168	1972	1,4	1,3	0,5	0,33	13	NE	NE	3,1	20	30	50	MR	V. Studená
SLA	49,153	20,183	1676	1,1	2,5	1,3	0,01	8	NE	NE	5,1	0	5	95	F	Slavkovská

4.2 Odběr a příprava materiálu ke zpracování

Vzorky profundálního sedimentu tatranských jezer odebraly výzkumné týmy Přírodovědecké fakulty Univerzity Karlovy, Přírodovědecké fakulty Jihočeské Univerzity, Fakulty přírodních věd Univerzity Mateje Bela v Banské Bystrici a Fakulty ekologie a environmentalistiky Technické univerzity ve Zvolenu ve druhé polovině září 2011. Odběr probíhal ze člunu drapákem Eckman-Birge o známé ploše 256 cm². Vzorek z Vyšného Terianského plesa byl odebrán Kajakovým korerem o známé ploše 28,27 cm², protože drapák nebylo možné z důvodu velmi hrubého a kamenitého sedimentu použít.

Vzorky byly na místě proprány přes síto o velikosti ok 380 μm a fixovány 4 % roztokem formaldehydu v polyetylenových (PE) lahvích o objemu 1000 ml. Seznam jezer s podobnějšími informacemi o odběru je uveden v Tabulce 3.

Tab. 3 – Podrobnosti o odběrech na studovaných lokalitách.

Jezero	Datum odběru	Povrchová teplota vody (°C)	Počet odebraných drapáků (D) nebo korerů (K)
Starolesnianské	16.09.2011	12,5	2D
Vyšné Terianské	16.09.2011	12,6	8K
Vyšné Sesterské	16.09.2011	12,6	2D
Nižné Wahlenbergovo	17.09.2011	9,2	2D
Velké Žabie	18.09.2011	10,0	2D
Batizovské	21.09.2011	10,5	2D
Slavkovské	21.09.2011	14,6	3D
Vyšné Wahlenbergovo	22.09.2011	8,8	2D

Vzorky v PE lahvích jsem poté převzala k dalšímu zpracování. Důkladným propráním pod tekoucí vodou v sítu o velikosti ok 205 μm jsem je nejprve zbavila formaldehydu a velmi jemných částecí sedimentu. S propráním části vzorků mi pomohl kvůli mému těhotenství RNDr. Daniel Vondrák, PhD. Zbylou směs sedimentu a zástupců makrozoobentosu jsem postupně třídila po malých částech rozléváním ve vodě v Petriho miskách do skleněných epruvt. Vzhledem k velikosti larválních stádií Chironomidae, kdy často dosahují velikosti ~ 2 mm a vyšší, bylo nezbytné vzorky sedimentu v Petriho miskách pečlivě kontrolovat při zvětšení. K tomuto jsem využila binokulární lupu Olympus SZ30. U kamenitého typu sedimentu s velkým podílem anorganického materiálu

bylo vhodné použít pod Petriho miskou černou podložku, protože pak byli kvůli své béžové až světle hnědé barvě pakomáři mnohem lépe viditelní. Nalezené zástupce čeledi Chironomidae a Sialidae jsem fixovala v 70 % roztoku ethanolu a zástupce třídy Oligochaeta v 4 % roztoku formaldehydu.

Zástupce čeledi Chironomidae jsem dále zpracovávala pro následnou determinaci. Zástupce čeledi Sialidae a třídy Oligochaeta jsem k determinaci nezpracovávala a zůstali uloženi ve výše uvedených roztocích pro případné další zpracování.

4.3 Trvalé preparáty a determinace

Determinace larválních stádií čeledi Chironomidae je možná pouze s použitím mikroskopu, a proto je nezbytné vytvořit trvalé preparáty. Před samotnou přípravou preparátů je vhodné předběžně roztrždit jednotlivé zástupce podle tvaru hlavy, počtu a tvaru očí a dalších znaků pohledem (případně u drobných larev s použitím zvětšovacího zařízení) na podčeledi, a ty pak umístit do trvalého preparátu společně.

Jednotlivé larvy jsem nejprve přenesla pinzetou z fixačního roztoku na 5-10 minut (v závislosti na velikosti larvy) do 96 % roztoku ethanolu. Tento postup slouží k částečnému odvodnění larvy a zvýraznění hlavových struktur důležitých k determinaci. Je podstatné výrazněji nepřesáhnout doporučený čas, aby nedošlo k přesušení larvy, která se pak stává velmi křehkou a dále se s ní špatně pracuje. Poté jsem larvu vysušila na filtračním papíru a následně v co nejkratší možné době oddělila preparační jehlou hlavovou kapsuli od těla. Hlavy jsem vkládala pinzetou na podložní sklíčko do uzavíracího média Euparal firmy Chroma-GmbH & Co. U drobnějších jedinců jsem při preparaci využila binokulární lupu Olympus SZ30.

Mezi jedny z hlavních determinačních znaků patří jednotlivé části ústního ústrojí, a proto je nezbytné před položením krycího skla hlavu polohovat ventrální stranou nahoru a při pokládání krycího sklíčka hlavovou kapsuli důkladně přitlačit, aby došlo k rozevření ústního ústrojí. Pro dlouhou životnost preparátů je nutné zajistit, aby byly hlavové kapsule v uzavíracím médiu uloženy bez přístupu vzduchu, tzn. bez výskytu bublin. Těla jsem po oddělení hlavové části v průběhu zpracování ukládala do ekvivalentně označených mikrokumavek typu Eppendorf do roztoku 70 % ethanolu. Výše uvedeným

způsobem jsem zpracovala všechny zástupce čeledi Chironomidae, kteří se ve vzorcích vyskytovali.

Determinaci jsem prováděla za použití mikroskopu značky Jenaval. K determinaci jsem využila klíče Wiederholm (1983), Grodgaus (1987), Ekrem (2004), Brooks et al. (2007), Bitušík (2000) a Bitušík and Hamerlík (2014).

Vyhotovené trvalé preparáty zůstaly uloženy u RNDr. Jolany Tátošové PhD na Ústavu pro životní prostředí Přírodovědecké fakulty Univerzity Karlovy.

4.4 Převzatá data

Současně s odběry profundálního sedimentu odebraly v roce 2011 již zmíněné univerzitní výzkumné týmy také vzorky vody pro stanovení koncentrace chlorofylu-a a zjištění fyzikálních a chemických parametrů. Výsledná data z chemické analýzy jsem převzala od prof. Kopáčka (HBÚ BC AV ČR, České Budějovice; Tab. 4). Data o chemickém složení jezer z období vrcholné acidifikace jsem převzala od dr. Pšenákové (nepubl. data; in Tátošová, 2002) a prof. Kopáčka (nepubl. data). Většina vzorků vody pro analýzu základních chemických dat byla odebrána ve stejném roce jako vzorky profundálního bentosu, tedy v roce 1988 (resp. 1989). Nicméně parametry jako celkový reaktivní hliník (AL_{CR}) nebo rozpuštěný organický uhlík („dissolved organic carbon“ – DOC) se v daném roce neanalyzovaly, a proto jsem pro potřeby porovnání těchto chemických parametrů převzala data z první poloviny 90. let, kde však bohužel u Nižného Wahlenbergova plesa chyběla hodnota AL_{CR} a SO_4^x .

Data pro porovnání druhového složení a abundance populace Chironomidae z dob vrcholné acidifikace jsem převzala rovněž z diplomové práce Tátošové (2002). Metodika odběrů a následné determinace probíhala podobně, pouze s rozdílem v ploše použitého drapáku ($212,67 \text{ cm}^2$) a velikosti ok síta ($250 \mu\text{m}$), použitého při propírání vzorků od formaldehydu.

Tab. 4 – Chemické parametry studovaných jezer z odběrů z přelomu 90. let (pro zjednodušení označené jednotně jako rok 1988) a v září 2011.

Kódy pro jednotlivá jezera: viz Tab. 2

Chemické parametry: KNK – kyselinová neutralizační kapacita (alkalinita); VP – volně dostupný fosfor; Al_{CR} – celkový reaktivní hliník, DOC – rozpuštěný organický uhlík

NA = chybějící hodnoty

Jezero	pH		Konduktivita (mS·m ⁻¹ 25°C)		H ⁺ (μeq·l ⁻¹)		KNK (μeq·l ⁻¹)		Ca ²⁺ (μeq·l ⁻¹)		NO ₃ -N (μeq·l ⁻¹)		SO ₄ ^x (μeq·l ⁻¹)		Al _{CR} (μeq·l ⁻¹)		DOC (mg·l ⁻¹)		VP (μg·l ⁻¹)		Chl-a (μg·l ⁻¹)	
	1988	2011	1988	2011	1988	2011	1988	2011	1988	2011	1988	2011	1988	2011	1988	2011	1988	2011	1988	2011	1988	2011
VWA	5,38	6,70	17,0	15,6	4,2	0,2	-5	86,4	95	111	50,0	22,3	73	22	0,01	0,00	0,25	0,16	3,0	2,4	0,25	1,35
NWA	5,84	6,69	16,1	16,2	1,4	0,2	13	83,5	62	112	40,4	20,8	NA	27	NA	0,00	0,30	0,36	3,1	2,7	0,13	3,27
VZ	6,24	6,74	19,4	15,7	0,6	0,2	27	79,4	142	110	51,8	17,9	67	30	0,14	0,00	0,15	0,37	2,0	1,4	0,01	2,27
BAT	6,14	6,54	21,0	15,5	0,7	0,3	14	67,1	125	105	47,1	25,2	90	34	0,10	0,00	0,15	0,16	1,9	0,5	0,08	1,37
VTE	4,78	5,75	15,9	8,1	16,6	1,8	-15	19,3	54	38	31,0	12,7	67	18	13,22	0,22	0,49	1,08	5,8	15,1	5,11	14,54
SES	4,82	5,39	17,3	10,0	15,1	4,0	-11	15,4	52	41	35,2	16,7	79	32	14,27	0,00	0,40	0,54	4,4	3,2	0,18	0,51
SLA	4,78	5,08	17,0	8,8	16,6	8,3	-13	10,2	34	20	0,0	0,5	92	27	0,02	3,13	2,38	4,02	13,3	7,0	6,25	2,03
STA	4,78	5,42	19,0	6,2	16,6	3,8	-15	8,7	56	27	12,9	0,1	100	21	0,01	0,00	2,72	1,74	9,0	7,4	11,2	24,19

4.5 Vyhodnocení dat

Veškerá získaná data, jak vlastní, tak převzatá pro statistickou analýzu, jsem důkladně přepsala do programu Microsoft Excel, kde jsem také vytvořila popisné grafy pro porovnání parametrů abundance a druhové diverzity mezi lety 1988/1989 a 2011.

Parametr abundance vstupuje do analýz jako počet jedinců na metr čtverečný ($\text{ind}\cdot\text{m}^{-2}$), který jsem vypočítala na základě počtu všech determinovaných jedinců a plochy odběrových zařízení (drapák Eckman-Birge a Kajakův korer) a počtu odběrů z daných zařízení, které uvádím v kapitole 4.2. Data z chemických analýz z obou období jsem sjednotila na stejné jednotky; hodnoty chlorofylu-a z obou období představují průměrnou hodnotu několika paralelních stanovení.

Pro další analýzy jsem použila statistický program R, verze 4.3.3 a vyšší, a využila jsem zejména knihovny *ggplot2*, *corrplot* a *vegan*. U všech dále analyzovaných dat jsem nejprve testovala normální rozdělení dle Shapiro-Wilkova testu. Na základě výsledků Shapiro-Wilkova testu jsem dále volila statistické metody dle jejich požadavků na normální rozdělení.

Pro testování dvouvýběrovým a párovým t-testem byla data nejdříve testována F-testem pro rovnost rozptylů a v případě nerovných rozptylů byl použit vhodný neparametrický test.

Druhové složení pro výpočet Simpsonova indexu diverzity bylo nutně předem upravit, tak aby bylo možné započítat i nedeterminovaná juvenilní stádia Chironomidae, která se vyskytovala v poměrně velkých abundancích (od 2 do 56 %). Juvenilní stádia byla přiřazena k druhům, kteří byli determinováni ve vzorku a patřili k příslušné podčeleďi resp. tribu (Tanypodynae, Chironomini, Tanytarsini). Pokud se ve vzorku vyskytovalo 2 a více druhů zařazených do stejné podčeleďi resp. tribu, byly druhy rozděleny ve stejném poměru jako byl procentuální podíl determinovaných druhů v jezeře z jedné podčeleďi (resp. tribu).

Simpsonův index diverzity nabývá hodnot od 0 do 1 byl vypočítán na základě vztahu:

$$D = \sum_{i=1}^S \frac{n_i(n_i - 1)}{N(N - 1)}$$

Takto vypočítaný index ukazuje na dominanci ve společenstvu – čím víc se hodnota blíží 1, tím více ve společenstvu dominuje jeden taxon a vice versa.

5 VÝSLEDKY

Ve vzorcích profundálního bentosu bylo nalezeno celkem 2 480 jedinců čeledi Chironomidae, v textu a analýzách se již výlučně pracuje s jejich abundancemi, tj. počtem jedinců na metr čtverečný ($\text{ind}\cdot\text{m}^{-2}$). Dále se ve vzorcích vyskytovali jedinci třídy Oligochaeta (kromě Nižného Wahlenbergova, Slavkovského a Vyšného Sesterského plesa), a ve Slavkovském plese pak larvy čeledi Sialidae ($65 \text{ ind}\cdot\text{m}^{-2}$).

V následujících podkapitolách se nejprve zaměřím na změny v chemismu vody sledovaných jezer a následně na zjištěnou druhovou skladbu a abundanci pakomárovitých v jednotlivých jezerech, porovnání zjištěných výsledků s odběry z roku 1988 (respektive 1989; Tátošová, 2002) a vztah abundance a druhové diverzity k fyzikálně-chemickým parametrům vody, morfologickým vlastnostem jezer a vegetačnímu pokryvu povodí.

5.1 Změny v chemismu vody sledovaných jezer

Změny v základních chemických parametrech mezi lety 1988 a 2011 byly testovány levostranným, případně pravostranným párovým t-testem (Tab. 5). Data byla nejdříve testována na normální rozdělení (viz Příloha I.a.-i.) a shodu rozptylů F-testem, a v případě, že data neměla normální rozdělení nebo měla neshodné rozptyly, byla data alternativně testována Wilcoxonovým párovým testem, opět s upřesněním na levostranný případně pravostranný test. Cílem jednostranného t-testu bylo zjistit skutečný směr změny, zda rozdíl mezi průměry v roce 1988 a 2011 je větší nebo menší než 0, tedy jestli jednotlivé parametry klesaly či stoupaly. Zda změny v chemických parametrech odpovídaly předpokladům z jiných pozorování bude dále diskutováno v kapitole 6.1.

Výsledky analýzy potvrdily statisticky signifikantní pokles hlavních acidifikujících složek, konkrétně dusičnanů (NO_3) v obou kategoriích jezer a síranů (SO_4) v případě silně acidifikovaných jezer. U acidifikovaných jezer koncentrace síranů rovněž klesla, nicméně rozdíl v koncentracích mezi obdobími nebyl statisticky průkazný. Zároveň byl zaznamenán signifikantně významný nárůst kyselinové neutralizační kapacity, rovněž v obou kategoriích. Došlo také ke zvýšení hodnoty pH, jak v acidifikovaných, tak silně acidifikovaných jezerech, ale v obou případech těsně nad hranicí statistické významnosti.

Poměrně zajímavé výsledky můžeme sledovat u vápníku (Ca^{2+}), který byl rovněž v minulosti stanovený jako ukazatel míry acidifikace (vysoké koncentrace BK

v acidifikovaných jezerech). Zatímco u silně acidifikovaných došlo k významnému poklesu jeho koncentrací, u acidifikovaných jezer se koncentrace Ca^{2+} v roce 2011 ustálila u všech jezer velmi blízko průměrné hodnoty $110 \mu\text{eq}\cdot\text{l}^{-1}$, přičemž v roce 1988/89 byly mezi jezery větší rozdíly (nejméně $62 \mu\text{eq}\cdot\text{l}^{-1}$, nejvíce $142 \mu\text{eq}\cdot\text{l}^{-1}$; Graf 1).

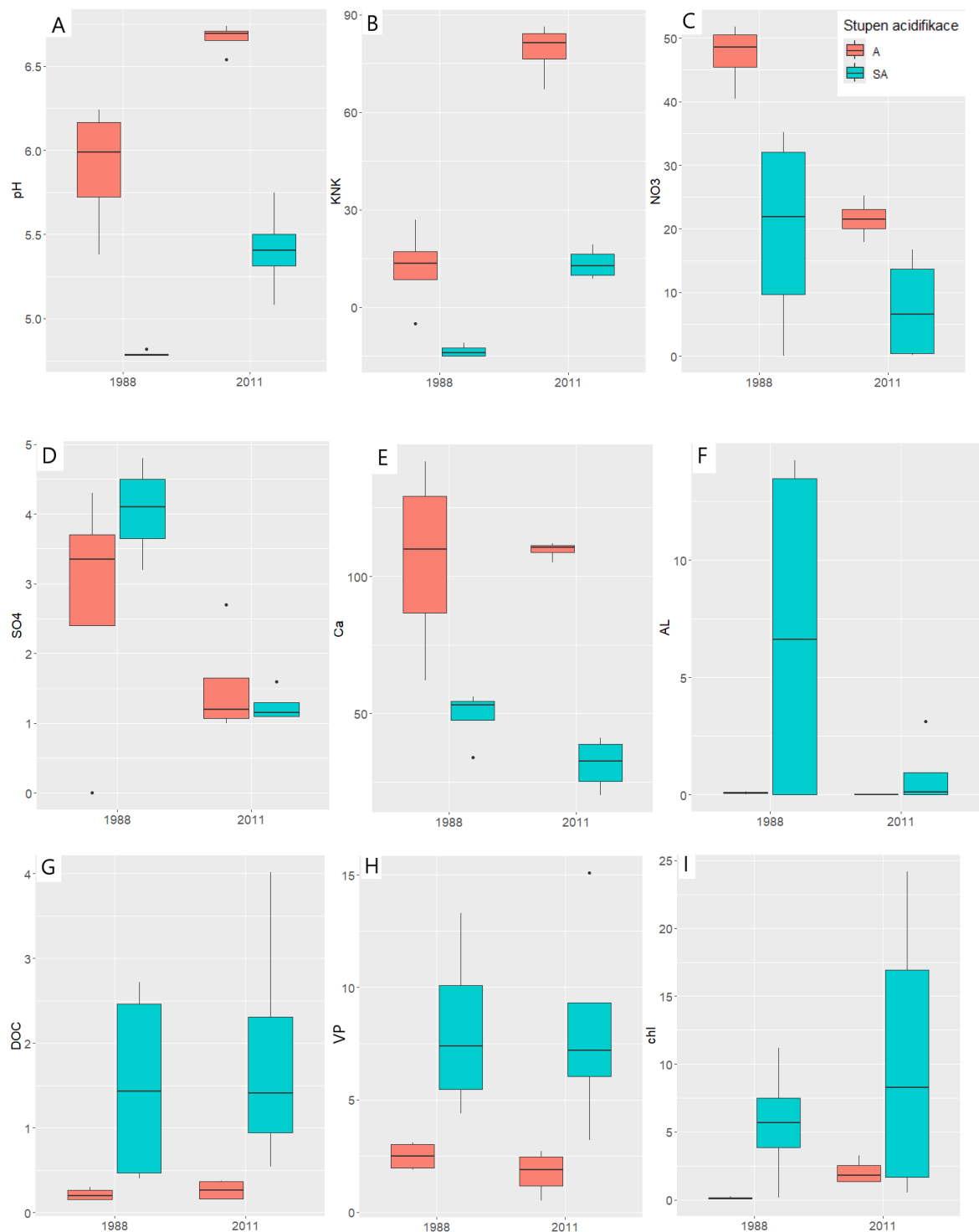
V případě reaktivního hliníku (AL_{CR}) došlo u všech acidifikovaných jezer, proti hodnotám z počátku 90. let, kdy už v té době byla jeho koncentrace nízká, k poklesu na hodnoty $<0 \mu\text{eq}\cdot\text{l}^{-1}$. U silně acidifikovaných byl rovněž zjištěn v případě 2 jezer (STA a SES) pokles na koncentrace $<0 \mu\text{eq}\cdot\text{l}^{-1}$ a u VTE pokles z $13,22$ na $0,22 \mu\text{eq}\cdot\text{l}^{-1}$ (Graf 1). I v párových testech lze vidět změnu průměrných hodnot AL_{CR} v obou skupinách jezer, pokles však nebyl statisticky významný.

U parametrů, kterými lze charakterizovat trojici jezer (DOC, VP a chlorofyl-a), byl v acidifikovaných jezerech zjištěn statisticky významný pokles koncentrací volného fosforu (VP), a hladině statistické významnosti se přiblížil nárůst koncentrací chlorofylu-a. Koncentrace VP se v silně acidifikovaných jezerech významně nezměnily (Graf 1) a množství chl-a, byť ne statisticky prokazatelně, pokleslo. V obou kategoriích jezer došlo ke zvýšení obsahu rozpuštěného organického uhlíku (DOC).

Tab. 5 – Výsledky dvouvýběrového jednostranného párového t-testu na rozdíl mezi průměry chemických parametrů na hladině významnosti $\alpha = 0,05$ mezi lety 1988/89 a 2011. Signifikantní výsledky ($p < 0,05$) jsou vyznačené tučně. P (F) = p-value pro dvouvýběrový F test rovnosti rozptylů; Df = stupně volnosti; t = testová statistika.

* Pro porovnání výběrů s nerovnými rozptyly (případně pokud data neměla normální rozdělení) byl použit Wilcoxonův jednostranný párový test

Sledovaný parametr	Kategorie jezer	P (F)	t	Df	p-value	H ₁
pH	acidifikovaná	0,036*	-	-	0,063	$\mu_{88} < \mu_{11}$
	silně acidifikovaná	0,001*	-	-	0,063	$\mu_{88} < \mu_{11}$
KNK	acidifikovaná	0,492	-7,272	3	0,003	$\mu_{88} < \mu_{11}$
	silně acidifikovaná	0,160	-8,094	3	0,002	$\mu_{88} < \mu_{11}$
NO ₃	acidifikovaná	0,435	8,055	3	0,002	$\mu_{88} > \mu_{11}$
	silně acidifikovaná	0,309	2,753	3	0,035	$\mu_{88} > \mu_{11}$
SO ₄	acidifikovaná	0,187	1,422	3	0,125	$\mu_{88} > \mu_{11}$
	silně acidifikovaná	0,110	7,190	3	0,003	$\mu_{88} > \mu_{11}$
Ca	acidifikovaná	0,002*	-	-	0,563	$\mu_{88} > \mu_{11}$
	silně acidifikovaná	0,951	4,410	3	0,011	$\mu_{88} > \mu_{11}$
Al _{CR}	acidifikovaná	<0,000*	-	-	0,125	$\mu_{88} > \mu_{11}$
	silně acidifikovaná	0,023*	-	-	0,188	$\mu_{88} > \mu_{11}$
DOC	acidifikovaná	*	-	-	0,313	$\mu_{88} < \mu_{11}$
	silně acidifikovaná	0,722	-0,640	3	0,283	$\mu_{88} < \mu_{11}$
VP	acidifikovaná	0,478	3,222	3	0,024	$\mu_{88} > \mu_{11}$
	silně acidifikovaná	0,711	-0,015	3	0,494	$\mu_{88} > \mu_{11}$
Chlorofyl-a	acidifikovaná	0,005	-	-	0,063	$\mu_{88} < \mu_{11}$
	silně acidifikovaná	0,172	-0,165	3	0,164	$\mu_{88} > \mu_{11}$



Graf 1 – Porovnání sledovaných chemických parametrů mezi lety 1988/89 a 2011 pro kategorie jezer acidifikovaná a silně acidifikovaná.

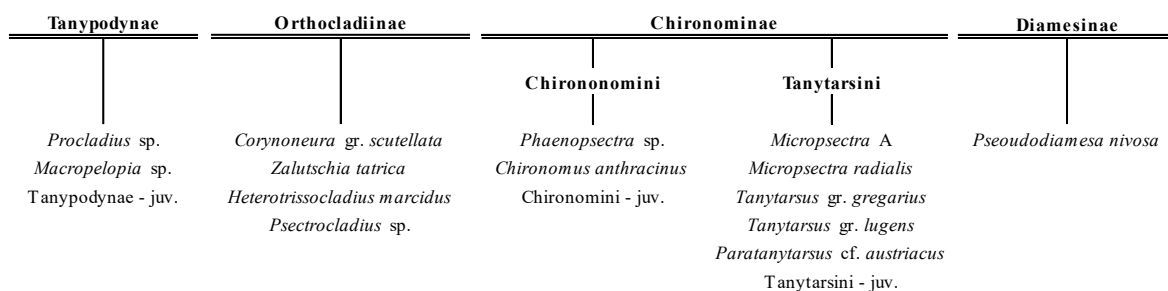
A = pH; **B** = alkalinita ($\mu\text{eq}\cdot\text{l}^{-1}$); **C** = NO₃ ($\mu\text{eq}\cdot\text{l}^{-1}$); **D** = SO₄ ($\text{mg}\cdot\text{l}^{-1}$); **E** = Ca ($\mu\text{eq}\cdot\text{l}^{-1}$); **F** = Al ($\mu\text{eq}\cdot\text{l}^{-1}$); **G** = DOC, rozpuštěný organický uhlík ($\text{mg}\cdot\text{l}^{-1}$); **H** = VP, volně využitelný fosfor ($\mu\text{g}\cdot\text{l}^{-1}$); **I** = chlorofyl-a ($\mu\text{g}\cdot\text{l}^{-1}$)

Box zobrazuje interkvartilový rozsah (25. až 75. percentil), čára uprostřed je medián, vousy představují rozsah dat do 1,5 násobku od dolního, resp. horního kvartilu. Body mimo vousy jsou odlehlé hodnoty.

5.2 Druhová skladba, abundance a diverzita pakomárů na zkoumaných lokalitách

Na 8 lokalitách bylo v roce 2011 identifikováno celkem 14 druhů larev pakomárů, dále pak juvenilní larvální stádia, která bylo možné určit pouze na úroveň podčeledí – Tanypodinae – juv. a Chironominae, dále rozdělenou na tribus Tanytarsini – juv. a Chironomini – juv. (Obr. 2). Juvenilní stádia tribu Tanytarsini byla zastoupena ve všech jezerech kromě Nižného Wahlenbergova a Vyšného Terianského plesa, a dosahovali poměrně vysoké abundance [6484 ind·m⁻² (40,1 %) ve Vyšném Sesterském, 3301 ind·m⁻² (51,9 %) ve Starolesnianském a 1068 ind·m⁻² (36,8 %) ve Slavkovském plese].

Obr. 2 – Rozdělení druhů pakomárovitých z 8 jezer Vysokých Tater do podčeledí (resp. na taxonomickou úroveň tribus)



Nejpočetněji zastoupeným druhem byl *Tanytarsus* gr. *lugens* s 9941 ind·m⁻² ve Velkém Žabíem plese a zároveň to byl, spolu s Batizovským plesem (78 ind·m⁻²), jediný výskyt tohoto druhu. V Batizovském plese byl naproti tomu zaznamenán jediný nicméně druhý nejpočetnější výskyt (5195 ind·m⁻²) rodu *Micropsectra*, u kterého se bohužel pomocí dostupných klíčů nepodařilo určit druhový název a nadále bude označen jako *Micropsectra* A. Početně významným druhem byla také *Zalutschia* *tatrica* ve Vyšném Sesterském plese (4375 ind·m⁻²; 27 %). Ta byla nalezena rovněž ve Slavkovském plese, ovšem ve výrazně nižších abundancích (169 ind·m⁻²).

Celkem v šesti jezerech (tj. kromě Vyšného Wahlenbergova a Vyšného Terianského) se vyskytoval druh *Procladius* sp., který dominoval ve Starolesnianském plese (2949 ind·m⁻²; 46 %), zatímco v ostatních jezerech tvořil různě velký podíl společenstva (2,7-11,8 %). Mezi hojně se vyskytující druhy (v pěti jezerech z osmi), patřil také *Heterotrissocladius* *marcidus*, jeho podíl na celkové početnosti společenstva však v žádném z jezer nepřesáhl 1,8 %.

Třetina taxonů byla naopak nalezena pouze na jedné lokalitě – například již zmíněná *Micropsectra* A, dále *Paratanytarsus* cf. *austriacus* (Vyšné Sesterské p. – 3965 ind·m⁻²), *Psectrocladius* sp. (Vyšné Sesterské p. – 117 ind·m⁻²), *Phaenopsectra* sp. (Slavkovské p. – 52 ind·m⁻²) a *Chironomus anthracinus* (Slavkovské p. - 911 ind·m⁻²). Pouze ve Slavkovském plese byla nalezena juvenilní stádia rodu *Chironomus* (573 ind·m⁻²; Tab. 6).

Ve většině jezer byla celková abundance larev v řádu tisíců jedinců na metr čtverečný, s výjimkou Nižného Wahlenbergova (40 ind·m⁻²) a Vyšného Terianského (531 ind·m⁻²) plesa, kde dosahovali pakomárovití výrazně nižších početností. Nejvyšší celková abundance byla ve Vyšném Sesterském (16190 ind·m⁻²) a Velkém Žabíem plese (11680 ind·m⁻²), u ostatních jezer se pohybovala mezi 3 až 7 tisíci ind·m⁻².

Mezi jezery byl také velký rozdíl v druhové diverzitě. Zatímco ve Vyšném Sesterském, Slavkovském (7 taxonů) a Starolesnianském (3 taxony) plese Simpsonův index diverzity 0,4-0,5 ukazuje na početné zastoupení více druhů ve společenstvu, ve Vyšném Terianském plese se objevoval pouze jeden druh *Procladius* sp. (Simpsonův index 1). Ačkoliv Simpsonův index Nižného Wahlenbergova plesa ukazuje také hodnotu 0,5, v plese se vyskytovaly pouze dva druhy *Procladius* sp. a *Micropsectra radialis* a hodnota indexu je dána skutečností, že se oba taxony vyskytovaly v identických abundancích. Vysoké počty taxonů byly zaznamenány také v Batizovském a Velkém Žabíem plese (6 druhů), nicméně diverzita těchto jezer nebyla vysoká (Simpsonův index 0,7). Je to dáno výraznou početní dominancí vždy jednoho taxonu v celém společenstvu. Podobná situace nastala také ve Vyšném Wahlenbergově (5 druhů ale S. index 0,9).

Tab. 6 – Druhové zastoupení pakomárovitých ve vzorcích z 8 tatranských jezer (ind·m⁻²) v r. 2011, včetně celkové abundance, počtu taxonů a Simpsonova indexu diverzity. Druhy jsou seřazené dle podčeledí a jednotlivé podčeledi jsou oddělené přerušovanou čarou.

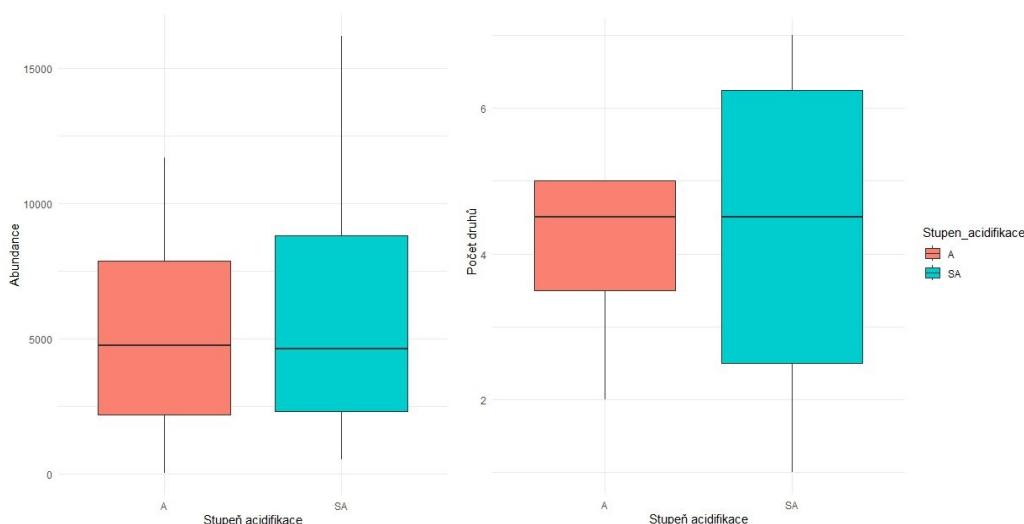
Kódy pro jednotlivá jezera: viz Tab. 2

	<i>Procladius</i> sp.	<i>Macropelopia</i> sp.	<i>Corynoneura</i> gr. <i>scutellata</i>	<i>Zalutschia</i> <i>tatrica</i>	<i>Heterotrissocladius</i> <i>marcidus</i>	<i>Psectrocladius</i> sp.	<i>Chironomus</i> <i>anthracinus</i>	<i>Phaenopsectra</i> sp.	<i>Micropsectra</i> A	<i>Micropsectra</i> <i>radialis</i>	<i>Tanytarsus</i> gr. <i>gregarius</i>	<i>Tanytarsus</i> gr. <i>lugens</i>	<i>Paratanytarsus</i> cf. <i>austriacus</i>	<i>Pseudodiamesa</i> <i>nivosa</i>	Tanytopodinae – juv.	Tanytarsini – juv.	Chironomini – juv.	Celková abundance v jezeře	Počet taxonů v jezeře	Simpsonův index diverzity
VZ	684	39	-	-	215	-	-	-	-	586	-	9941	-	-	98	117	-	11680	7	0,748
BAT	781	-	-	-	39	-	-	-	5195	-	-	78	-	136	20	371	-	6620	7	0,721
VWA	-	-	2813	-	20	-	-	-	-	20	-	-	-	39	-	20	-	2912	5	0,934
NWA	20	-	-	-	-	-	-	-	-	20	-	-	-	-	-	-	-	40	2	0,500
SES	898	78	156	4375	117	117	-	-	-	-	-	-	3965	-	-	6484	-	16190	8	0,493
STA	2949	-	-	-	78	-	-	-	-	-	39	-	-	-	-	3301	-	6367	4	0,490
SLA	78	13	-	169	-	-	911	52	-	-	39	-	-	-	-	1068	573	2903	8	0,401
VTE	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	531	-	-	-	531	1	1,000
Výskyt taxonů	6	3	2	2	5	1	1	1	1	3	2	2	1	3	2	6	1			

Pokud se podíváme na zkoumaná jezera jako na dvě kategorie původně různě intenzivně zasažených lokalit (silně acidifikovaná a acidifikovaná jezera), můžeme zjistit, zda se jejich profundální společenstvo liší, jak v abundanci, tak v počtu taxonů a diverzitě i 25 let po odeznění acidifikace, a zda tyto kategorie mají stejnou relevanci jako v době acidifikace. Dvouvýběrový t-test (Tab. 7) však nepotvrdil mezi původními kategoriemi „acidifikovaná“ a „silně acidifikovaná“ jezera signifikantní rozdíl v hodnotách abundance, ani v počtu druhů (Graf 2) či diverzitě zjištěných v roce 2011. Nicméně skupina silně acidifikovaných jezer má zřetelně nižší medián hodnot Simpsonova indexu než acidifikovaná jezera tzn, že jsou jejich společenstva druhově i početně vyrovnanější, nicméně acidifikovaná jezera mají pro změnu nižší rozptyl hodnot tohoto indexu, jsou si tedy podobná tím, že v nich dominuje některý z taxonů. (Graf 3).

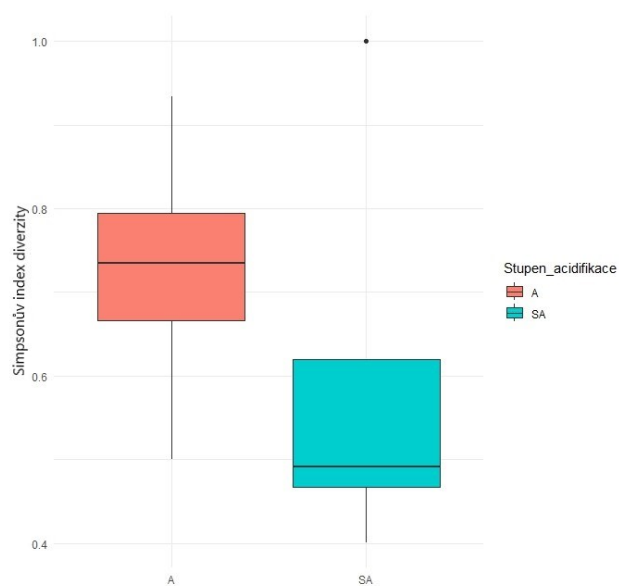
Tab. 7 – Výsledky dvouvýběrového oboustranného t-testu na rozdíl mezi průměry s rovností rozptylů na hladině významnosti $\alpha = 0.05$ pro abundanci, počet druhů a diverzitu mezi acidifikovanými a silně acidifikovanými jezery. P (F) = p-value pro dvouvýběrový F test pro rovnost rozptylů; Df = stupně volnosti t-testu; t – testovací statistika.

Sledovaný parametr	P (F)	t	Df	p-value
Abundance 2011	0,617	-0,278	6	0,791
Počet druhů 2011	0,303	-0,162	6	0,877
Diverzita 2011	0,501	0,797	6	0,456



Graf 2 – Porovnání abundance a počtu druhů pro kategorie jezer – acidifikovaná (A) a silně acidifikovaná (SA).

Box zobrazuje interkvartilový rozsah (25. až 75. percentil), čára uprostřed je medián, vousy představují rozsah dat do 1,5 násobku od dolního, resp. horního kvartilů. Body mimo vousy jsou odlehlé hodnoty.



Graf 3 – Porovnání Simpsonova indexu diverzity pro kategorie jezer – acidifikovaná (A) a silně acidifikovaná (SA).

Simpsonův index nabývá hodnot 0-1. S rostoucí hodnotou klesá vyrovnanost společenstva směrem k dominantnímu druhu

Box zobrazuje interkvartilový rozsah (25. až 75. percentil), čára uprostřed je medián, vousy představují rozsah dat do 1,5 násobku od dolního, resp. horního kvartilu. Body mimo vousy jsou odlehlé hodnoty.

5.3 Změny v druhovém složení a abundanci pakomárů po 25 letech

V letech 1987-1991 byly v rámci projektu AL-PE odebrány vzorky profundálního bentosu z několika tatranských jezer v různém stupni acidifikace. Vzorky byly odebrány drapákem Eckman-Birge o ploše 250 cm² (1987), 212,67 cm² (1988 a -89) a 225,72 cm² (1991). Vzorky zpracovala ve své diplomové práci Tátosová (2002). Ve zkoumaných jezerech našla celkem 10 druhů larev pakomárů v abundancích v řádu desítek až po desítky tisíc. U jezer došlo k posunu nejen v počtu taxonů, ale také v abundancích jednotlivých taxonů (Graf 4)

Ve **Vyšném Wahlenbergově** plese se v roce 1988 vykytovaly druhy *Pseudodiamesa nivosa* (71 ind·m⁻²) a *Micropsectra* sp. (118 ind·m⁻²). Ve vzorcích odebraných v roce 2011, byly tyto taxony znovu nalezeny, avšak v nižších abundancích (39 a 20 ind·m⁻², resp. 40 při započítání juvenilních individuí *Tanytarsini* do druhu *Micropsectra radialis*), a nově bylo společenstvo doplněno zástupci druhu *Corynoneura* gr. *scutellata* (2813 ind·m⁻²) a *Heterotrissocladius marcidus* (20 ind·m⁻²).

V **Nižném Wahlenbergově** plese byl v roce 1988 nalezen pouze druh *Procladius* sp. (142 ind·m⁻²), zatímco v roce 2011 byla jeho početnost nižší (20 ind·m⁻²) a ve vzorku se vyskytoval navíc druh *Micropsectra radialis* (20 ind·m⁻²).

V roce 1989 se v **Batizovském** plese vyskytovaly pouze dva, ale zato početné druhy *Tanytarsus* gr. *lugens* (14929 ind·m⁻²) a *Procladius* sp (2586 ind·m⁻²). V roce 2011 pozorujeme znatelný nárůst počtu druhů. Ve vzorcích byly navíc identifikovány druhy *Heterotrissocladius marcidus* (39 ind·m⁻²), *Pseudodiamesa nivosa* (136 ind·m⁻²), *Micropsectra* A (5195 ind·m⁻², respektive 5561 ind·m⁻² včetně juvenilních jedinců). Původně nalezené taxony byly v roce 2011 zaznamenány v mnohem nižších abundancích, početnost larev *Procladius* sp. poklesla o více než dvě třetiny, abundance *Tanytarsus* gr. *lugens* dokonce na pouhých 70 (resp. 83 včetně juv.) ind·m⁻².

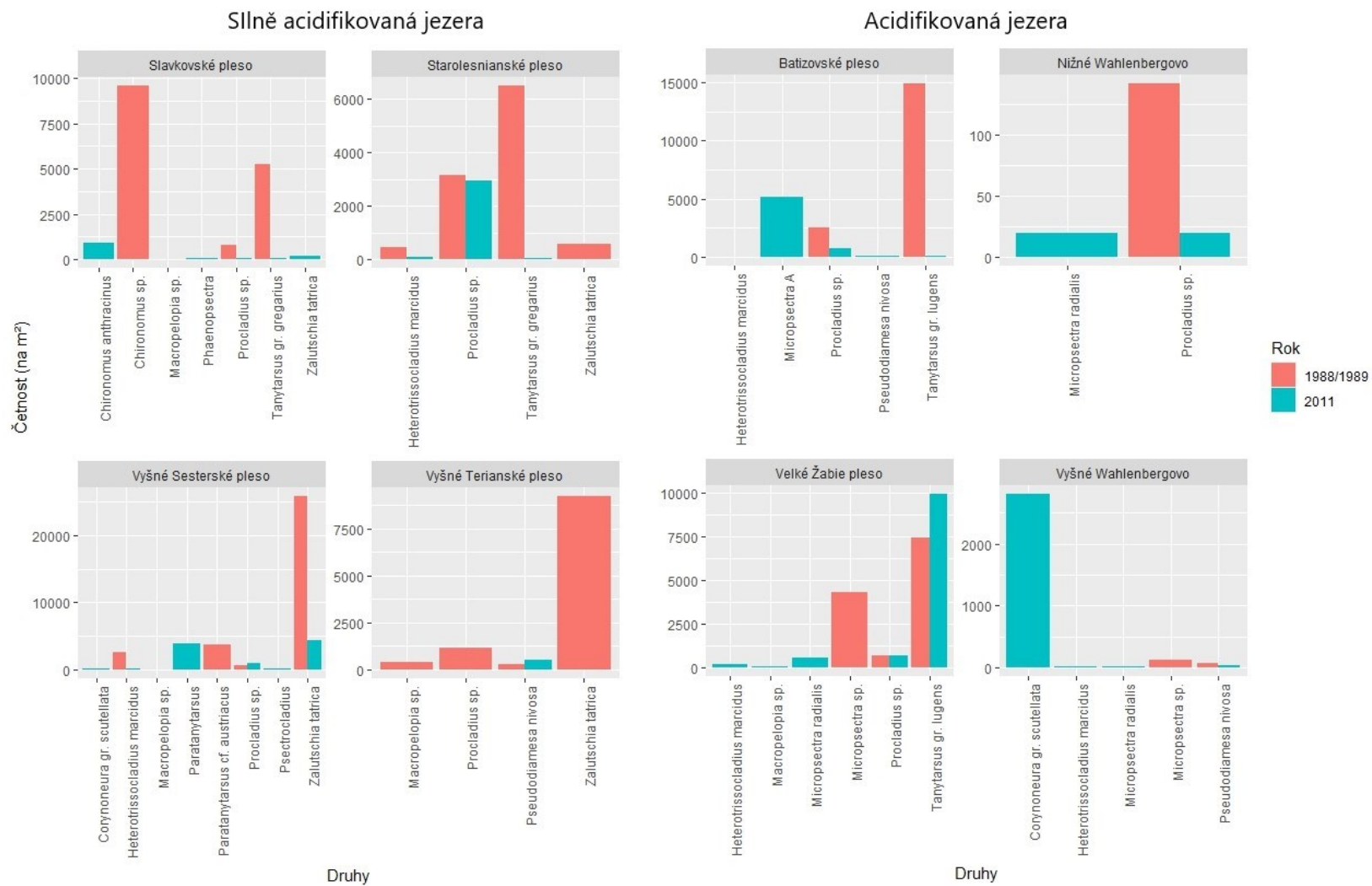
Ve **Velkém Žabím** plese uvádí Tátosová (2002) v odběrech z roku 1988 druhy *Procladius* sp. (705 ind·m⁻²), *Tanytarsus* gr. *lugens* (7453 ind·m⁻²) a *Micropsectra* sp. (4279 ind·m⁻²). V roce 2011 se *Procladius* sp. vyskytoval ve velmi podobných počtech (684 ind·m⁻²), abundance larev z rodu *Micropsectra* výrazně klesla (586 ind·m⁻², resp. 593 včetně juv.) a naopak početnost zástupců druhu *Tanytarsus* gr. *lugens* vzrostla. Ve vzorcích byli navíc zjištěni zástupci druhu *Macropelopia* sp. (39 ind·m⁻²) a *Heterotrissocladius marcidus* (215 ind·m⁻²).

Ve vzorcích **Starolesnianského** plesa z roku 1988 byli identifikováni zástupci čtyř druhů: *Procladius* sp. (3136 ind·m⁻²), *Heterotrissocladius marcidus* (470 ind·m⁻²), *Zalutschia tetrica* (587 ind·m⁻²) a *Tanytarsus* gr. *gregarius* (6512 ind·m⁻²). V roce 2011 se ve vzorku již nevyskytovala *Zalutschia tetrica* a abundance druhu *Tanytarsus* gr. *gregarius* výrazně poklesla na 39 ind·m⁻², nicméně 3340 ind·m⁻² juvenilních larev Tanytarsini s největší pravděpodobností náleží tomuto druhu. Pak lze konstatovat, že abundance tohoto druhu se snížila přibližně o polovinu.

Ve **Vyšném Terianském** plese se vyskytovaly na přelomu 90. let čtyři druhy: *Pseudodiamesa nivosa* (282 ind·m⁻²), *Procladius* sp. (1175 ind·m⁻²), *Macropelopia* sp. (423 ind·m⁻²) a *Zalutschia tetrica* (9263 ind·m⁻²). Ve vzorcích z roku 2011 však bylo zjištěno pouze 531 ind·m⁻² *Pseudodiamesa nivosa*.

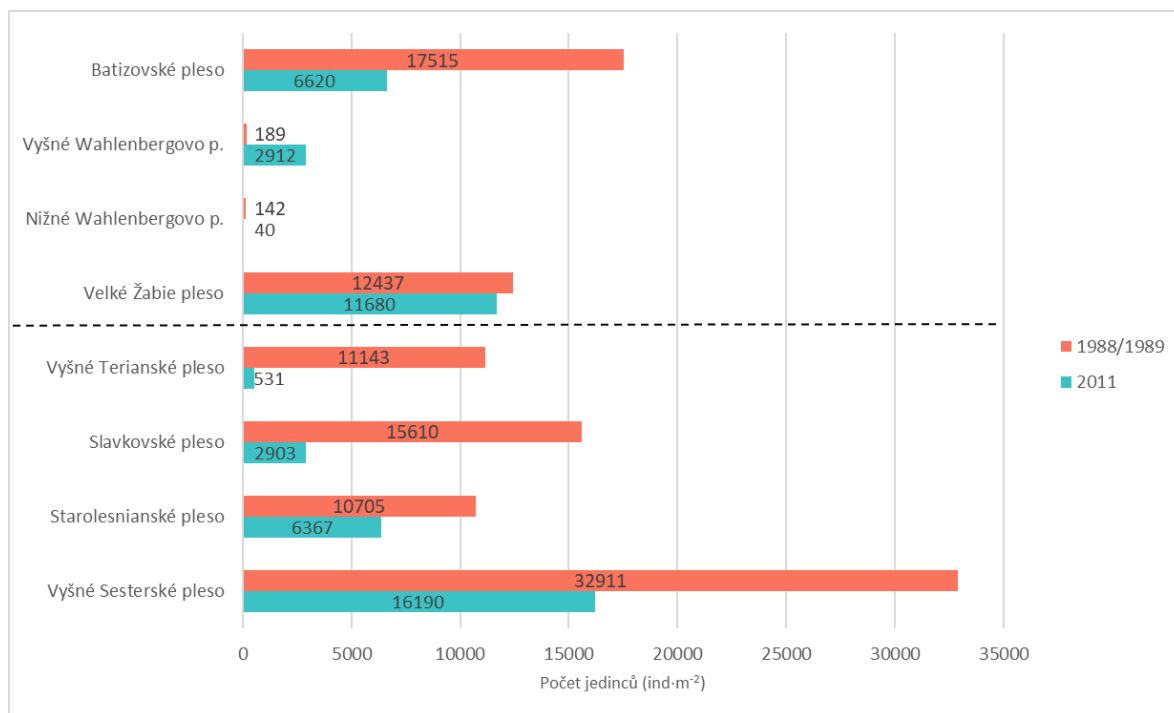
Ve **Slavkovském** plese se na konci 80. let minulého století vyskytovaly druhy *Procladius* sp. (799 ind·m⁻²), *Tanytarsus* gr. *gregarius* (5219 ind·m⁻²) a *Chironomus* sp. (9592 ind·m⁻²). V roce 2011 se mimo výše zmíněné druhy vyskytovali ve vzorku ještě zástupci druhů *Macropelopia* sp. (13 ind·m⁻²), *Zalutschia tetrica* (169 ind·m⁻²) a *Phaenopsectra* sp. (52 ind·m⁻², resp. 83 včetně juv.). Abundance všech tří původně zjištěných taxonů však výrazně poklesly, a ani při započtení juvenilních stádií Tanytarsini k druhu *Tanytarsus* gr. *gregarius* (1107 ind·m⁻²), a juvenilních larev Chironomini k druhu *Chironomus anthracinus* by početnosti zdaleka nedosáhly hodnot z roku 1989.

Ve **Vyšném Sesterském** plese v roce 1988 dominoval druh *Zalutschia tetrica* (25860 ind·m⁻²), ve vysokých počtech se zde dále vyskytovali *Heterotrissocladius marcidus* (2656 ind·m⁻²) a *Paratanytarsus* cf. *austriacus* (3667 ind·m⁻²), nejméně početným druhem byl *Procladius* sp. (728 ind·m⁻²). V roce 2011 počty *Zalutschia tetrica* a *Heterotrissocladius marcidus* výrazně poklesly (4375 ind·m⁻² a 117 ind·m⁻²), zatímco abundance rodu *Procladius* se téměř nezměnila, a početnost druhu *Paratanytarsus* cf. *austriacus* (10449 ind·m⁻²) po započtení juvenilních larev vzrostla. Juvenilní stádia podčeledi Tanytarsini se ve vzorku vyskytovala ve vysoké abundanci 6484 ind·m⁻². Ve vzorku byly navíc zjištěny další taxony: *Macropelopia* sp. (78 ind·m⁻²), *Corynoneura* gr. *scutellata* (156 ind·m⁻²) a *Psectrocladius* (117 ind·m⁻²).



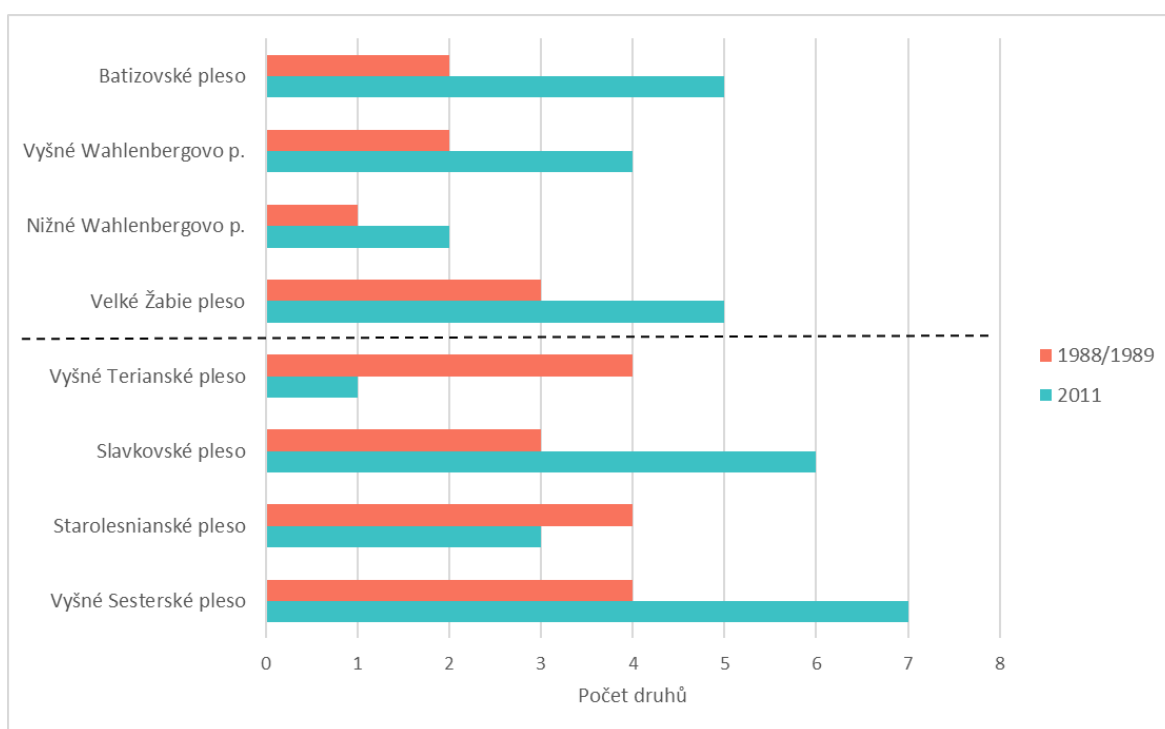
Graf 4 – Změny v abundanci a druhovém složení sledovaných jezer mezi lety 1988/1989 a 2011. Rozdělení jezer na silně acidifikovaná a acidifikovaná pochází z období vrcholné acidifikace a reflektuje tehdejší intenzitu zasažení jezer. Abundance druhů jsou uvedeny bez započtení juvenilních stádií, viz Tab. 6.

Změny celkové abundance a diverzity vyjádřené v počtu nalezených druhů mezi lety 1988 (resp. 1989) a 2011 jsou znázorněny v Grafu 5 a 6. U většiny jezer došlo mezi lety 1988 (respektive 1989) a 2011 k poklesu celkového počtu jedinců na metr čtverečný. Největší rozdíly byly zaznamenány u Vyšného Terianského plesa, kde se počet jedinců snížil více než 20×, u Slavkovského plesa více než 5× a u Batizovského plesa téměř 3×. Jediné jezero, kde se celková abundance zvýšila, a to více než 15×, je Vyšné Wahlenbergovo pleso. Nejméně výraznou změnu pozorujeme u Velkého Žabieho plesa, kde se celková abundance snížila pouze o 7 %. Za zmínku stojí také Nižné Wahlenbergovo pleso, kde byla při odběrech na konci 80. let celková abundance velmi nízká – pouhých 142 jedinců – a v průběhu let došlo k dalšímu snížení 3,5× na pouhých 40 jedinců na metr čtverečný.



Graf 5 – Změny celkové abundance vyjádřené v počtu jedinců na metr čtverečný (ind·m⁻²) z odběrů z let 1988/1989 (Tátosová, 2002) a 2011. Do celkové abundance jsou započítána i juvenilní stádia. Přerušovaná čára odděluje acidifikovaná (nahore) a silně acidifikovaná (dole) jezera dle rozdělení v době vrcholné acidifikace (Hořická et al., 2006).

Naopak lze konstatovat, že u většiny zkoumaných jezer došlo k navýšení počtů druhů. Výrazně se vymyká pouze Vyšné Terianské pleso, kde došlo ke snížení počtu nalezených druhů ze čtyř na jeden, ve Starolesnianském plese se v roce 2011 vyskytovaly 3 druhy, tedy o 1 méně než v roce 1988. U ostatních šesti jezer naopak došlo ke zvýšení druhové diverzity, například ve Slavkovském plese se zvýšil počet druhů dvojnásobně, v Batizovském plese a ve Vyšném Sesterském plese dokonce trojnásobně. V případě Nižného Wahlenbergova plesa se počet nalezených druhů zvýšil z jednoho na dva, ale jak již bylo uvedeno, tak se oba druhy vyskytovaly ve velmi nízké abundanci.



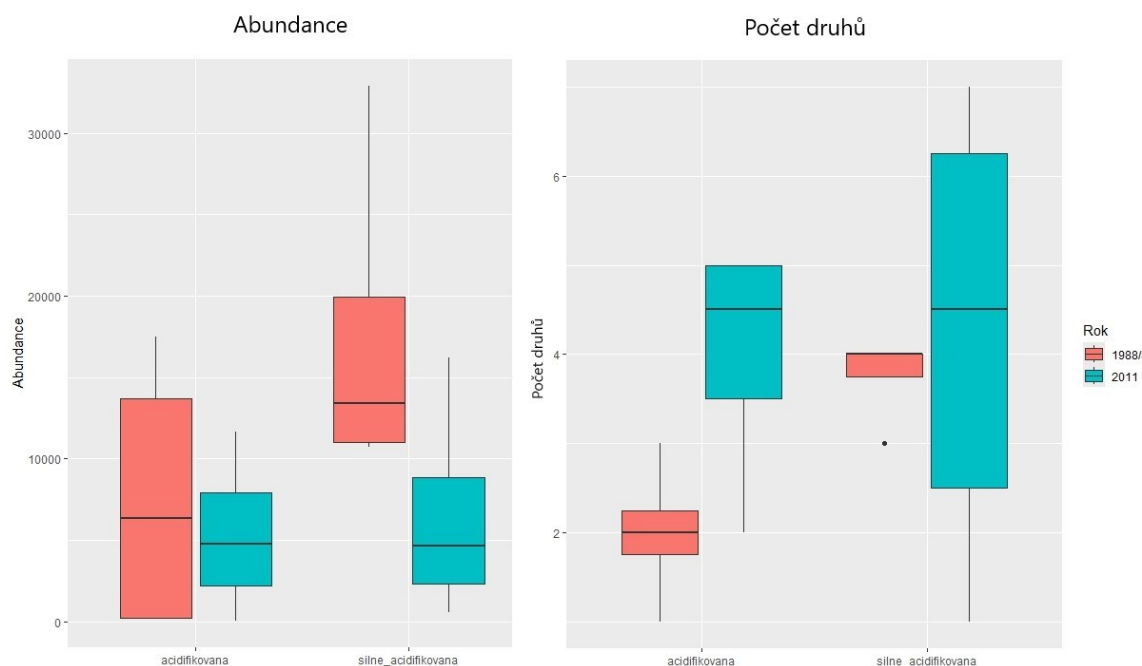
Graf 6 – Změny v počtu druhů objevených ve vzorcích v letech 1988/1989 (Tátosová, 2002) a 2011. V případě počtu druhů v roce 2011 nebyla započítána nedeterminovaná juvenilní stádia Chironimidae, vzhledem k předpokladu, že se jednalo o instary larev pakomárů, kteří se ve vzorcích jinak běžně vyskytovali v determinovatelném stavu. Přerušovaná čára odděluje acidifikovaná (nahore) a silně acidifikovaná (dole) jezera dle rozdělení v době vrcholné acidifikace (Hořická et al., 2006).

Rozdíl v abundanci a počtu druhů mezi lety 1988/89 a 2011 pro celou kategorii jezer „acidifikovaná“ a celou kategorií „silně acidifikovaná“ byl ověřen dvouvýběrovým oboustranným párovým t-testem (Tab. 8). U acidifikovaných jezer nebyl sice nalezen statisticky významný rozdíl v celkové abundanci pakomárů mezi koncem 80. let a rokem 2011, zato nárůst počtu druhů statisticky potvrzen byl (Graf 7). Naopak silně acidifikovaná jezera nevykazují statisticky významný rozdíl v počtu druhů mezi lety 1988/98 a 2011, avšak pokles v celkové abundanci signifikantní byl. Rozdíl v α -diverzitě vyjádřené Simpsonovým indexem nebyl zjištěn ani v jedné z kategorií jezer (Graf 8).

Tab. 8 – Výsledky dvouvýběrového párového t-testu na střední hodnotu na hladině významnosti $\alpha = 0.05$ pro rozdíl v abundanci, počtu druhů a diverzitě dle Simpsonova indexu diverzity mezi lety 1988/89 a 2011. Signifikantní výsledky ($p < 0,05$) jsou vyznačeny tučně. P (F) = p-value pro dvouvýběrový F test rovnosti rozptylů. ; Df = stupně volnosti; t – testovací statistika.

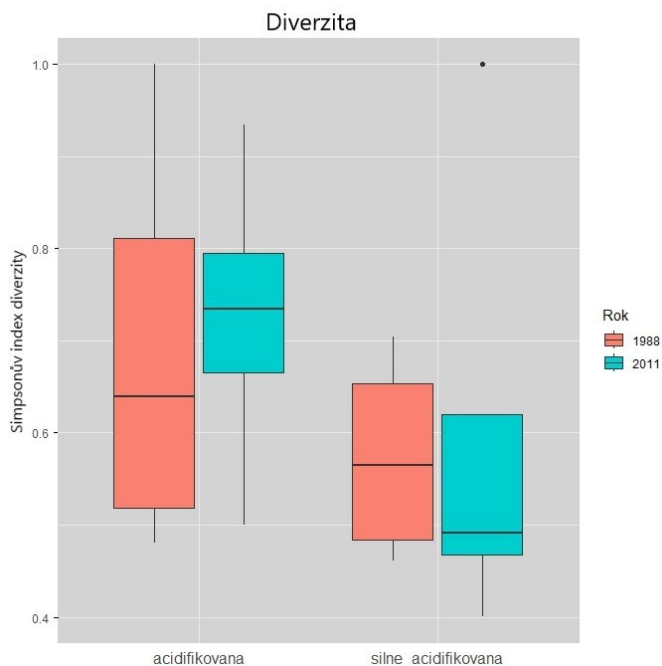
*Pro toto porovnání byla zvolena Welschova korekce t-testu pro nerovné rozptyly ($P(F) < 0,05$)

Sledovaný parametr	Kategorie jezer	P (F)	t	Df	p-value
Abundance	acidifikovaná	0,382	0,759	3	0,503
	silně acidifikovaná	0,512	4,293	3	0,023
Počet druhů	acidifikovaná	0,391	-4,899	3	0,016
	silně acidifikovaná	0,019*	-0,357	3	0,742
Diverzita (Simpson)	acidifikovaná	0,649	-0,179	3	0,869
	silně acidifikovaná	0,194	-0,229	3	0,833



Graf 7 – Porovnání abundance a počtu druhů mezi lety 1988/89 a 2011 pro kategorie jezer – acidifikovaná a silně acidifikovaná.

Box zobrazuje interkvartilový rozsah (25. až 75. percentil), čára uprostřed je medián, vousy představují rozsah dat do 1,5 násobku od dolního, resp. horního kvartilu. Body mimo vousy jsou odlehlé hodnoty.

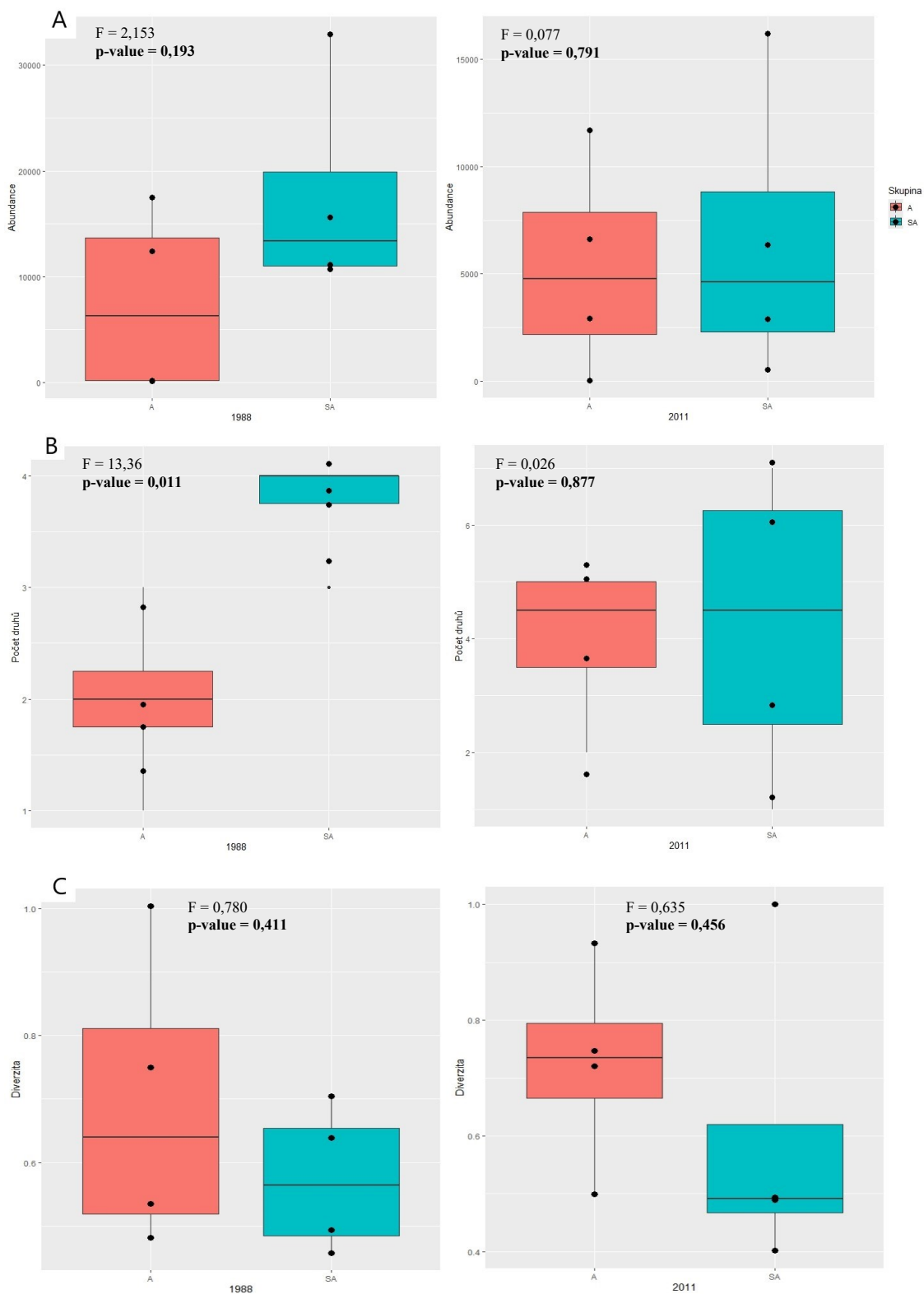


Graf 8 – Porovnání diverzity na základě Simpsonova indexu diverzity mezi lety 1988/89 a 2011 pro kategorie jezer – acidifikovaná a silně acidifikovaná.

Box zobrazuje interkvartilový rozsah (25. až 75. percentil), čára uprostřed je medián, vousy představují rozsah dat do 1,5 násobku od dolního, resp. horního kvartilu. Body mimo vousy jsou odlehlé hodnoty.

Na otázku, jak moc se společenstva Chironomidae lišila v době vrcholné acidifikace v acidifikovaných a silně acidifikovaných jezerech, a jak se tyto rozdíly změnily či posunuly během procesu recovery, může dobře odpovědět analýza variance parametrů abundance, počtu druhů a Simpsonova indexu alfa-diverzity (Graf 9). V době vrcholné acidifikace lze pozorovat vyšší abundance v acidifikovaných jezerech, byť rozdíl nebyl signifikantní, ale blížil se hladině statistické významnosti. Během recovery tento rozdíl téměř zmizel a jezera obou kategorií vykazují velmi podobné celkové abundance společenstva profundálních pakomárů. Naopak počet druhů byl v období acidifikace signifikantně větší v acidifikovaných jezerech, a i v tomto případě došlo mezi kategoriemi k vyrovnání, byť acidifikovaná jezera vykazují v roce 2011 větší rozptyly hodnot, než silně acidifikovaná jezera.

Diverzita v podobě Simpsonova indexu v sobě obsahuje informaci obou přechozích parametrů, tj. jednak počtu druhů, a také jejich početnost. Rozdíl v alfa-diverzitě mezi acidifikovanými a silně acidifikovanými jezery v době acidifikace nebyl statisticky významný, zdá se však, že biologická recovery směřuje k vyšší nevyrovnanosti v původně acidifikovaných jezerech.



Graf 9 – Analýza variance abundance (A), počtu taxonů (B) a Simpsonova indexu diverzity (C) společenstva Chironomidae v jezerech rozdělených dle stupně acidifikace na hladině významnosti $\alpha = 0.05$ pro období 1988/89 a 2011. F = poměr rozptylu mezi skupinami a rozptylu uvnitř skupiny
 Box zobrazuje interkvartilový rozsah (25. až 75. percentil), čára uprostřed je medián, vousy představují rozsah dat do 1,5 násobku od dolního, resp. horního kvartilů. Body mimo vousy jsou odlehle hodnoty. Větší černé tečky představují vstupní data.

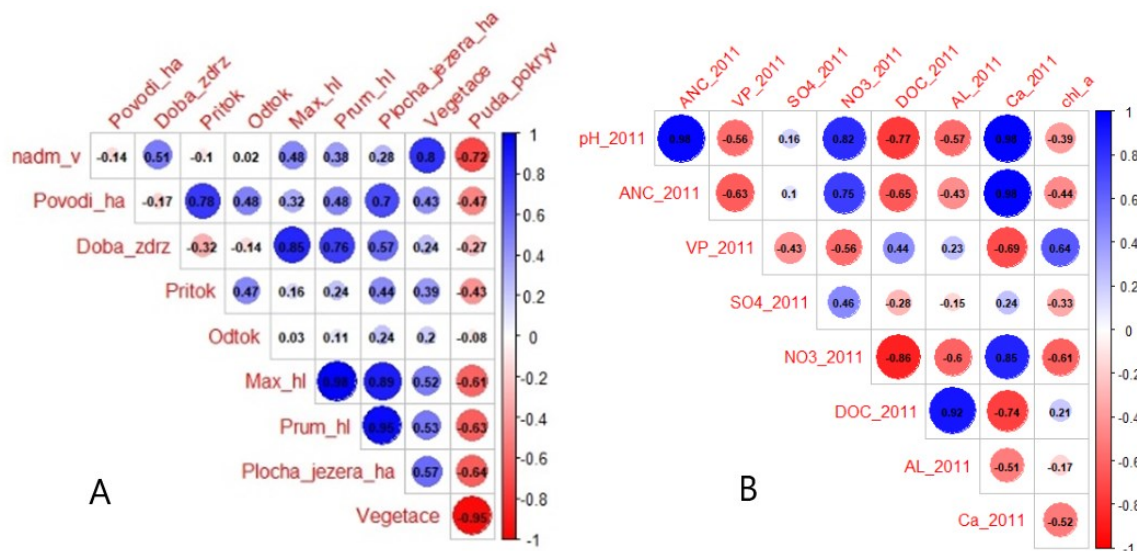
5.4 Druhové složení profundálních pakomárů a proměnné prostředí

Pro popis interakcí mezi druhovým složením společenstva pakomárů a environmentálními faktory v prostředí v roce 1988 a 2011 (a společně pro 1988 a 2011) byly použity přímé (omezené, *constrained*) ordinační analýzy. Environmentální proměnné byly před provedením ordinační analýzy nejprve testovány (zvlášť morfologická a zvlášť chemická data) pomocí korelační analýzy, aby byly vyloučeny ty, které spolu silně korelují a mohly by ovlivnit výsledky ordinační analýzy, a zároveň byly vybrány tak, aby počet proměnných nepřevyšoval počet vzorků, resp. počet jezer (n) ve vztahu $n - 1$. Statistická závislost proměnných byla spočtena pomocí Pearsonova korelačního koeficientu a vztahy mezi proměnnými byly zobrazeny pomocí barevné matice hodnot včetně korelačních koeficientů (Graf 10).

Nadmořská výška silně pozitivně koreluje s typem vegetace v povodí a silně negativně s procentem pokryvnosti půdy v povodí. Parametr vegetace nabývá hodnot od 1 (les) po 5 (skály), čím vyšší číslo, tím méně vegetace. Půdní pokryvnost a vegetace mají negativní 95 % korelaci, do ordinační analýzy byla vybrána proměnná „**půdní pokryvnost**“, neboť nejlépe vystihuje půdní poměry i vegetaci v povodí s měnící se nadmořskou výškou. Maximální hloubka, plocha jezera i doba zdržení silně pozitivně korelují s průměrnou hloubkou, proto byla pro ordinační analýzu vybrána **průměrná hloubka** jako nejlepší parametr popisující morfologii jezer. Odtokový režim jezer popisují jednak plocha povodí a pak přítomnost či absence přítoku a odtoku. Přítok významně koreluje s plochou povodí, do ordinační analýz proto byla zvolena **plocha povodí** a **odtok**, u něhož se neprojevila silná závislost na žádném jiném parametru.

Z chemických parametrů bylo vybráno **pH**, které silně pozitivně koreluje s alkalinitou (ANC) a koncentrací Ca^{2+} , tudíž byly tyto parametry vyřazeny a pH zvoleno jako zástupce parametrů hodnocení acidifikace. Parametry úživnosti, resp. zdrojů potravy jsme rozdělili na ryze autochtonní (chl-a) a ostatní s předpokladem, že se původ jejich zdrojů v jezerech liší (VP, NO_3 a DOC). Silná pozitivní korelace VP a chl-a vedla k vyřazení VP a výběru parametru „**chlorofyl-a**“, jako ukazatele dostupnosti autochtonního zdroje potravy. Dále byl vyřazen parametr NO_3 pro silnou pozitivní korelaci s pH a negativní korelaci s DOC. Parametr DOC byl tedy zachován jako ukazatel externího zdroje potravy, byť vykazuje významnou negativní korelaci s pH. Celkový reaktivní hliník (**ALCR**) byl do analýzy vybrán jako parametr toxicity prostředí a projevu

intenzity acidifikace, a to i přesto, že je pozitivně korelován s DOC. Hodnoty síranů jsou si ve všech jezerech nakolik podobné, že to vedlo k jejich vyloučení z ordinační analýzy, přestože nekorelují s žádným jiným chemickým parametrem.



Graf 10 – Korelační matice Pearsonova korelačního koeficientu pro morfologické (A) a chemické parametry (B).

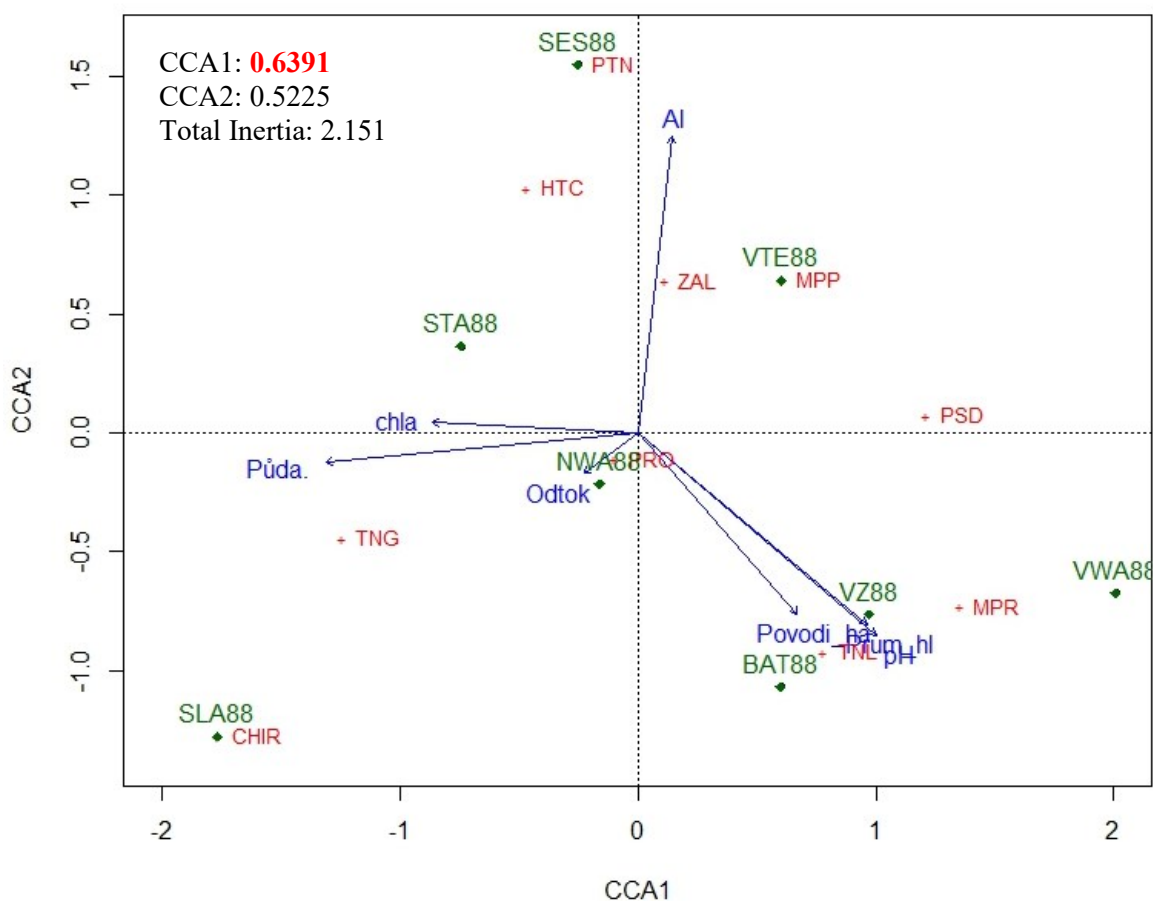
Druhová data neupravená i logaritmicky transformovaná byla testována pro výběr mezi lineární (RDA) nebo unimodální (CCA) přímou ordinační analýzou. Test byl proveden pomocí detrendované kanonické analýzy (DCA; Příloha IV.a.-c.), která zjistí délku 1. osy, jenž je škálována v jednotkách směrodatné odchylky (S.D.).

Délka první osy vypočítané analýzou DCA byla > 3 S.D., jak pro neupravená data, tak pro data převedená na přirozený logaritmus, což vedlo k výběru unimodální CCA ordinační analýzy (Lepš and Šmilauer, 2003) a druhová data byla dále do analýz použita logaritmovaná.

Výsledná CCA analýza pro vliv environmentálních parametrů („půdní pokrývnost“, plocha povodí, průměrná hloubka, odtok, hodnota pH, koncentrace chlorofylu-a a koncentrace hliníku) na druhové složení v roce 1988 (Graf 11) vysvětluje na první ose 29,7 % variability, a rozděluje jezera podle koncentrace chlorofylu-a a podílu půd v povodí. Druhá osa zodpovídá za 24,2 % variability. První skupina s vysokými koncentracemi chlorofylu-a, a současně vyšším podílem půd v povodí, je pak dále rozdělena na gradientu koncentrace reaktivního hliníku, kdy jezero s větším podílem půd v povodí má nižší koncentrace hliníku (SLA), zbylé dvě (SES a STA) s vyššími koncentracemi hliníku, jsou zároveň jezera s nejnižším pH, malým povodím a malou

průměrnou hloubkou. Hypotetickou třetí podskupinu tvoří VTE, které se od druhé podskupiny, s níž má podobné charakteristiky (malé povodí, malá průměrná hloubka a nízké pH) odlišuje výrazně nižší koncentrací chlorofylu-a a nízkým podílem půd v povodí. Druhá skladba profundálního společenstva pakomárů není pro tuto skupinu jezer jednotná a liší se v každé z uvedených podskupin.

Na opačné straně chlorofylového gradientu a s nízkým podílem půd v povodí stojí jezera seskupená podle vyššího pH, většího povodí a větší průměrné hloubky (BAT, VZ a VWA). Výjimkou je NWA, které sdílí vlastnosti obou hlavních skupin jezer, zejména vyšší pH než první skupina, současně však i vyšší koncentrace chlorofylu-a v porovnání s ostatními jezery z druhé skupiny. Jezera celé této druhé skupiny sdílí stejné taxony (*Tanytarsus gr. lugens*, *Micropsectra radialis*).

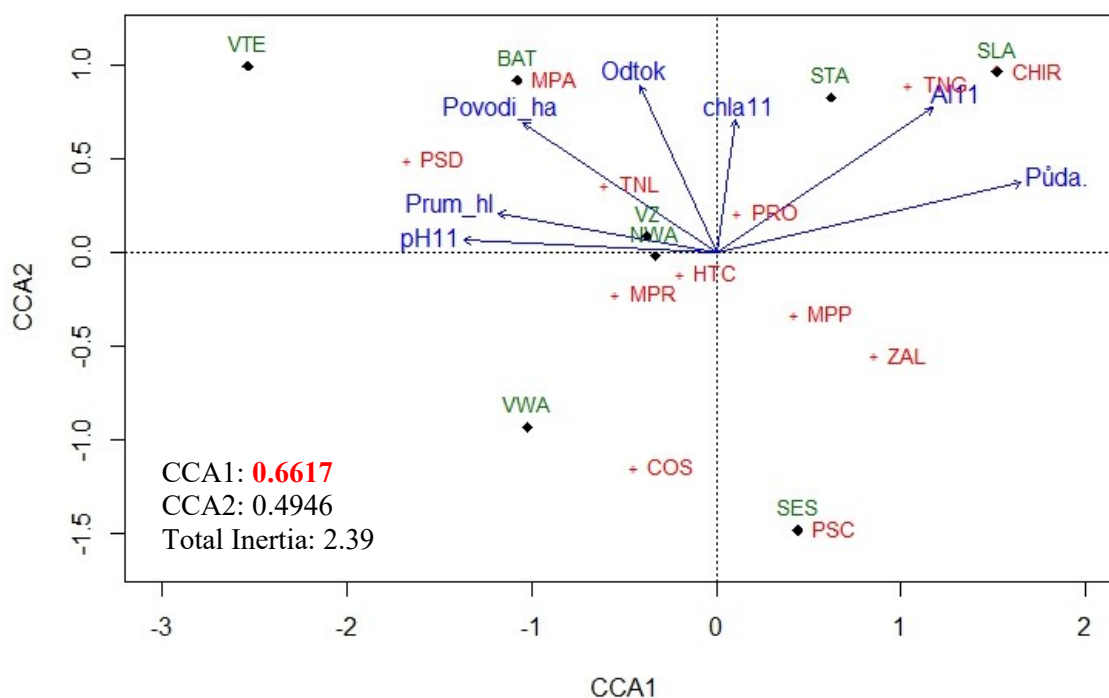


Graf 11 – Kanonická korespondenční analýza závislosti druhového složení pakomárovitých na environmentálních faktorech v prostředí v roce 1988.

Kódy pro jednotlivá jezera: viz. Tab. 2

Kódy pro druhy: PRO = *Procladius* sp., MPP = *Macropelopia* sp., COS = *Corynoneura gr. scutellata*, ZAL = *Zalutschia tatica*, HTC = *Heterotrissocladius marcidus*, PSD = *Pseudodiamesa nivos*, MPA = *Micropsectra A*, MPR = *Micropsectra radialis*, TNG = *Tanytarsus gr. gregarius*, TNL = *Tanytarsus gr. lugens*, PTN = *Paratanytarsus cf. austriacus*, PSC = *Psectrocladius* sp., PHA = *Phaenopsectra* sp., CHIR = *Chironomus anthracinus*

Výsledná CCA analýza vlivu environmentálních parametrů („půdní pokrývnost“, plocha povodí, průměrná hloubka, odtok, hodnota pH, koncentrace chlorofylu-a a koncentrace hliníku) na druhové složení v roce 2011 (Graf 12) vysvětluje na první ose 27,6 % variability, zatímco druhá osa vysvětluje 25% variability. Gradienty hlavních os tvoří jiné environmentální parametry než v roce 1988/89. Hlavní osa zřetelně odděluje jezera na gradientu pH (a průměrné hloubky), zatímco koncentrace chlorofylu-a odpovídají za rozdělení podél druhé osy. Proměnná pH rozdělila jezera na dvě skupiny: 1) BAT, VZ, NWA, VWA a 2) STA, SLA, SES. Pro první skupinu je stejně jako v roce 1988/98 společné vyšší pH, vyšší průměrná hloubka i větší povodí a sdílí stejné taxony s výjimkou VWA. Druhou skupinu jezer spojuje nízké pH a vyšší koncentrace hliníku. Většina jezer sdílí taxony s výjimkou SES, které se od celé skupiny vzdálilo díky velmi nízkému obsahu chlorofylu-a. Vyšné Wahlenbergovo pleso, ačkoliv morfologickými parametry by se jednoznačně zařadilo poblíž Batizovského plesa, neleží poblíž proměnné „povodí“, ale nejbližší druhu *Corynoneura* gr. *scutellata*.



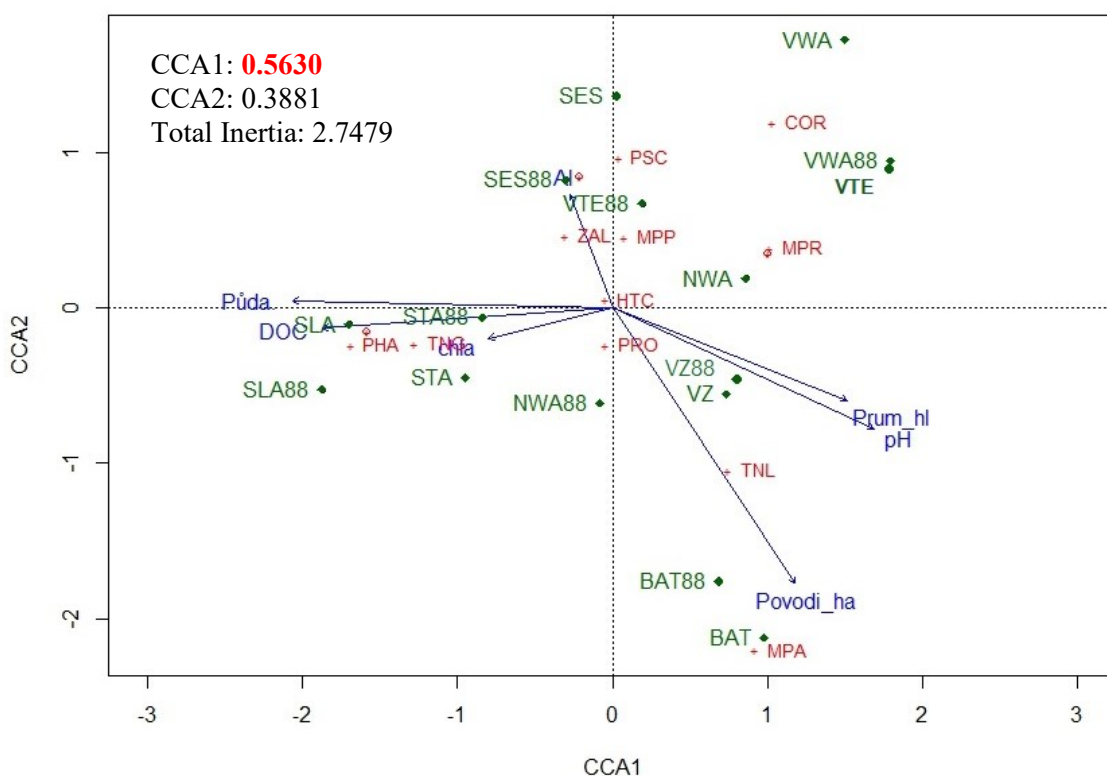
Graf 12 – Kanonická korespondenční analýza závislosti druhového složení pakomárovitých na environmentálních faktorech v prostředí v roce 2011. Do analýzy byla zahrnuta juvenilní stádia Chironomidae rozdělená dle klíče v odstavci 4.2.

Kódy pro jednotlivá jezera: viz. Tab. 2

Kódy pro druhy: PRO = *Procladius* sp., MPP = *Macropelopia* sp., COS = *Corynoneura* gr. *scutellata*, ZAL = *Zalutschia tatrca*, HTC = *Heterotrissocladius marcidus*, PSD = *Pseudodiamesa nivosa*, MPA = *Micropsectra* A, MPR = *Micropsectra radialis*, TNG = *Tanytarsus* gr. *gregarius*, TNL = *Tanytarsus* gr. *lugens*, PTN = *Paratanytarsus* cf. *austriacus*, PSC = *Psectrocladius* sp., PHA = *Phaenopsectra* sp., CHIR = *Chironomus anthracinus*

Společná CCA analýza druhového složení v letech 1988/89 a 2011 a environmentálních dat ze stejných let umožnila díky robustnějšímu základnímu souboru dat přidat do analýzy další parametr DOC.

Výsledná CCA analýza vlivu environmentálních parametrů („půdní pokrývnost“, plocha povodí, průměrná hloubka, hodnota pH, DOC, koncentrace chlorofylu-a a koncentrace hliníku) vysvětluje na první ose 20 % variability, druhá osa vysvětluje 14,1 % variability. První osu představuje gradient pokrývnosti půdy v povodí a s tím související koncentrace DOC, přičemž u jezer STA a SLA za posledních 20 let nedošlo k velkým změnám. Starolesnianské p. je v gradientu druhé osy stále ovlivněné vysokou koncentrací reaktivního hliníku. Rovněž v protilehlém kvadrantu došlo u BAT a VZ jen k malému posunu. Naopak VWA, podobně jako v předchozí analýze, neleží v kvadrantu s žádnou proměnnou, ale opět v relativní blízkosti druhu *Corynoneura gr. scutellata*, jenž leží v blízkosti pomyslné osy mezi VWA88 a VWA.



Graf 13 –Společná kanonická korespondenční analýza závislosti druhového složení pakomárovitých na environmentálních faktorech v prostředí v roce 1988 a 2011. Do analýzy byla zahrnuta juvenilní stádia Chironomidae (z roku 2011) rozdělená dle klíče v odstavci 4.2.

Kódy pro jednotlivá jezera viz. Tab. 2

Kódy pro druhy: PRO = *Procladius* sp., MPP = *Macropelopia* sp., COS = *Corynoneura gr. scutellata*, ZAL = *Zalutschia tatarica*, HTC = *Heterotrissocladius marcidus*, PSD = *Pseudodiamesa nivosa*, MPA = *Micropsectra* A, MPR = *Micropsectra radialis*, TNG = *Tanytarsus gr. gregarius*, TNL = *Tanytarsus gr. lugens*, PTN = *Paratanytarsus cf. austriacus*, PSC = *Psectrocladius* sp., PHA = *Phaenopsectra* sp., CHIR = *Chironomus anthracinus*

6 DISKUZE

6.1 Chemická recovery

Zjištěné výsledky porovnání základních chemických parametrů mezi lety 1988/89 a 2011 pro většinu testovaných parametrů navazují na výsledky z dalších výzkumů, které se zabývaly procesem recovery ve Vysokých Tatrách a chemického zotavení jezer z acidifikace (Kopáček et al., 2006).

Ve vzorku osmi jezer zkoumaných v této diplomové práci se ve dříve acidifikovaných jezerech zvýšily hodnoty hlavních kontrolních parametrů pH ($> 6,2$) a alkalinity ($> 25 \mu\text{eq}\cdot\text{l}^{-1}$), koncentrace Ca^{2+} ($> 100 \mu\text{eq}\cdot\text{l}^{-1}$; Hořická et al., 2006) klesly, případně vzrostly ve všech jezerech této kategorie na hodnoty kolem $110 \mu\text{eq}\cdot\text{l}^{-1}$, lze tedy konstatovat, že se jezera již přesunula na základě uvedených parametrů do kategorie neacidifikovaných. U většiny dříve silně acidifikovaných jezer se zvýšilo pH do rozmezí 5,2-6,2 kromě Slavkovského plesa (pH 5,08), parametr alkalinity byl splněn u všech jezer ($0-25 \mu\text{eq}\cdot\text{l}^{-1}$), ale koncentrace Ca^{2+} naopak klesla u všech jezer a ani jedno jezero nespĺnilo rozmezí kontrolního parametru ($50-100 \mu\text{eq}\cdot\text{l}^{-1}$; Hořická et al., 2006), proto nelze jednoznačně potvrdit, že se jezera zotavila do kategorie acidifikovaných jezer.

Koncentrace hlavních acidifikujících proměnných – SO_4 a NO_3^- – v porovnání s daty z konce 90. let rovněž signifikantně klesla, byť v acidifikovaných jezerech těsně nad hranicí statistické významnosti. Pokles těchto látek (a zvýšení alkalinity) předpověděl již model MAGIC (Wright et al., 2005) a zpětnou analýzou bylo prokázáno, že v případě tatranských jezer byl pokles SO_4 a NO_3^- a růst KNK rychlejší než předpovídal model MAGIC (Helliwell et al., 2014). Navíc Kopáček et al. (2006) zjistili, že mezi lety 1994-2004 klesala koncentrace SO_4 rychleji v jezerech s větším zastoupením lesa v povodí a NO_3^- klesal rychleji ve skalnatých povodích. Výsledky analýzy v této diplomové práci na tento trend navazují. Větší pokles NO_3^- byl zaznamenán právě ve skupině acidifikovaných jezer, ve které se tři jezera ze čtyř nachází ve skalnatém povodí a poměr skála + suť dosahuje rozsahu 90-96 % z celkové plochy povodí. Proti tomu koncentrace SO_4 se snížila signifikantně více ve skupině silně acidifikovaných jezer, byť přímo v povodí s přítomností lesa (resp. křeče) leží pouze Slavkovské pleso, ale spolu s dalšími dvěma jezery mají podíl půdního pokryvu v povodí od 50 do 90 %. Pravděpodobně se tedy uplatnila adsorpce SO_4 na oxidy železa a hliníku a jejich zadržování v půdě. Nasvědčuje tomu i patrný pokles AL_{CR} , i když statisticky významný nebyl.

Zároveň Kopáček et al. (2006) nepozorovali ve Vysokých Tatrách v regionálním měřítku výrazné změny v koncentraci celkového fosforu (TP) a DOC mezi lety 1994-2004, s výjimkou zvýšení DOC v jezerech s lesním povodím. U dat z roku 2011 byl zaznamenán oproti našemu předpokladu signifikantní pokles koncentrace volného fosforu ve skupině acidifikovaných jezer. Uvolňování fosforu je přitom dle Kopáčka et al., (2015) ukazatel probíhající recovery. Zároveň se ale ve všech dříve acidifikovaných jezerech zvýšila koncentrace chlorofylu-a, takže je pravděpodobné, že volný fosfor využil fytoplankton jako potravu, tím došlo k poklesu koncentrace VP a růstu koncentrace chlorofylu-a. Ve Slavkovském plese koncentrace DOC rostla (Kopáček et al. 2006), společně s koncentrací AL_{CR} , což odpovídá tomu, že se hliník váže na komplexy organických kyselin v půdě, a ty byly následně vyplavovány z povodí.

6.2 Biologická recovery

Původně stanovené hypotézy, které předpokládaly různý směr změny abundance a druhového složení v acidifikovaných a silně acidifikovaných jezerech, lze potvrdit jen částečně. U **silně acidifikovaných jezer**, u kterých se očekával pokles abundance vlivem acidifikací indukované oligotrofizace, byl pokles abundance signifikantní. Ale v případě očekávaného osídlení novými druhy sice došlo k mírnému průměrnému nárůstu taxonů, ale tento nárůst není statisticky významný. Mezi jezery je navíc patrný velký rozptyl v počtu druhů. Jednotné vysvětlení, proč se nepotvrdila druhá hypotéza, zřejmě nebude, při takto malém vzorku a rozrůzněnosti jezer, možné. Kategorie silně acidifikovaných jezer je v porovnání s acidifikovanými jezery v měřítku pouhých čtyř jezer z osmi vzorků poměrně heterogenní skupina, mezi níž jsou zastoupeny všechny kategorie povodí, a s tím související vegetační a půdní poměry (půdní pokryv 6-95 % z plochy povodí). Jak vyplývá i z CCA analýzy, každé jezero je ovlivněno jinou proměnnou, přičemž druhové složení Vyšného Sesterského plesa neovlivňuje ani jedna vybraná proměnná, přestože počet taxonů a celková abundance byly vůbec nejvyšší z celého vzorku osmi jezer, ale nutno také dodat, že abundance byla o polovinu menší v porovnání s koncem 90. let (Tátosová, 2002). Vyšné Sesterské pleso je nejmenší pleso ze zkoumaného vzorku, s malým povodím, navíc je velmi mělké a bez přítoku nebo odtoku. Pravděpodobně bude také ovlivněno přirozeným kolísáním hladiny, které je vyšší u

bezodtokých jezer (Gregor and Pacl, 2005), což je navíc ještě podpořeno odčerpáváním vody do nedaleké Zbojnické chaty, pro kterou slouží Vyšné Sesterské pleso jako vodní zdroj. Patrně je tedy Vyšné Sesterské pleso vystaveno heterogenním podmínkám natolik, že pro vysvětlení vysoké abundance a diverzity by bylo potřeba podrobnějšího výzkumu, případně většího základního vzorku dat podobně, jako tomu je například ve výzkumu Hamerlíka et al. (2017), který ovšem nepopisuje chemické parametry, ale vliv nadmořské výšky na abundanci a diverzitu Chironomidae právě v malých jezerech.

Ve Vyšném Terianském plese byl očekávaný pokles abundance nejvýraznější ze všech vzorků a počet nalezených taxonů klesl ze 4 na 1. Vyšné Terianské pleso je menší protáhlé pleso na úbočí Furkotského štítu s podílem skal a suti v povodí 94 %, tedy závislé hlavně na primární produkci. Novikmec et al. (2015) odebírali mezi lety 2000-2013 metodou „kicking“ litorální bentos 66 tatranských jezer. V odebraném materiálu nacházeli a determinovali jak larvy, tak i exuvie pakomárů, které mohly pocházet i od profundálních zástupců. V našich vzorcích v roce 2011 byl v profundálu nalezen pouze druh *Pseudodiamesa nivosa*, jehož výskyt Novikmec et al. (2015) také potvrzuje, ale navíc našel ještě 3 další druhy, přičemž 2 – *Zalutschia tatrlica* a *Heterotrissocladius marcidus* – jsou jinak poměrně běžné druhy v profundálu dalších tatranských jezer. Bohužel neuvádí, zda determinované druhy byly nalezeny v larválním stádiu nebo jako exuvie, u nichž by bylo možné předpokládat, že mohly pocházet z profundálu jezera. Vzorek z Vyšného Terianského plesa bylo navíc nutné v roce 2011 odebrat Kajakovým korerem z důvodu přítomnosti velmi hrubého kamenitého sedimentu a nabízí se otázka, zda se ho podařilo odebrat dostatek, byť se odebíral ekvivalentní počet korerů k ploše drapáku. Na druhou stranu, vzorek z roku 1988, který zpracovávala ve své práci Tátosová (2002), byl odebrán dvěma drapáky a ve vzorku se vyskytovaly čtyři druhy Chironomidae v celkové abundanci 11143 ind·m⁻². Zjevně tedy v některé části jezera odběr drapákem možný byl a výzkumné týmy v roce 2011 možná jen neměly štěstí na nalezení vhodného místa pro odběr drapákem. CCA analýza rovněž neposkytuje relevantní odpověď na tak výrazné změny, které jsme zaznamenali ve Vyšném Terianském plese. Naopak jeho vzdalování od proměnných zahrnutých v analýze pro rok 2011 svědčí spíš o razantním poklesu druhové diverzity společně s nízkou abundancí.

Acidifikovaná jezera se z hlediska chemických parametrů sice posunula celkem jasně do kategorie neacidifikovaných, nicméně proces biologického zotavování zde také neprobíhá dle původních očekávání. V roce 2011 v těchto jezerech signifikantně stoupl počet druhů, ale očekávaný nárůst abundance se nepotvrdil a průměrně dokonce klesla i přes zlepšení zdrojů potravy zastoupené chlorofylem-a, jehož koncentrace rostla u všech dříve acidifikovaných jezer a DOC, jehož koncentrace se zvýšila u třech jezer ze čtyř. Pozitivní vývoj můžeme sledovat u Vyšného Wahlenbergova plesa, kde se abundance proti roku 1988 zvýšila 15x a zvýšil se i počet nalezených taxonů. Dle Hamerlíka and Bitušika (2016) nedošlo v období acidifikace ve V. Wahlenbergově plese ke změně druhového složení, pouze k poklesu abundance. Dále však uvádí, že s procesem postupného zotavení z acidifikace se zvýšila primární produkce v jezeře, a začala se obnovovat, jak společenstva zooplanktonu, tak se zvýšila abundance pakomárovitých na hodnoty jako před acidifikací. Hamerlík and Bitušík (2009) našli mezi lety 2000-2001 v litorálu Vyšného Wahlenbergova plesa larvální stádia v podobném druhovém složení jako se vyskytovala v roce 2011 v profundálu, pouze poměr byl různý. Přibližně 99 % litorálních druhů byli zástupci *Pseudodiamesa arctica*, *Micropsectra radialis* a *Heterotrissocladius marcidus*, zbývající 1 % *Corynoneura gr. scutellata*. Oproti tomu v profundálu o deset let později dominovala právě *Corynoneura gr. scutellata* (96 %) a zbývající druhy *Heterotrissocladius marcidus*, *Micropsectra radialis* a *Pseudodiamesa nivosa* se vyskytovaly jen v malém počtu jedinců. Kanonická korespondenční analýza navíc ukázala v případě Vyšného Wahlenbergova výrazný posun v druhovém složení. V roce 1988 se prokázal velký vliv gradientu plochy povodí, hloubky a pH, kdežto v analýzách pro roky 2011 a 1988+2011 již bylo jezero v kvadrantu bez jakékoliv proměnné. V blízkosti se nacházel druh *Corynoneura gr. scutellata*, který ve Vyšném Wahlenbergově plese v roce 2011 výrazně dominoval (Simpsonův index > 0,9) a došlo i ke zvýšení celkové abundance více jak 10×.

Jako možný problém s vyhodnocením procesu recovery na vzorcích vybraných do této diplomové práce vidím jejich počet. Některé hypotézy sice bylo možné na základě statistických testů potvrdit, ale morfologické proměnné jsou v této sadě natolik heterogenní, že je problematické hledat silné a prokazatelné vztahy pro skupiny dříve „acidifikovaných“ a „silně acidifikovaných“ jezer. Je také otázkou, zda jsou vůbec tyto kategorie v dnešní době ještě relevantní. Pro naše potřeby hodnocení reakce Chironomidae na zotavení z acidifikace a v návaznosti na předchozí výzkumy v době acidifikace bylo

užitečné pro kontext tyto kategorie použít, ale pokud se podíváme blíže do uvedených kategorií, tak například „silně acidifikovaná“ jezera reagovala různě a zejména v závislosti na charakteru vegetace a půdních poměrů v povodí. Zároveň s těmito charakteristikami souvisí, jak již bylo dříve zmíněno, dostupnost živin, tudíž vlastně celková trofie ekosystému. Na druhou stranu CCA analýza pro rok 2011 rozdělila jezera dle gradientu pH a průměrné hloubky (Batizovské, Velké Žabie, Nižné Wahlenbergovo a Vyšné Wahlenbergovo p.) a chlorofylu-a (Starolesnianské, Slavkovské a Vyšné Sesterské p.), což více odpovídá rozdělení na acidifikovaná a silně acidifikovaná v době acidifikace. Bylo by užitečné, v příštích letech znovu zopakovat odběry profundálního bentosu, zda a k jakému došlo posunu v druhovém složení, abundanci a diverzitě Chironomidae.

Otázkou však je, zda mohou, zejména více izolovaná jezera, dosáhnout stejného druhového osídlení pakomárovitými, jako před acidifikací. Limitujícím faktorem může být doletová vzdálenost dospělců, která se obvykle pohybuje pouze v řádu nižších stovek metrů a delší vzdálenosti překonávají pasivně pomocí proudění větru. Druhy, žijící v náročných podmínkách, se většinou příliš nevzdalují z místa vylíhnutí (Armitage et al.; 1995). V případě tatranských jezer studoval Bitušík et al. (2017a) disperzi dospělců mezi Nižným a Vyšným Terianským plesem, které jsou od sebe vzdálena vzdušnou čarou 400 m a Vyšné Terianské pleso leží o 183 výškových metrů výš než Nižné Terianské (1941 a 2124 m. n. m.). Nižné Terianské pleso bylo navíc klasifikováno jako neacidifikované, proti tomu Vyšné Terianské pleso jako silně acidifikované. Na transektu mezi jezery bylo v roce 2008 umístěno v pravidelných vzdálenostech 120 pastí a souběžně probíhaly pro zjištění druhového složení mezi lety 2000-2008 odběry v litorálním bentosu metodou „kicking“. Bylo zjištěno, že žádný z jedinců chycených do pastí nepřekonal vzdálenost větší než 300 metrů od jezera očekávaného původu a většina jedinců byla odchycena na prvních 150 m od jezera. Zároveň se projevil faktor směru proudění větru, který zpravidla vane na východ od Nižného Terianského směrem na Vyšné Terianské pleso.

Disperze larválních stádií je proti tomu možná pasivním driftováním larev v tekoucí vodě, např. v rámci přítoků/odtoků z jezer, ale je znám i případ transportu živých larev ve střevech migrujících ptáků, které pak byly schopny dokončit vývoj (Green and Sánchez, 2006). Bitušík et al. (2017b) také objevil případ transportu živých larev v drobných chuchvalcích vlhkého mechu, unášených větrem a zachycených v odchyťových pastech umístěných podél přítoku do Nižného Terianského plesa, přičemž nejvzdálenější výskyt

larev byl zaznamenán 120 metrů od vodního toku. Pro Chironomidae žijící v jezerech s větším výskytem mechu by to mohl být dobrý alternativní způsob pasivní disperze (Bitušík et al. 2017b). Tuto výhodu budou mít, zejména v hlubších jezerech, hlavně litorální zástupci. Profundální pakomárovití budou odkázáni na případné osídlování nových lokalit až ve fázi dospělosti.

Na základě paleolimnologického výzkumu jezer v subalpínském pásmu bylo však dokázáno, že druhy, které jsou dnes charakteristickými zástupci ve velmi chladných jezerech v alpínském pásmu (např. *Micropsectra radialis* nebo *Pseudodiamesa nivosa*), se po konci doby ledové a s postupným oteplováním pozvolna přesouvali do vyšších nadmořských výšek a dnes už se v subalpínském pásmu nevyskytují (Bitušík et al., 2017c). Do budoucna bude tedy limitujícím faktorem pro výskyt některých stenotermních druhů teplota, resp. růst průměrné teploty a změny rozložení druhového složení na altitudinálním gradientu. Zajímavý je například výskyt druhu *Corynoneura* gr. *scutellata* v roce 2011, který byl nalezen v profundálu Vyšného Wahlenbergova plesa, tedy hlubokého oligotrofního jezera, který je v práci Hamerlík and Bitušík (2009) uveden jako typický zástupce subalpínského pásma. Navíc na konci 80. let Tátosová (2002) zástupce tohoto druhu nenašla ani v jednom jezeře. Může to být způsobeno probíhající klimatickou změnou? Domnívám se, že k zodpovězení této otázky bude třeba dalšího výzkumu zaměřeného nejen na litorální, ale i na profundální makrozoobentos.

Z literatury posledních let je patrné, že se přesouvá pozornost vědců v limnologickém výzkumu spíše na změny spojené s klimatickou změnou, a tím jak tento faktor ovlivňuje nejen proces zotavení horských ekosystémů z acidifikace, ale i fungování celých ekosystémů (Hamerlík and Bitušík, 2009; Čiamporová-Zat'ovičová et al., 2010; Luoto and Nevalainen, 2013; Belle and Johnson, 2024 ad.). A proto zájmová území včetně Vysokých Tater jistě zůstanou vyhledávanými lokalitami a probíhající klimatická změna přináší na pole limnologie velkou výzvu, podobně jako tomu bylo v průběhu posledních desetiletí s procesem atmosférické acidifikace.

7 ZÁVĚR

- (1) Výsledky porovnání chemických parametrů zkoumaných tatranských jezer potvrdily významné změny v koncentracích hlavních kontrolních parametrů hodnocení acidifikace (pH, alkalinita, Ca^{2+} s výhradou) a pokles koncentrací hlavních acidifikujících proměnných. Koncentrace rozpuštěného organického uhlíku, reaktivního hliníku, volného fosforu a chlorofylu-a se měnily různými směry, v závislosti na charakteru vegetace a půdních poměrech v povodí.
- (2) Acidifikovaná jezera bylo možné v roce 2011 zařadit na základě kontrolních chemických parametrů mezi neacidifikovaná jezera. Předpokládané změny v abundanci se nepotvrdily, ale počet druhů se významně zvýšil.
- (3) U silně acidifikovaných jezer došlo k očekávanému statisticky významnému poklesu, ale očekávané osídlení novými druhy se nepotvrdilo.
- (4) Vzhledem k tomu, že vzorky pro tuto diplomovou práci byly odebrány již v roce 2011, je zde potenciál navázat na zhodnocení procesu recovery s využitím profundálních pakomárovitých, a zároveň se zahrnutím aktuálních poznatků ze zkoumání vlivu klimatické změny na horské ekosystémy.

8 LITERATURA

- Almer B., Dickson W., Ekström C., Hörnström E., Miller U., **1974**. Effect of acidification on Swedish lakes vol. 3/no. 1, *Ambio* 3, 30-36.
- Armitage P.D., Cranston, P.S., Pinder L.C.V., **1995**. *Chironomidae: Biology and Ecology of nonbiting midges*, Chapman & Hall, London, 572 pp.
- Balci P., Kennedy J.H., **2002**. Egg To Adult Development Times Of Five Species Of Chironomids (Diptera), *Entomological News* 113, 21-24.
- Belle S., Johnson R.K, **2024**. Acidification of freshwater lakes in Scandinavia: impacts and recovery of chironomid communities under accelerating environmental changes. *Hydrobiologia* 851, 585–600.
- Biswas J.K., Rana S., Bhakta J.N., Jana B.B., **2009**. Bioturbation potential of chironomid larvae for the sediment-water phosphorus exchange in simulated pond systems of varied nutrient enrichment, *Ecological Engineering* 35, 1444-1453.
- Bitušík P., **1994**. A preliminary report of response of sub-fossil Chironomids (Diptera: Chironomidae) in the lake Starolesnianské pleso (The High Tatra Mts., Slovakia) to acidification of lake water, *Zborník X. limnologickej konferencie, Stará Turá*, 29-33.
- Bitušík P., **2000**. *Príručka na určovanie lariev pakomárov Slovenska (Diptera: Chironomidae), Časť 1* Buchonomyinae, Diamesinae, Prodiamesinae a Orthoclaadiinae, Vydavateľství Technické Univerzity, Zvolen, 133 pp.
- Bitušík P., Kološta P., Hubková M., Némethová D., **2003**. Typológia Tatranských jazier na základe zoskupení pakomárov (Diptera: Chironomidae), *Acta Facultatis Ecologiae* 10/Suppl.1, 197-200.
- Bitušík P., Svitok M., **2006a**. Structure of chironomid assemblages along environmental and geographical gradients in the Bohemian Forest lakes (Central Europe): An exploratory analysis, *Biologia* 61/Suppl. 20, 467-476.
- Bitušík P., Svitok M., Kološta P., Hubková M., **2006b**. Classification of the Tatra Mountain lakes (Slovakia) using chironomids (Diptera, Chironomidae), *Biologia* 61/Suppl. 18, 191-201.
- Bitušík P., Hamerlík L., **2014**. *Príručka na určovanie lariev pakomárov (Chironomidae: Diptera) Slovenska, Časť 2*. Tanypodynae, Belanium, Banská Bystrica, 96 pp.

- Bitušík P., Svitok M., Novikmec M., Trnková K., Hamerlík L., **2017a**. Biological recovery of acidified alpine lakes may be delayed by the dispersal limitation of aquatic insect adults, *Hydrobiologia* 790, 287-298.
- Bitušík P., Svitok M., Novikmec M., Trnková K., Hamerlík L., **2017b**. A unique way of passive dispersal of aquatic invertebrates by wind: Chironomid larvae are traveling in fragments of aquatic mosses, *Limnologica* 63, 119-121.
- Bitušík P., Dobříková D., Pipík R., Hamerlík L., **2017c**. Relict chironomid communities surviving in the coldest High Tatra Mountain lakes confirmed by a palaeolimnological survey. *Biologia* 72, 965–969.
- Birks H.J.B., **1998**. Numerical tools in palaeolimnology – Progress, potentialities, and problems, *Journal of Paleolimnology* 20, 307-332.
- Brodersen K.P., Lindegaard C., **1999**. Classification, assessment and trophic reconstruction of Danish lakes using chironomids, *Freshwater Biology* 42, 143-157.
- Brodersen K.P., Quinlan R., **2006**. Midges as palaeoindicators of lake productivity, eutrophication and hypolimnetic oxygen, *Quaternary Science Reviews* 25, 1995-2012.
- Brooks S. J., Langdon P. G., Heiri O., **2007**. The identification and use of Palearctic Chironomidae larvae in Palaeoecology, QRA Technical Guide No. 10, Quaternary Research Association, London, 276 pp.
- Brundin L., **1958**. The bottom faunistic lake type system and its application to the southern hemisphere. Moreover a theory of glacial erosion as a factor of productivity in lakes and oceans, *Verhandlung Internationale Vereinigung Limnologie* 8, 288-297.
- Cushing C.E., Allan J.D., **2001**. *Insects 14, Streams: Their Ecology and life*, Academic Press, San Diego, 176-221.
- Čiamporová-Zaťovičová Z., Hamerlík L., Šporka F., Bitušík P., **2010**. Littoral benthic macroinvertebrates of alpine lakes (Tatra Mts) along an altitudinal gradient: a basis for climate change assessment. *Hydrobiologia*, 648, 19-34.
- Dermott R.M., Kelso J.R.M., Douglas A., **1986**. The benthic fauna of 41 acid sensitive headwater lakes in north central Ontario, *Water, Air and Soil Pollution* 28, 283-292.
- Driscoll C.T., **1985**. Aluminium in Acidic Surface Waters: Chemistry, Transport, and Effects, *Environmental Health Perspectives* 63, 93-104.

- Ekrem T., **2004**. Immature stages of European Tanytarsus species I. The eminulus-, gregarius-, lugens- and mendax species groups (Diptera: Chironomidae), Deutsche Entomologische Zeitschrift vol. 51 (1), 97-146.
- Ferrington L.C., Blackwood M.A., Wright C.A., Crisp N.H., Kavanaugh J.L., Schmidt F.J., **1991**. A protocol for using surface-floating pupal exuviae of Chironomidae for rapid bioassessment, of changing water quality, Sediment and Stream Water Quality in a Changing Environment: Trends and Explanation 203, 181-190.
- Füreder L., Ettinger R., Boggero A., Thaler B., Thies H., **2006**. Macroinvertebrate diversity in Alpine lakes: effects of altitude and catchment properties, Hydrobiologia 562, 123-144.
- Green, A.J., Sánchez, M.I., **2006**. Passive internal dispersal of insect larvae by migratory birds. Biology Letters 2, 55–57.
- Gregor V., Pacl J., **2005**. Hydrológia tatranských jazier. Acta Hydrologica Slovaca, 6(1), 161–187.
- Grodhaus G., **1987**. Endochironomus Kieffer, Tribelos Townes, Synendotendipes, n. gen., and Endotribelos, n. gen. (Diptera: Chironomidae) of the Nearctic Region, Journal Of The Kansas Entomological Society 60 (2), 167-247.
- Halvorsen G.A., Heneberry J.H., Snucins E., **2001**. Sublittoral chironomids as indicators of acidity (Diptera: Chironomidae), Water, Air and Soil pollution 130, 1385-1390.
- Hamerlík L., Bitušík P., **2009**. The distribution of littoral chironomids along an altitudinal gradient in High Tatra Mountain lakes: Could they be used as indicators of climate change?, Annales de Limnologie - International Journal of Limnology 45(3):145-156
- Hamerlík L., Bitušík P., **2016**. Aplikovaná limnológia Časť 1: Paleolimnologický prístup, Banská Bystrica, 70 pp.
- Hamerlík L., Svitok M., Novikmec M., Veselská M., Bitušík P., **2017**. Weak altitudinal pattern of overall chironomid richness is result of contrasting trends of subfamilies in high-altitude ponds, Hydrobiologia 793, 67-81.
- Helliwell R. C., Wright R. F., Jackson-Blake L. A., Ferrier R. C., Aherne J., Cosby B. J., Evans Ch.D., Forsius M., Hruška J., Jenkins A., Kram P., Kopáček J., Majer V., Moldan F., Posch M., Potts J.M., Rogora M., Schöpp W., **2014**. Assessing recovery from acidification of European surface waters in the year 2010: evaluation of projections made with the MAGIC model in 1995. Environmental science & technology, 48(22), 13280-13288.

- Hildrew A.G., Townsend C.R., Francis J., **1984**. Community structure in some southern English streams: the influence of species interactions, *Freshwater Biology* 14/3, 297-310.
- Hlavatá H., Škvarenina J., Čepčková E., **2011**. Bioclimatic and Precipitation Conditions in Mountain and Alpine Areas of Slovakia on Example of High Tatras Mts. *Životné prostredie* 45 (2), 64-70.
- Hořická Z., Stuchlík E., Hudec I., Černý M., Fott J., **2006**. Acidification and the structure of crustacean zooplankton in mountain lakes: the Tatra Mountains (Slovakia, Poland), *Biologia* 61/Suppl. 18, 121-134.
- Kapusta J., Hreško J., Petrovič F., Tomko-Králo D., Gallik J., **2018**. Water surface overgrowing of the Tatra's lakes. *Ekológia (Bratislava)*, Vol. 37, No. 1, p. 11–23.
- Konček M. (ed.), **1974**. *Klíma Tatier*, Slovenská akadémia vied, Bratislava, 855 pp.
- Kopáček J., Hejzlar J., Borovec J., Porcal P., Kotorová I., **2000a**. Phosphorus inactivation by aluminium in the water column and sediments: Lowering of in-lake phosphorus availability in an acidified watershed-lake ecosystem, *Limnology and Oceanography* 45(1), 2012-225.
- Kopáček J., Stuchlík E., Straškrabová V., Pšenáková P., **2000b**. Factors governing nutrient status of mountain lakes in the Tatra Mountains, *Freshwater Biology* 43, 369– 383.
- Kopáček J., Stuchlík E., Veselý J., Schaumburg J., Anderson I.C., Fott J., Hejzlar J., Vrba J., **2002**. Hysteresis in reversal of Central European mountain lakes from atmospheric acidification, *Water, Air and Soil Pollution* 2, 91-114.
- Kopáček, J., Hardekopf, D., Majer, M., Pšenáková, P., Stuchlík, E., Veselý, J., **2004a**. Response of alpine lakes and soils to changes in acid deposition: the MAGIC model applied to the Tatra Mountain region, Slovakia-Poland, *Journal of Limnology* 63, 143–156.
- Kopáček, J., Kaňa, J., Šantrůčková, H., Pícek, T., Stuchlík, E., **2004b**. Chemical and biochemical characteristics of alpine soils in the Tatra Mountains and their correlation with lake water quality, *Water, Air and Soil Pollution* 153, 307-327.
- Kopáček J., Stuchlík E., Hardekopf D., **2006**. Chemical composition of the Tatra Mountain lakes: Recovery from acidification, *Biologia*, 61/18, 21-33.

- Kopáček J., Bičárová S., Hejzlar J., Hynštov, M., Kaňa J., Mitošinková M., Porcal P., Stuchlík E., Turek J., **2015**. Catchment biochemistry modifies long-term effects of acidic deposition on chemistry of mountain lakes, *Biogeochemistry* 125, 315-335.
- Kopáček J., Kaňa J., Bičárová S., Fernandez I.J., Hejzlar J., Kahounová M., Norton S.A., Stuchlík E., **2017**. Climate Change Increasing Calcium and Magnesium Leaching from Granitic Alpine Catchments (Supporting Information), *Environmental Science & Technology* 51 (1), 1-10.
- Lepš J., Šmilauer P., **2003**. *Multivariate Analysis of Ecological Data using CANOCO*. Cambridge Press (in: <https://www.davidzeleny.net/anadat-r/doku.php/en:ordination>)
- Luoto T.P., **2011**. The relationship between water quality and chironomid distribution in Finland – A new assemblage-based tool for assessments of long-term nutrient dynamics, *Ecological Indicators* 11, 255-262.
- Luoto T. P., Nevalainen L., **2013**. Climate-driven limnological changes determine ecological thresholds in an alpine lake. *Aquatic Biology*, 18(1), 47-58.
- Mackey A.P., **1977**. Growth and Development of Larval Chironomidae, *Oikos* 28, 270-275 pp.
- Mannings S., Smith S., Bell J.N.B., **1996**. Effect of acid deposition on soil acidification and metal mobilisation, *Applied Geochemistry* 11, 139-143.
- Menz F.C., Seip M.H., **2004**. Acid rain in Europe and the United States: an update, *Environmental Science & Policy* 7, 253-265.
- Nemčok J., Bezák V., Janák M., Kahan Š., Ryka W., Kohút M., Lehotský I., Wiczorek J., Zelman J., Mello J., Halouzka R., Rackowski W., Reichwalder P., **1993**. *Vysvetlivky ku geologickej mape Tatier 1: 50 000*. GÚDŠ, Bratislava, 135 pp.
- Novikmec M., Veselská M., Bitušík P., Hamerlík L., Matúšová Z., Klementová B.R., Svitok M., **2015**. Checklist of benthic macroinvertebrates of high altitude ponds of the Tatra Mountains (Central Europe) with new records of two species for Slovakia. *Check List*, 11(1), pp.1522-1522.
- Rossaro B., **1991**. Chironomids and Water Temperature, *Aquatic Insects* 13/2, 87-98.
- Sæther, O.A., **1975**. *Nearctic and Palaearctic Heterotrissocladius (Diptera: Chironomidae)*. Fisheries and Marine Service, Freshwater institute, Winnipeg, Manitoba, 68pp.

- Saether O.A., **1979**. Chironomid communities as water quality indicators, *Holarctic Ecology* 2/2, 65-74.
- Stuchlík E., Appleby P., Bitušík P., Curtis C., Fott J., Kopáček J., Pražáková M., Rose N., Strunecký O., Wright R. F., **2002**. Reconstruction of long-term changes in lake water chemistry, zooplankton and benthos of a small, acidified high-mountain lake: MAGIC modelling and palaeolimnological analysis, *Water, Air and Soil Pollution* 2, 127-138.
- Stuchlík E., **2003**. Vliv acidifikace na ekosystémy horských jezer (Komentář k výsledkům 25 let výzkumných prací v Tatrách), Habilitační práce, PřF UK, Praha, 57 pp.
- Stuchlík E., Kopáček J., Fott J., Hořická Z., **2006**. Chemical composition of Tatra Mountain lakes: Response to acidification, *Biologia* 61/Suppl. 18, 11-20.
- Stuchlík E., Bitušík P., Hardekopf D.W., Hořická Z., Kahounová M., Tátosová J., Vondrák D., Dočkalová K., **2017**. Complexity in the Biological Recovery of Tatra Mountain Lakes from Acidification, *Water, Air and Soil Pollution* 228, 184.
- Tátosová J., **2002**. Makrozoobentos profundálu jezer v oblasti Vysokých Tater, Diplomová práce, Přírodovědecká fakulta Univerzity Karlovy, Praha, 66 pp.
- Tátosová J., **2008**. Recent and subfossil chironomids as a tool for tracing of environmental changes in mountain lakes of glacial origin, Disertační práce, Přírodovědecká fakulta Univerzity Karlovy, Praha, 75 pp.
- Thienemann A., **1920**. Biologische Seetypen und die Gründung einer hydrobiologischen Anstalt am Bodensee, *Archiv für Hydrobiologie*, 347-370. In: Brundin, L., 1958, The bottom faunistic lake type system and its application to the southern hemisphere. Moreover a theory of glacial erosion as a factor of productivity in lakes and oceans, *Verhandlung Internationale Vereinigung Limnologie* 8, 288-297.
- Vallero D.A., **2007**. Effects on the Atmosphere, Soil, and Water Bodies 14, *Fundamentals of Air Pollution (Fourth Edition)*, Academic Press, Burlington, 423-441.
- Verbruggen F., Heiri O., Meriläinen J.J., Lotter A.F., **2011**. Subfossil chironomid assemblages in deep, stratified European lakes: relationships with temperature, trophic state and oxygen, *Freshwater Biology* 56, 407-423.
- Veselý J., **1996**. Změny složení vod šumavských jezer v letech 1984 až 1995, *Silva Gabreta* 1, 129-141.
- Vološčuk I. (ed.), **1994**. Tatranský národný park: biosférická rezervácia, Gradus, Bratislava, 552 pp.

Walker I.R., **2001**. Midges: Chironomidae and related Diptera, Tracking Environmental Change Using Lake Sediments vol. 4: Zoological indicators, 43-66.

Wiederholm T. (Ed.), **1983**. Chironomidae of Holarctic region. Keys and Diagnoses. Part I – larvae, Entomologica Scandinavica Supplement No. 19, 457 pp.

Wright R.F., Larssen T., Camarero L., Cosby B.J., Ferrier R.C., Helliwell R., Forsius M., Jenkins A., Kopáček J., Majer V., Moldan F., Posch M., Rogora M., Schöpp W., **2005**. Recovery of acidified European surface waters, Environmental Science & Technology 39 (3), 64A-72A.

Zaťovičová Z., **2003**. Spoločenstvá makrozoobentosu litorálu vybraných gradientových jazier Vysokých Tatier (predbežné výsledky), Správy slovenskej zoologickej spoločnosti 20/21, 117-124.

9 PŘÍLOHY