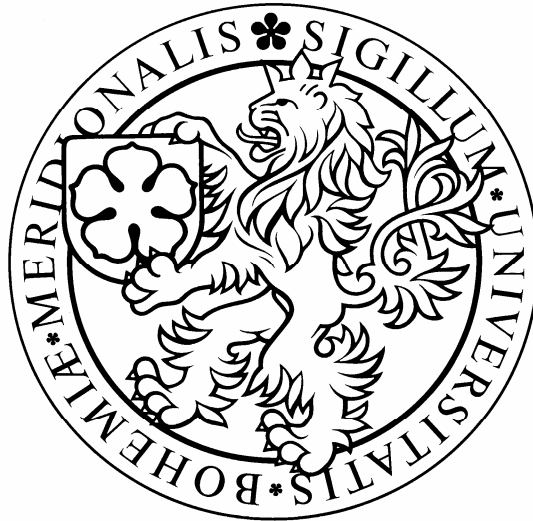


**JIHOČESKÁ UNIVERZITA V ČESKÝCH BUDĚJOVICÍCH**

**BIOLOGICKÁ FAKULTA**



**Magisterská práce**

**PARAMETRY POPULAČNÍ DYNAMIKY VYBRANÝCH DRUHŮ  
KORÝŠŮ V PRŮBĚHU JARNÍ SEZÓNY  
NA NÁDRŽI ŘÍMOV**

**Jan MICHÁLEK**

**2007**

**Školitel: RNDr. Jaromír SEĎA**

**konzultant: prof. RNDr. Zdeňek BRANDL, CSc.**

Michálek J. (2007): Parametry populační dynamiky vybraných druhů koryšů v průběhu jarní sezóny na nádrži Římov [Population dynamics parameters of some *Crustacean* species of spring season in Římov reservoir] 58 pp., Faculty of Biological Sciences, University of South Bohemia, České Budějovice, Czech Republic

Annotation:

This work was targeted on *Crustaceans* population parameter changes during the spring season in Římov reservoir. Trends in a population data were compared with a data about length, fecundity and estimated instantaneous birth rate. The relation between food level and fecundity of *D. galeata* was found. One half of the embryonic development time was used for shifting the food level data for correlation with the fecundity of *Daphnia galeata*. Two different slopes of the correlation were observed between the length and the fecundity of *Daphnia galeata*. Changes in copepodite stages of *C. vicinus* were compared with the number of the eggs hatching.

Anotace:

Práce byla zaměřena na změny parametrů populací koryšů v průběhu jarní sezóny na Římovské nádrži. Trendy v populačních datech byly srovnány s daty o délkách plodnostech a s odhadnutou natalitou. Byla zaznamenána souvislost mezi plodností *D. galeata* a hustotou její potravy. Pro posun dat použitých pro korelace potravy a plodností byla použita polovina vypočítané doby embryonálního vývoje. Byly zjištěny dva rozdílné sklony délkoplodnostní závislosti u *D. galeata*. Změny v počtu copepoditových stádií *C. vicinus* byly srovnány s rychlostí líhnutí vajíček.

Prohlašuji, že jsem tuto práci vypracoval samostatně, pouze s použitím citované literatury.

V Českých Budějovicích, 20. dubna 2007

.....

Jan MICHÁLEK

## **Poděkování:**

Rád bych na tomto místě poděkoval každému, kdo mi za posledních pár let s něčím pomohl, nebo poradil. Všem, kteří přecházeli moje nedostatky (například disciplíny, zdravého rozumu, ochoty naslouchat...). Jmenovitě svému školiteli, doktoru Jaromíru Sedřovi, že mi poskytl data a umožnil pracovat na zajímavém tématu, prof. Brandlovi, za půjčení článků, rodičům, za tolerantní přístup a nakonec Žábě, bez jejíž morální podpory bych pravděpodobně nebyl schopen práci dopsat.

1	Úvod .....	1
1.1	Cíle.....	3
2	Přehled literatury .....	4
2.1	Sezónní sukcese planktonního společenstva .....	4
2.2	Vliv teploty na rychlost vývoje embrya.....	4
2.3	Délkoplodnostní závislosti .....	5
2.4	Odhad parametrů populační dynamiky .....	5
2.5	Nádrž Římov .....	6
2.5.1	Dynamika zooplanktonu nádrže Římov .....	6
2.6	Cladocera.....	8
2.6.1	<i>Daphnia galeata</i> .....	8
2.7	Copepoda.....	9
2.7.1	<i>Eudiaptomus gracilis</i> .....	9
2.7.2	<i>Cyclops vicinus</i> .....	10
3	Metody.....	11
3.1	Metody odběru.....	11
3.2	Výpočty.....	12
3.2.1	Základní výpočty .....	12
3.2.2	Výpočet doby embryonálního vývoje (embryonic development time) .....	12
3.2.3	Výpočet natality (instantaneous birth rate) .....	14
3.2.4	Odhad počtu narozených jedinců.....	15
3.2.5	Délkoplodnostní vztahy.....	16
3.2.6	Rychlost změny N v čase .....	18
4	Výsledky .....	19
4.1	Průběh abundancí .....	19
4.1.1	Abundance <i>D. galeata</i> .....	20
4.1.2	Abundance <i>E. gracilis</i> .....	21
4.1.3	Abundance <i>C. vicinus</i> .....	23
4.2	Sezónní dynamika plodnosti .....	25
4.2.1	Plodnost <i>Daphnia galeata</i> .....	25
4.2.2	Plodnost <i>Eudiaptomus gracilis</i> .....	26
4.2.3	Plodnost <i>Cyclops vicinus</i> .....	26

4.3	Sezónní dynamika délek .....	27
4.3.1	Dynamika délek skořápky plodné samice <i>Daphnia galeata</i> .....	27
4.3.2	Dynamika délek hlavohrudi plodné samice <i>Eudiaptomus gracilis</i> .....	27
4.3.3	Dynamika délek hlavohrudi plodné samice <i>Cyclops vicinus</i> .....	27
4.4	Závislost plodnosti na potravě.....	29
4.5	Analýza délkoplodnostní závislosti .....	30
4.5.1	<i>Daphnia galeata</i> .....	30
4.5.2	<i>Eudiaptomus gracilis</i> .....	32
4.5.3	<i>Cyclops vicinus</i> .....	34
4.5.4	Srovnání druhů.....	36
4.6	Okamžitá natalita .....	39
4.6.1	Paloheimo model .....	39
5	Diskuze .....	41
5.1	Průběh abundancí .....	41
5.1.1	Abundance <i>D. galeata</i> .....	41
5.1.2	Abundance <i>E. gracilis</i> .....	42
5.1.3	Abundance <i>C. vicinus</i> .....	43
5.2	Sezónní dynamika plodnosti .....	44
5.3	Sezónní dynamika délek .....	45
5.4	Závislost plodnosti na potravě.....	46
5.5	Analýza délkoplodnostní závislosti .....	47
5.5.1	<i>Daphnia galeata</i> .....	48
5.5.2	<i>Eudiaptomus gracilis</i> .....	49
5.5.3	<i>Cyclops vicinus</i> .....	50
5.5.4	Srovnání druhů.....	50
5.6	Okamžitá natalita .....	51
5.7	Srovnání s PEG modelem .....	53
6	Závěry .....	54
7	Literatura.....	55
8	Příloha 1.....	58

# 1 Úvod

Společenstvo planktonních koryšů temperátní nádrže a jeho sezónní sukcese je velice zajímavým modelovým objektem pro zkoumání, popis a případnou kvantifikaci ekologických kauzalit. Vodní prostředí, obecně, má proti terestrickým systémům, jednoznačně vyšší homogenitu a jasně dané hranice. Pochopitelně není možné označit údolní nádrž jako homogenní prostředí. Je zde nezpochybnitelná teplotní stratifikace, stratifikace kyslíkových poměrů a s ní související rozložení organismů a chemismu. Také zde působí světelný gradient, podélný gradient (Devetter a Sed'a, 2000) a heterogenita odrážející morfologii. Přes výše zmíněné faktory umožňuje společenstvo, oživující takovou nádrž, zobecnění a odhad svých parametrů ve větším rozsahu než terestrický ekosystém. Tomu napomáhá především vysoká rychlost reprodukce planktonů a vysoká provázanost trofickými vztahy mezi jednotlivými složkami ekosystému. Proto jsou jednotlivé populace mezi sebou často silně korelovány a změna v jedné populaci se odrazí na dalších populacích s malým zpožděním. Dalším typickým rysem sezónní sukcese planktonního společenstva je každoroční periodické opakování charakteristických struktur (Pennak, 1946) popsaných v PEG modelu (Sommer *et al.*, 1986). Proto je, s jistými omezeními, možné uvažovat roční cykly planktonu jako opakování téhož děje.

Pro odhad populačních parametrů běžných planktonních koryšů je možné vycházet ze studia odezvy jedince na proměnlivé podmínky prostředí v laboratorních podmínkách (Vijverberg, 1980; Herzig, 1983; Brebeovic *et al.*, 1990).

Klíčovým a určujícím je, pro podstatnou část společenstva zooplanktonu, interakce se společenstvem planktonních řas (Lampert, 1986; Talling, 2003), jehož dynamiku a druhové složení silně ovlivňuje, a které silně ovlivňuje ji. Příkladem může být například biomasa “jedlých” řas, frakce fytoplanktonu 15–31  $\mu\text{m}$  a skrytěnek negativně korelovaná s biomasou perloočky *Bosmina longirostris* (Tönno *et al.*, 2003).

Dostatek potravy se projevuje prokazatelným zvýšením plodnosti planktonních koryšů, její nedostatek naopak způsobí zvýšení jejich mortality. Tento princip se nazývá *bottom up control*, regulace zdroji. Koryši jsou kontrolováni jednak bezobratlými predátory, ale zejména rybami. Princip regulace “z vyššího patra” potravní pyramidy se nazývá *top down control* (Lampert, 1997). Rybí predace je selektivní jednak druhově a jednak velikostně (Sed'a a Kubečka, 1997). V podstatě je systém jedlé řasy - filtrující koryši jakýmsi motorem, který formuje průběh jarní sezóny. Jarní sezóna ve většině případů začíná

vrcholem řas, který vzniká záhy po vytvoření teplotní stratifikace. Vrchol řas je následován vrcholem rychle rostoucích filtrátorů, který těsně předchází *fázi čiré vody* (Sommer *et al.*, 1986).

Ve své práci se pokouším najít souvislost mezi základními charakteristikami dynamiky a reprodukce tří vybraných druhů planktonních korýšů (jako je počet jedinců, sex ratio, počet vajíček na jedince, na plodnou samici, nebo 100l, případně okamžitá natalita spočtená z jednoduchého deterministického modelu (Lynch, 1982)) a strukturami popsány PEG modelem (Sommer *et al.*, 1986). Vybrané charakteristiky také konfrontuji s ekologickou strategií (K-stratég/oportunista) každého jednotlivého druhu a potravní nabídkou.

Materiál zpracovaný pro analýzy tvoří obdržené protokoly HBU AVČR z jarní sezóny roku 2000 Vodního díla Římov.

## 1.1 Cíle

1. Konfrontovat fáze popisované PEG modelem s realitou konkrétní sezóny a konkrétního stanoviště.
2. Charakter průběhů jednotlivých charakteristik vysvětlit na základě ekologie a biologie zkoumaných druhů a na základě proměnlivých podmínek prostředí.
3. Testovat posun vrcholu *D. galeata* plodnosti proti koncentraci *chlorofylu a*.
4. Odhadnout parametry populační dynamiky *D. galeata*, *C. vicinus* a *E. gracilis*, porovnat je s ohledem na rozdíly v jejich ekologii.



## 2 Přehled literatury

### 2.1 Sezónní sukcese planktonního společenstva

Průběh sezóny planktonního společenstva temperátní nádrže prochází vývojem s charakteristickými fázemi, které se každoročně opakují a jsou si podobné mezi různými lokalitami. Průběh biomasy planktonu je v zásadě bimodální, s maximy na jaře a na podzim (Pennak, 1946). Podrobně popisuje sezónní sukcesi PEG model popsany Sommer *et al.* (1986). Jedná se popis charakteristických fází sukcese a kauzalit, které jednotlivé situace podmiňují. Sezónní sukcese začíná časně z jara s nárůstem oportunistických, rychle rostoucích zelených řas, například rozsivek a skrytěnek. Řasy využívají velké dostupnosti živin ve vodním sloupci a dobrých světelných podmínkách. Za této situace se řasy rychle množí a vytvářejí jarní vrchol. Jarní úroda řas je spásána býložravým, rychle rostoucím zooplanktonem. Prvními zástupci makrozooplanktonu jsou vířníci. Rychlý jarní nárůst mají, díky přezimujícím copepoditovým stádiím, také některá *Copepoda*. Nejvýznamějšími jarními oportunisty jsou perloočky. Populaci r-stratégů následují pomaleji rostoucí druhy. Spojený žrací tlak herbivorů zakrátko překročí rychlost růstu populace své potravy. V té době populace řas končí svůj strmý růst jarním vrcholem, po kterém následuje sestup a „fáze čiré vody“. Vliv planktonu na vznik fáze čiré vody podrobněji zkoumá například (Lampert, 1986; Talling, 2003). Růst populace rychle rostoucích herbivorů je zastaven společným působením potravní limitace a sílící predace rybami. Predace rybami je selektivní jednak druhově a jednak velikostně. Potravní limitace a predací tlak také spouští přepnutí fenotypu některých korýšů (například perlooček k menším životním formám s rychlejším vývojem a nižším počtem potomků (Schwartz, 1984)). Za sníženého žracího tlaku herbivorů se vyvíjí letní vrchol řas.

PEG model dále pokračuje v popisu sezóny, mým tématem je však pouze jarní období.

### 2.2 Vliv teploty na rychlost vývoje embrya

Teplota výrazně ovlivňuje charakter dynamiky planktonních organismů. Častým zaměřením výzkumu planktonních živočichů je doba vývoje embrya. Ta bývá studována v laboratorních kulturách (Vijverberg, 1980; Herzig, 1983; Brebeovic *et al.*, 1990). Nejčastěji používanou závislostí rychlosti vývoje na délce je Bělehrádkova závislost (podrobněji rozbráno v metodách). Při využití laboratorně získaných výsledků pro výpočty

popisující terénní data bývá jejich problémem variabilita závislosti způsobená dalšími faktory, zejména přítomností predátora a potravní limitací (Schwartz, 1984)..

### **2.3 Délkoplodnostní závislosti**

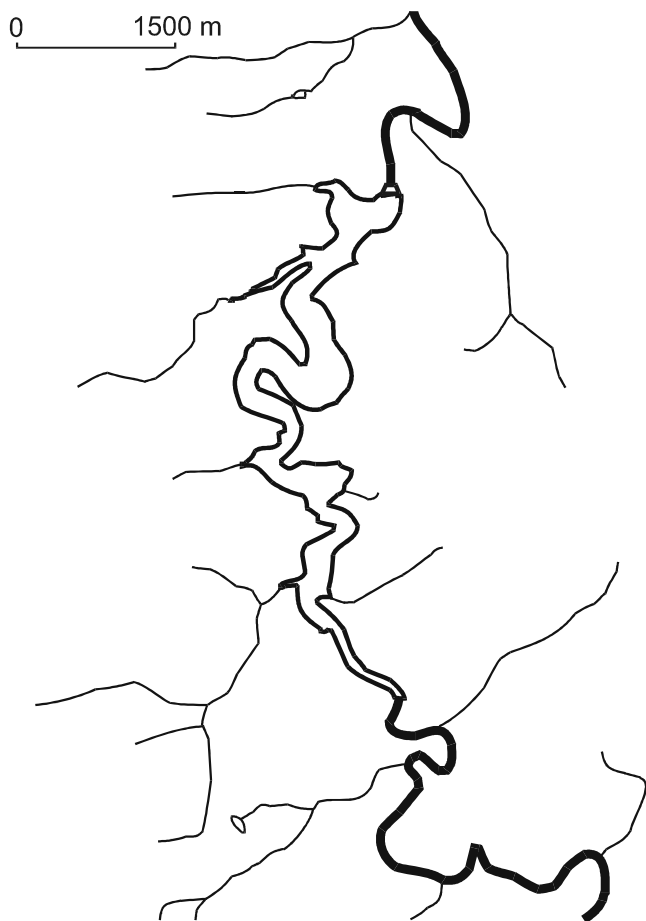
Porovnáváním délky plodné samice, s počtem vajíček ve snůšce, váhou vajíčka, váhou celé snůšky a váhou samice se zabývá článek Ivanova a Vassilenko (1987). Porovnávají v něm výše zmíněné parametry u různých skupin koryšů. Pro mou práci nejvýznamějším je rozlišení délkoplodnostní závislosti *Cladocera* s neukončeným vývojem a *Copepoda* s konečným počtem instarů. Stejně jako u závislosti rychlosti vývoje a teploty u délkoplodnostní závislosti je též problémem variabilita jednotlivých parametrů při různých podmínkách (Schwartz, 1984).

Jinou teorií vztahenou k délkoplodnostním závislostem je teorie *feeding efficiency* (Lynch, 1977), která vysvětluje maximální počty vajíček nejoptimálnější délkou těla pro konkrétní podmínky (teplotu a formu potravy). Neplatí zde rostoucí závislost plodnosti na délce. Optimální velikost těla je stanovena jako poměr výtěžku filtrace a toho, co jedinec konkrétní velikosti prodýchá.

### **2.4 Odhad parametrů populační dynamiky**

Mezi nejpresnější modely populace zooplanktonu patří instarové modely, kde je počítána doba vývoje každého instaru a mortalita každého stádia vývoje. Takové modely jsou ovšem náročné na data. Proto jsou často pro výpočet natality, mortality, případně rychlosti růstu používány PALOHEIMO-EDMONDSONOVKÉ modely. Výpočet natality v nich je odvozen od doby embryonálního vývoje a počtu vajíček na jedince v populaci. Tyto modely se s určitou mírou zobecnění a určitou chybou (Lynch, 1982) používají pro výpočet natality partenogenetických, rychle se množících organismů, s krátkým vývojem. Edmondsonův model byl odvozen pro vířníky (Edmondson, 1960), je ho však možné použít například pro hrubý odhad mortality perlooček (Dodson, 1991). Jeho dokonalejší formou je Paloheimův model (Paloheimo, 1974), který odbourává některé podmínky platnosti Edmondsonova modelu.

## 2.5 Nádrž Římov



Obrázek 1. Nádrž Římov a část povodí

Vodní dílo Římov je údolní korytovitá nádrž, která vznikla zatopením třinácti kilometrů sevřeného koryta řeky Malše v roce 1978.

Celkový objem vzniklé nádrže je 33.8049 mil m<sup>3</sup>. Plocha hladiny nádrže přesahuje 200.00 ha, průměrná hloubka je 16 m. Hladina nádrže je ve výšce 470 m n.m. (Stach a Kubečka, 1991).

### 2.5.1 Dynamika zooplanktonu nádrže Římov

První vzestup biomasy zooplanktonu se vyvíjí na základě průběhu teplot mezi začátkem a koncem dubna. Tento první vzestup bývá tvořen posledními kopepoditovými stádii *C. vicinus*, která opouštějí diapausu (Brandl a Sed'a,

1991). Rozvoj *C. vicinus* bývá na Římově dvouvrcholový, s prvním maximem na přelomu dubna a května a druhým na konci léta (Sed'a, 1991). Vrcholy četnosti *C. vicinus* varírují na základě proměnlivých podmínek prostředí méně, než je tomu u jiných druhů (Sed'a, 1991). Jejich diapauza je totiž ukončena změnou fotoperiody (Dusart a Defaye, 1995).

O dva až čtyři týdny později, s vytvořením teplotní stratifikace, přichází vrchol biomasy perlooček, zejména *D. galeata* (Brandl a Sed'a, 1991). Její dynamika vrcholí koncem května, minimum její početnosti bývá v době rozmrzání nádrže. V letním období, za letní stagnace, perlooček ubývá. V závislosti na úbytku v letním období se může vytvořit druhé, podzimní maximum (Sed'a, 1991). Žrací tlak perlooček vede k vytvoření fáze čiré vody a následnému úbytku herbivorů (Brandl a Sed'a, 1991).

Podíl velkých perlooček v biomase zooplanktonu klesá s množstvím planktivorních ryb (Brandl a Sed'a, 1991).

Dynamika abundance vznášivek, reprezentovaných na Římově především *E. gracilis* vykazuje jen nevýrazný periodický vývoj. Maxim dosahuje ve vegetační sezóně, ale nejsouvislejší období vyšších abundancí jsou zaznamenány v zimním období (Sed'a, 1991).

## 2.6 Cladocera

### 2.6.1 *Daphnia galeata*

*D. galeata* je běžný druh planktonní filtrující perloočky a zároveň typický příklad oportunistického r stratéga. Její ekologie je založená na střídání pohlavního a nepohlavního rozmnožování. Produktem pohlavního rozmnožování bývají ehipia s trvalými vajíčky, která slouží k přečkání nepříznivého období, v našich podmínkách zimy. Základní složkou potravy *D. galeata* jsou drobné zelené řasy, s jejichž koncentrací ve vodním sloupci je prokazatelně korelována velikost snůšky, vyjádřená jako počet vajíček na jednu plodnou samici (Tabulka 4). V průběhu jarní části sezóny se druh rozmnožuje prakticky pouze partenogenezí. Nejvyšší plodnost, kterou jsem zaznamenal, byla 31 vajíček. Poté, co zárodek malé perloočky projde ve vajíčku osmi stádií embryonálního vývoje, se vylíhne neonata, což je první ze tří, čtyř, nebo pěti juvenilních stádií. Poté následuje první adultní stádium, primipara, první z plodných stádií. Nejnižší věk *D. galeata* při počátku reprodukce je sedm dní (Lynch, 1980). Počet plodných stádií *Cladocera* není předem dán, proto je jejich vývoj označován jako neukončený.

**Tabulka 1. Přehled vlivů na strategii perlooček převzato ze Schwartz (1984)**

Selekční tlak	Charakteristiky životní strategie						
	Při narození	Růst populace	Dospělec	Snůšek	Průměrná snůška	Délka života	Mortalita
Predace							
Obratlovci	malé	—	malý	—	malá	—	velcí dospělci
Bezobratlými	velké	—	velký	—	malá	—	juv. stádia
Obojím	malé	—	malý	—	velká	—	juv. stádia
Kompetice	malé	pomalý	malý	málo	malá	klesá	juv. stádia
Nekvalitní potrava	malé	pomalý	malý	málo	malá	roste	juv. stádia
Nedostatek potravy	malé	pomalý	malý	mnoho	malá	roste	juv. stádia
Nízká teplota	—	—	malý	nezávisí	roste	—	—

Perloočky jsou schopné přepnout fenotyp filiální partenogenetické generace a ovlivňovat tak jednak tvorbu různých výrůstků vyrovnávajících změny viskozity vody související se změnou teploty (tento proces bývá označován jako *cyklomorfóza*) a jednak změny životní formy na formu odolnější vůči predaci (Lellák, 1991; Lampert, 1997). Kromě odlišného tvaru těla má taková forma rychlejší vývoj k dospělosti, menší vzrůst, delší životnost a méně potomků Lynch (1977).

## 2.7 Copepoda

### 2.7.1 *Eudiaptomus gracilis*

Mezi třemi zpracovávanými druhy zastupuje *E. gracilis* vzhledem ke své ekologii K-stratégem. Rozmnožuje se pouze pohlavně, jeho vývojová stádia procházejí relativně dlouhým vývojem a ve srovnání s *C. vicinus* má zhruba poloviční velikost snůšky (počet vajíček na plodnou samici). *E. gracilis* prochází po vylíhnutí z vajíčka šesti naupliovými a pěti copepoditovými stádii, přičemž po posledním copepoditovém stádium následuje dospělec.

Dospělci a copepoditová stádia se vyživují omnivorně. Mohou se živit na bakterioplanktonu, fytoplanktonu, případně i detritu (Dussart a Defaye, 1995), naupliová stádia jsou herbivorní. *E. gracilis* získává potravu zejména filtrací.

Jenő Panyi *et al.* (1982) zjistil následující rychlost vývoje *E. gracilis* při teplotách 19-23°C:

NI	→	NII	1 den	CI	→	CII	3 dny
NII	→	NIII	1 den	CII	→	CIII	1 den
NIII	→	NIV	1 den	CIII	→	CIV	4 dny
NIV	→	NV	1 den	CIV	→	CV	4 dny
NV	→	NVI	1 den	CV	→	A	4 dny
NVI	→	CI	1 den				

Vývoj od vylíhnutí do prvního dospělého stádia je, proti perloočkám, několikanásobně delší.

### 2.7.2 *Cyclops vicinus*

*C. vicinus* má stejně jako *E. gracilis* šest naupliových a pět copepoditových stádií a stejně jako u *E. gracilis* po posledním copepoditovém stádiu následuje dospělec. Na rozdíl *E. gracilis* se však *C. vicinus* živí dravě. Jeho potravu tvoří například vířníci (Brandl, 2005), nebo copepoditová stádia koryšů, včetně vlastního potomstva. Jeho typickým znakem je fotoperiodou řízená diapauza IV a V copepoditových stádií v bahně (Dusart a Defaye, 1995). Ta umožňuje *C. vicinus* dosáhnout, i přes delší vývoj, rychle vysokých abundancí. Jeho dynamika je tvořená zřetelně odlišenými generacemi (George, 1976).

**Tabulka 2. Přehled trvání instarů *C. vicinus* (ve dnech) odhadnuté pro všechny generace v letech 1970-1971 z jezera Eglwys Nynydd v Jižním Walesu. Vývoj vajíček stanoven z kultur. Převzato z (George, 1976).**

Generace	1970					1971			
	1	2	3	4	5	1	2	3	4
Rozsah teplot (°C)	5-7.5	8.7-14	15-18.8	16.4-18.5	16.3-17.7	6-13	15-17.8	18-19	18-18.8
Vajíčka	12.0	10.0	4.5	4.0	4.0	11.0	5.0	4.0	4.0
Naupliová stádia	14.5	12.5	7.5	6.5	6.5	13.5	7.0	6.5	6.5
Copepoditové st. I	10.0	7.5	4.0	3.0	3.0	9.0	4.0	3.0	2.5
Copepoditové st. II	8.0	6.5	3.0	2.5	2.5	8.0	3.0	3.0	3.0
Copepoditové st. III	9.0	7.0	3.0	2.5	2.5	8.5	3.5	3.5	3.0
Copepoditové st. IV	10.5	8.0	3.0	3.0	3.0	9.0	3.0	3.5	3.0
Copepoditové st. V	8.0	7.5	3.0	2.5	3.0	8.5	3.5	3.5	3.0
Σ od vajíčka do									
dospělce	72	59	28	23	24	67	29	67	25
Život dospělce	20.0	15.0	14.0	14.0	18.0	18.0	12.0	14.0	16.0

## 3 Metody

### 3.1 Metody odběru

Podkladem pro dále uváděné analýzy jsou obdržené protokoly Hydrobiologického ústavu Akademie Věd České republiky o hustotách populace zooplanktonu, potravní nabídce, teplotní stratifikaci epilimnia, dékách a velikostech snůšek *D. galeata*, *C. vicinus* a *E. gracilis* z jarní sezóny roku 2000.

Data o koryších byla získávána jako pozad'ové charakteristiky ekysystémové studie pro disertační práci Miloslava Devettera (M. Devetter 2003). Metody odběru a zpracování jsou popsány v ní.



## 3.2 Výpočty

Veškeré výpočty a grafy byly zpracovány v programu R 2.4.0. (R Development Core Team, 2006).

Použité package: base, stats, graphic, car a locfit.

### 3.2.1 Základní výpočty

Použité výpočty natality vycházejí z předpokladu exponenciálního růstu. Exponenciálně rostoucí populace za jednotku času znásobí svoji hustotu. Rovnice popisující exponenciální růst jsou základem pro výpočet natality a mortality (Dodson 1972, Lynch 1982). Podle rovnice pro exponenciální růst jsem také doplnil hodnoty *chlorofylu a* pro test závislosti plodnosti, zpožděné o 1/2 času potřebného k vývoji embrya, na hustotě řas.

**Rovnice 1. Základní rovnice popisující exponenciální růst jedné populace (Begon, Harper a Townsend, 1997; Křivan, 2006).**

$$\frac{\Delta N}{\Delta t} = r * N$$

$$N_t = N_0 * e^{(r*t)}$$

$$r = \frac{\ln(N_t) - \ln(N_0)}{\Delta t}$$

**Rovnice 2. Rychlost růstu je rozdíl natality a mortality (Begon, Harper a Townsend, 1997; Křivan 2006).**

$$r = b - d$$

$\Delta N$  a  $\Delta t$  jsou přírůstky jedinců a času,  $N_t$  počet jedinců v čase  $t$ ,  $r$  je rychlost růstu,  $b$  natalita a  $d$  mortalita.

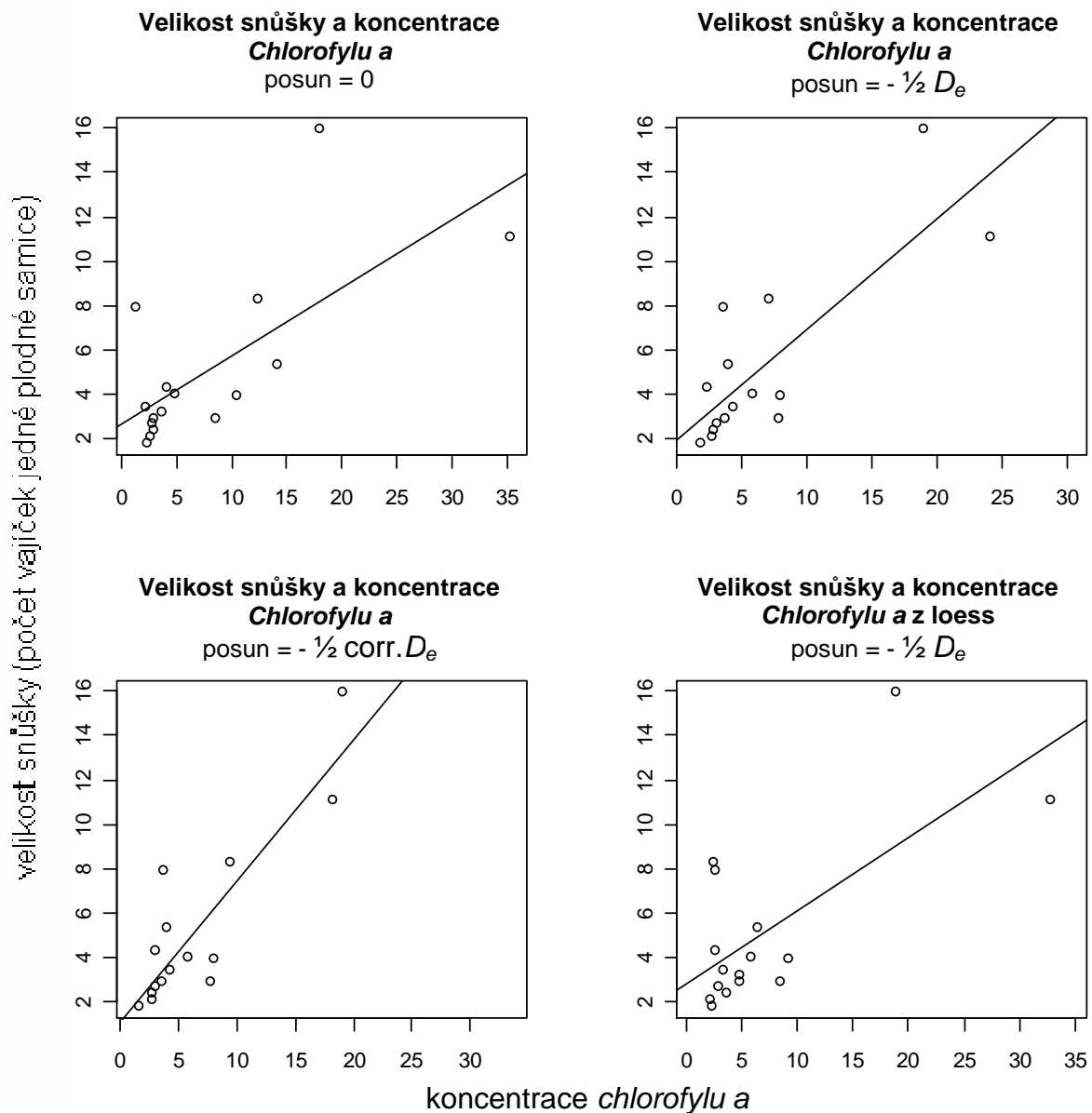
### 3.2.2 Výpočet doby embryonálního vývoje (embryonic development time)

Odhad embryonic development time (dále  $D_e$ ) slouží pro výpočet okamžité natality (Edmondson, 1960, 1972; Paloheimo, 1974; Lynch, 1982) a pro odhad střední hodnoty stáří vajíček v populaci, která je za předpokladu vyrovnané věkové distribuce vajíček rovna polovině doby potřebné k vývoji embrya. Rychlost vývoje obecně, vývoj embrya nevyjímaje, je přímo úměrná metabolické aktivitě. Závislost metabolické aktivity, a tím pádem i rychlosti vývoje, na teplotě popisuje Bělehrádkova závislost. Jako konstanty potřebné k vypočtení  $D_e$  u *D. galeata* jsem použil hodnoty z práce Breberovic (1990), pro *C. vicinus* a *E. gracilis* parametry z práce Herziga (1983).

**Rovnice 3 Doba trvání vývoje embrya *Daphnia galeata*, vzorec Bělehrádkovy závislosti a koeficienty z Breberovic (1990)**

$$D_e = a * (T - b)^{-c}$$

$$a = 3.1 * 10^{17}, b = -50.5, c = -8.53$$



**Graf 1.** Popisuje lineární regresní závislost mezi řasami, vyjádřenými jako koncentrace *chlorofylu a* v  $\mu\text{g/l}$  a velikostí snůšky v počtu vajíček na fertlní samici. V prvním grafovém poli je vynesena tato závislost v reálném čase. V druhém poli grafu je stejná závislost vynesena se zpožděním plodností o polovinu trvání vývoje embrya při teplotě epilimnia v čase, ve kterém byla plodnost zjištěna. Třetí pole popisuje závislost, do které byla polovina doby vývoje odhadnuta smyčkou, která vracela jí odpovídající průměr teplot, ze kterého byla znovu počítána dokud nebylo dosaženo shody. V obou polích byly řasy dopočítány z rovnice pro exponenciální růst. Ve čtvrtém poli se opakuje závislost ze druhého pole, s tím rozdílem, že koncentrace *chlorofylu a* byla dopočítána metodou lokální polynomické regrese loess.

### 3.2.3 Výpočet natality (instantaneous birth rate)

Pro výpočet natality jsem použil dva často používané postupy.

Princip EDMONDSON – PALOHEIMOVSKÝCH MODELŮ je založen na odhadu natality z *Egg ratio* (počtu vajíček na jedince) a doby vývoje embrya (Edmondson, 1960,1972; Dodson, 1991; Paloheimo, 1974; Lynch, 1982). Tento výpočet je možné použít pouze pro *D. galeata*, která nemá naupliová stádia.

#### 3.2.3.1 Vzorec pro výpočet natality podle (Edmondson, 1960,1972)

Základním předpokladem platnosti modelu je v první řadě rovnoměrná věková distribuce vajíček. Jejich věk musí být plynule rozložen mezi nově vytvořená a právě se líhnoucí. Dalším předpokladem této metody je stálý počet jedinců v populaci, tedy rychlost růstu populace rovná nule. Je-li navíc splněna podmínka nulové úmrtnosti vajíček, potom platí:

$$\beta = E / D_e$$

Pokud  $E$  označuje počet vajíček na jedince (*Egg ratio*) a  $D_e$  dobu trvání vývoje embrya, potom  $\beta$  odpovídá průměrnému počtu jedinců narozených za jednu časovou jednotku, vztaženému k jednomu individu.

$$E = C_t / N_t$$

$C_t$  je počet vajíček a  $N_t$  počet jedinců v populaci, nebo určitém objemu.  $C_t / D_e$  je potom přírůstkem v populaci/objemu za jednu časovou jednotku. Analogicky s výpočtem rychlosti růstu jako podílu rozdílu logaritmů četností v čase a uplynulého času (Rovnice 1) dostáváme:

**Rovnice 4: Odvození Edmondsonova modelu podle Lynch (1982)**

$$b = \ln\left(N_t + \frac{C_t}{D_e}\right) - \ln(N_t)$$

$$b = \ln\left(\frac{N_t + \frac{C_t}{D_e}}{N_t}\right)$$

$$b = \ln(1 + \beta)$$

### 3.2.3.2 Vzorec pro výpočet natality podle Paloheimo (1974)

Paloheimův model má podobné podmínky platnosti. Výhodou této metody je fakt, že odbourává podmínku o rovnoměrně rozloženém stáří vajíček. I jeho vzorec je odvozen ze vzorce pro výpočet rychlosti růstu.

Předpokládáme-li, že počet jedinců narozených, za dobu rovnou době trvání vývoje embrya, je roven počtu vajíček, potom pro  $\Delta t = D_e$  platí:

**Rovnice 5: Odvození Paloheimova modelu podle Lynch (1982)**

$$b = \frac{\ln(N_t + C_t) - \ln(N_t)}{D_e}$$

$$b = \frac{\ln\left(\frac{N_t + C_t}{N_t}\right)}{D_e}$$

$$b = \frac{\ln(1 + E)}{D_e}$$

### 3.2.4 **Odhad počtu narozených jedinců**

Za předpokladu nulové mortality juvenilních/naupliových stádií a rovnoměrné věkové distribuce vajíček platí zhruba.

**Rovnice 6. Počet naupliových, nebo juvenilních stádií narozených za časovou jednotku ve 100l (B), odpovídá počtu vajíček vylíhnutých za jednu časovou jednotku.**

$$B \approx \frac{C_t}{D_e}$$

### 3.2.5 Délkoplodnostní vztahy

Porovnal jsem v čase, reprezentujícím proměnlivé prostředí variabilitu délkoplodnostních vztahů tří odlišných reprodukčních strategií, tří různých potravních nároků, ekologických strategií, dvou taxonomických skupin spojených s odlišnými typy růstu (Ivanova a Vassilenko, 1987), ukončeným a neukončeným (Dusart a Defaye, 1995). Čas, který reprezentuje vliv všech v čase se měnících kondic, tedy teploty epilimnia, kvality a kvantity potravy, predaci, konkurenci, vnitropopulační parametry (sex ratio), je tedy faktorem s náhodným efektem. Počet stupňů volnosti a část vysvětlené variability, odpovídá počtu hladin faktoru, jinými slovy počtu testovaných odběrů. Pro srovnání druhů bylo proto nezbytné odstranit ty odběry, pro které nebyla k dispozici kompletní sada odběrů všech tří druhů (Šmilauer, ústní sdělení). Na rozdíl od času, délka je faktorem s pevným efektem, změna plodnosti je úměrná změně velikosti.

**Tabulka 3. Koeficienty analýzy variance typu II pro faktor s pevným, s náhodným efektem a jejich interakci.**

#### *Daphnia galeata*

	SS	Df	F	Pr(>F)
datum	1976.63	15	210.401	< 2e-16
délka	322.8	1	515.399	< 2e-16
interakce	16.71	15	1.7786	0.03377
residuál	441.55	705		

#### *Eudiaptomus gracilis*

	SS	Df	F	Pr(>F)
datum	1067.08	15	59.267	<2e-16
délka	290.25	1	241.818	<2e-16
interakce	19.96	15	1.1088	0.3455
residuál	534.14	445		

#### *Cyclops vicinus*

	SS	Df	F	Pr(>F)
datum	3077.1	15	85.3981	< 2.2e-16
délka	127.36	1	53.0197	1.52E-12
interakce	112.64	15	3.1261	7.1E-05
residuál	1064.16	443		

Pro porovnání vlivů jednotlivých faktorů na variabilitu jsem použil ANOVA (analýzu variance) typu II, která na rozdíl ANOVA typu I nedělí variabilitu vzhledem k pořadí zadaných faktorů, ale vjadřuje je navíc k ostatním prediktorům (Šmilauer, ústní sdělení). Koeficienty ANOVA II typu jsou spočítány v package car programu R (tabulka 3). V testovaném modelu jsem použil quassipoisonovské rozdělení a F test.

### 3.2.5.1 Variační komponenty

Z koeficientů spočtených analýzou variance jsem odhadl variační komponenty (Tabulka 6) podle (Quinn a Keough, 2002) (Rovnice 7).  $VARCOMP_A$  představuje odhad podílu variability vysvětlené faktorem s pevným efektem.  $VARCOMP_B$  představuje odhad podílu variability vysvětlené faktorem s náhodným efektem.  $VARCOMP_{AB}$  představuje odhad podílu variability vysvětlené jejich interakcí a  $VARCOMP_{Residual}$  podíl nevysvětlené variability.  $MS_i$  je odhad průměrného čtverce odchylky vysvětlené faktorem  $i$ . Koeficient  $p$  je počet stupňů volnosti faktoru s pevným efektem,  $q$  počet hladin faktoru s náhodným efektem a  $n$  průměrný počet replikací každé kombinace faktorů, tedy poměr mezi počtem pozorování a násobkem počtu hladin faktoru A a počtu hladin faktoru B.

**Rovnice 7. Odhad variačních komponent. Převzato z (Quinn a Keough, 2002).**

$$VARCOMP_A = \frac{MS_A - MS_{AB}}{nq}$$

$$VARCOMP_B = \frac{MS_B - MS_{Residual}}{np}$$

$$VARCOMP_{AB} = \frac{MS_{AB} - MS_{Residual}}{n}$$

$$VARCOMP_{Residual} = MS_{Residual}$$

### 3.2.5.2 Upravený koeficient determinace

Upravený koeficient determinace (Tabulka 5) jsem vypočetl podle rovnice 8.

**Rovnice 8. Výpočet upraveného koeficientu determinace (Šmilauer, ústní sdělení)**

$$\text{corr.}R_i^2 = 1 - \frac{\frac{SS_{\text{tot}} - SS_i}{n - p - 1}}{\frac{SS_{\text{tot}}}{n - 1}}$$

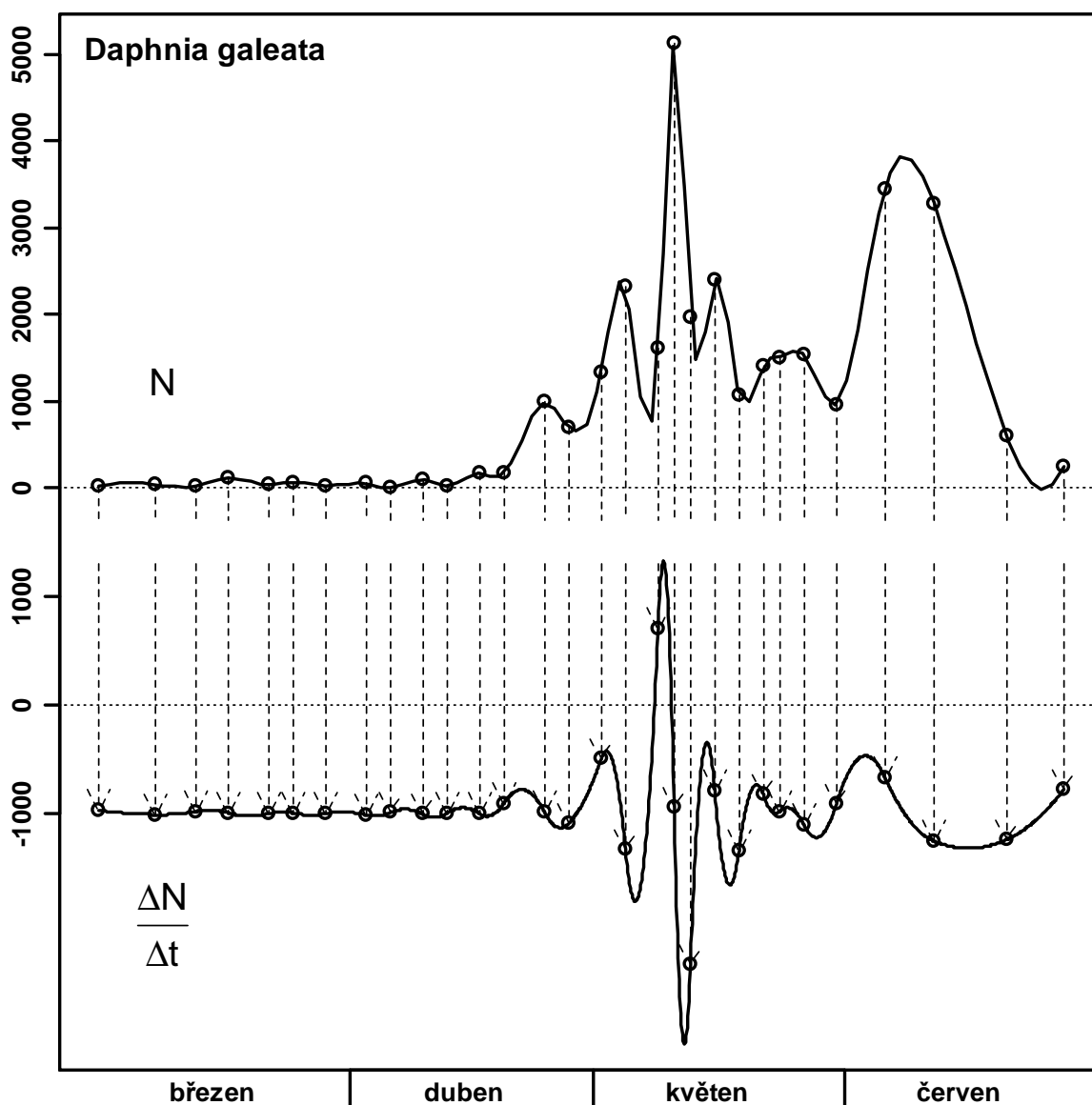
$\text{corr.}R_i^2$  je spočteným koeficientem determinace,  $SS_{\text{tot}}$  je součet všech čtverců odchylek modelu,  $SS_i$  suma čtverců faktoru  $i$ . Na rozdíl od předchozí rovnice, je  $n$  počet všech pozorování. Koeficient residuálu je doplňkem součtu koeficientů obou faktorů do jedné. Interakci tento postup zanedbává.

### 3.2.5.3 Lineární regrese délkoplodnostních vztahů

Pro lineární regresi v grafech 9, 10, 11 a tabulce 7 bylo použito normální rozdělení a ANOVA I typu.

### 3.2.6 Rychlost změny N v čase

Pro odhad rychlosti změn v čase jsem použil metodu kubické interpolace, kterou jsem vynesl jako první derivaci (spline, splinefun; helpfile package stats, R 2.4.0). Odhadnutá hodnota vyjadřuje tedy okamžitý sklon, roste-li četnost, je hodnota kladná, při klesající tendenci záporná. Na vrcholcích lokálních minim/maxim se blíží nule. Plochy vymezené křivkou první derivace a nulovou hladinou představují absolutní hodnoty přírůstku, nebo úbytku.



Graf 2. Odvození změny hustoty populace pomocí funkce kubické interpolace spline.

## 4 Výsledky

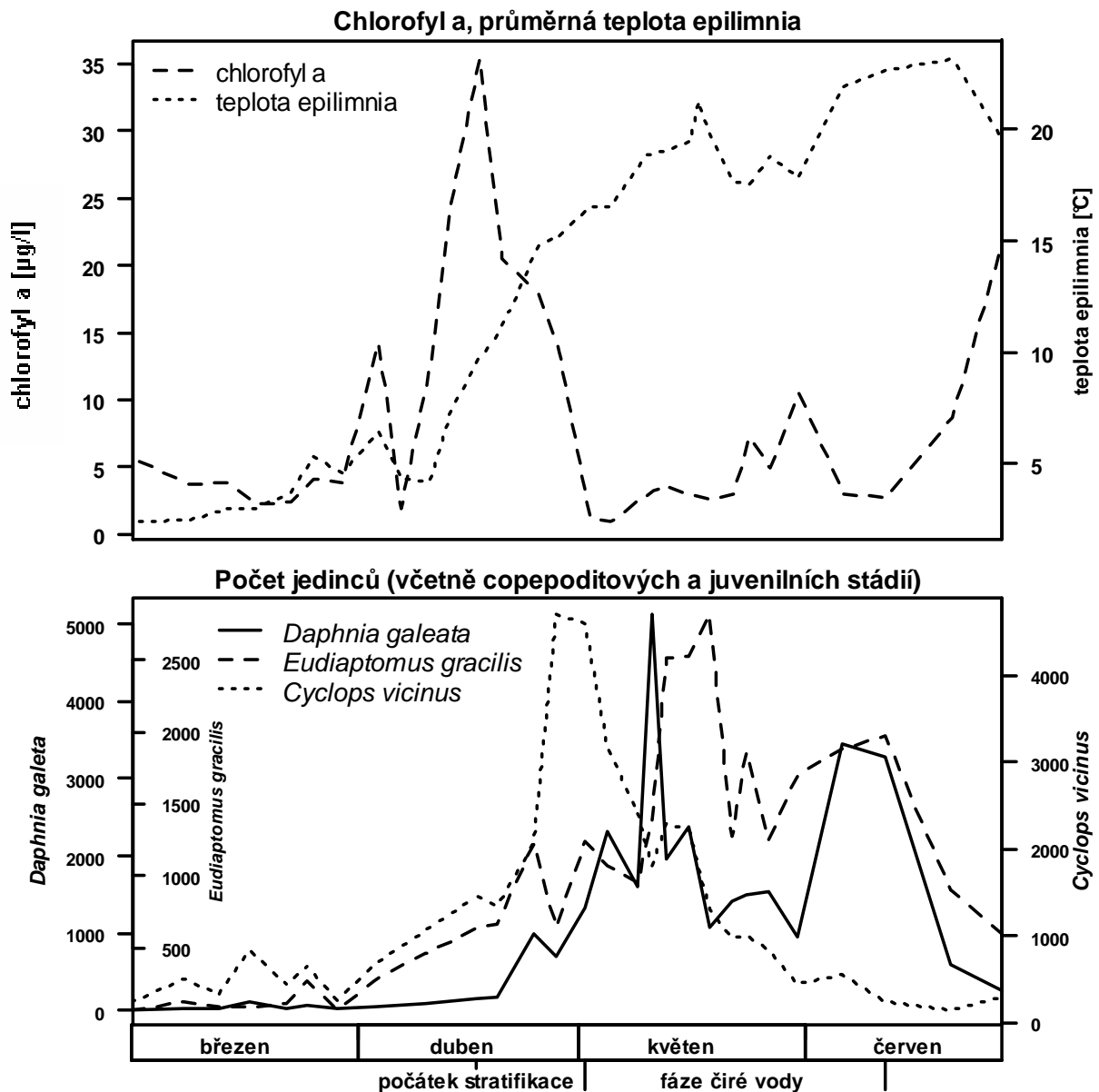
### 4.1 Průběh abundancí

Počátku sezóny dominuje prudký nárůst abundance *C. vicinus* (Graf 3). Ten je způsoben masovým vyplouváním přezimujících čtvrtých a pátých copepoditových stádií ze sedimentu. Během dubna naroste abundance *C. vicinus* z šesti set jedinců téměř na pět tisíc. Z toho ovšem činí suma copepoditových stádií takřka 85%. Na přelomu dubna s květnem dochází v populaci *C. vicinus* ke zlomu a počet jedinců ve stech litrech klesne do konce května na čtyři sta padesát jedinců. V červnu sestupná tendence dále trvá, je ale pomalejší. Na konci června je ve stech litrech vody 287 jedinců *C. vicinus*.

Strmý nárůst *C. vicinus* je následován exponenciálně rostoucí populací *D. galeata*, která vrcholí koncem první poloviny května (Graf 3). Od počátku března počet jedinců *D. galeata* vzroste z dvanácti jedinců na více než pět tisíc jedinců ve stech litrech. Populace *D. galeata* oportunisticky spásá řasy, které vytvořily svůj jarní vrchol. Vrchol početností *D. galeata* se však již kryje s počátkem fáze čiré vody. Proto je vrchol *D. galeata* následován dramatickým poklesem. Během týdne se populace zmenší na pětinu. Během června vytváří populace *D. galeata* další, nižší a plošší vrchol, ten trvá necelé dva týdny. Velikost populace v té době osciluje kolem tří a půl tisíce jedinců.

Nárůst populace *E. gracilis* je ze všech tří druhů nejpomalejší a nejméně plynulý. Vrcholí na počátku druhé poloviny května počtem necelých tří tisíc jedinců ve stech litrech. Do této hodnoty roste z počtu dvou set čtyřiceti jedinců, kteří tvořili populaci počátkem března. Podobně jako populace *D. galeata* vytváří i populace *E. gracilis* v průběhu června druhý, plochý vrchol. V průběhu tohoto období se populace *E. gracilis* tři týdny pohybuje těsně pod hranicí dvou tisíc zvířat ve stech litrech vody.





Graf 3. Popisuje průběh abundancí tří zkoumaných druhů s měnicemi se charakteristikami prostředí.

#### 4.1.1 Abundance *D. galeata*

U dynamiky četnosti dospělců *D. galeata* (Graf 4) se prakticky nedá hovořit o nějakých trendech. Jejich dynamika rovným dílem odráží vývoj celé populace a oscilace, jejichž vysvětlení je třeba hledat vně populace. Prvním zásadním zlomem je pro popis četnosti *D. galeata* konec dubna, kdy počet dospělců ve stech litrech vzroste ze sta jedinců na počty kolem tisíce jedinců. Do konce sezóny abundance dospělců vytváří dvě sotva patrné boule, které zhruba odpovídají dvěma vrcholům počtu všech jedinců. Fázový posun mezi vrcholy juvenilních stádií a vrcholy dospělců není patrný. Podíl plodných, ze všech dospělců, má naproti tomu relativně dramatický průběh a rozsah mezi 10 a 80%. Minima podílu

plodných samic, ze všech dospělců, odpovídají maximům jedinců. Vzhledem k faktu, že populace byla v době svých vrcholů tvořena zejména juvenilními stádii, je pravděpodobné, že podíl neplodných samic navyšovala kohorta primipar. Mezi poměrem neplodných, ze všech dospělých jedinců a poměrem juvenilních stádií, z celkové sumy všech zvířat, je přímá úměrnost.

Dvě maxima podílu juvenilních stádií z celkového počtu jedinců *D. galeata* odpovídají dvěma vrcholům dynamiky všech jedinců. Třetí vrchol podílu juvenilních stádií je vytvářen na počátku sezóny, kdy dlouhá doba vývoje způsobuje kumulaci juvenilních stádií *D. galeata*. Na konci června podíl juvenilních stádií klesá na necelou třetinu. Tento sestup z průměrných sedmdesáti procent je způsoben jednak silným selekčním tlakem na dospělé a tudíž plodné samice a zároveň zrychleným vývojem perlooček.

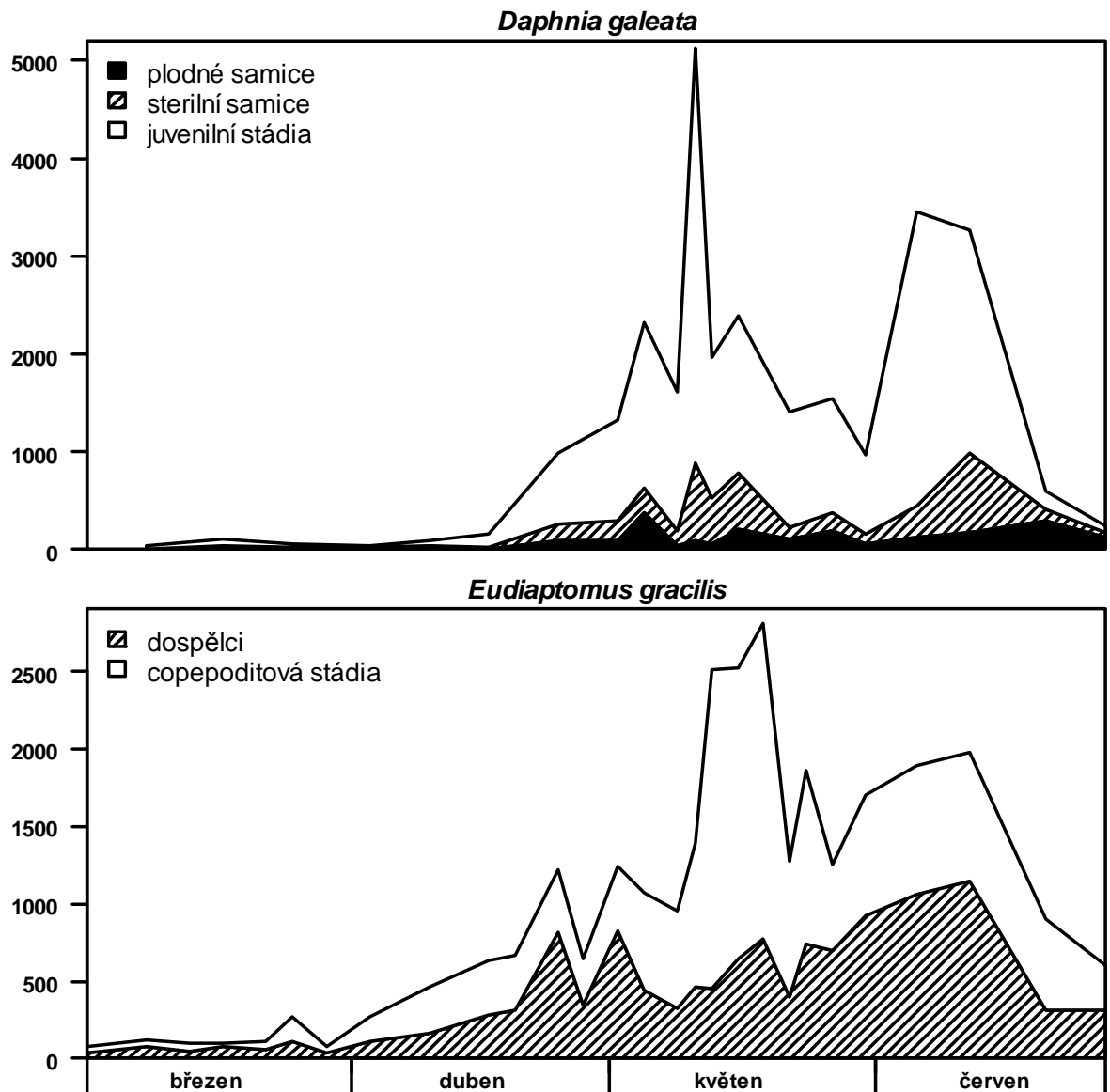
Abundance všech jedinců *D. galeata* má výše popsany průběh charakteristický exponenciálním růstem mezi polovinou dubna a polovinou května, fázovým posunem proti *chlorofylu a*, dvěma vrcholy a minimem ve fázi čiré vody.

Vývoj početnosti *D. galeata* je určen především dostupností potravy a predací. Dynamickou složkou populace jsou juvenilní stádia, která mají nejpodstatnější vliv na vrcholech četností. Z grafu 4 je patrná absence fázového posunu mezi juvenilními a adultními stádii, to lze vysvětlit rybí predací, která je selektivní k velkým, dospělým jedincům. Fázový posun mezi vrcholy plodnosti a vrcholy počtu juvenilních stádií ve stech litrech, je naproti tomu jasně patrný (Graf 6).

Počet juvenilních jedinců je tedy závislý na plodnosti a počtu plodných dospělců, plodnost je závislá na potravě, počet dospělců je redukován rybami.

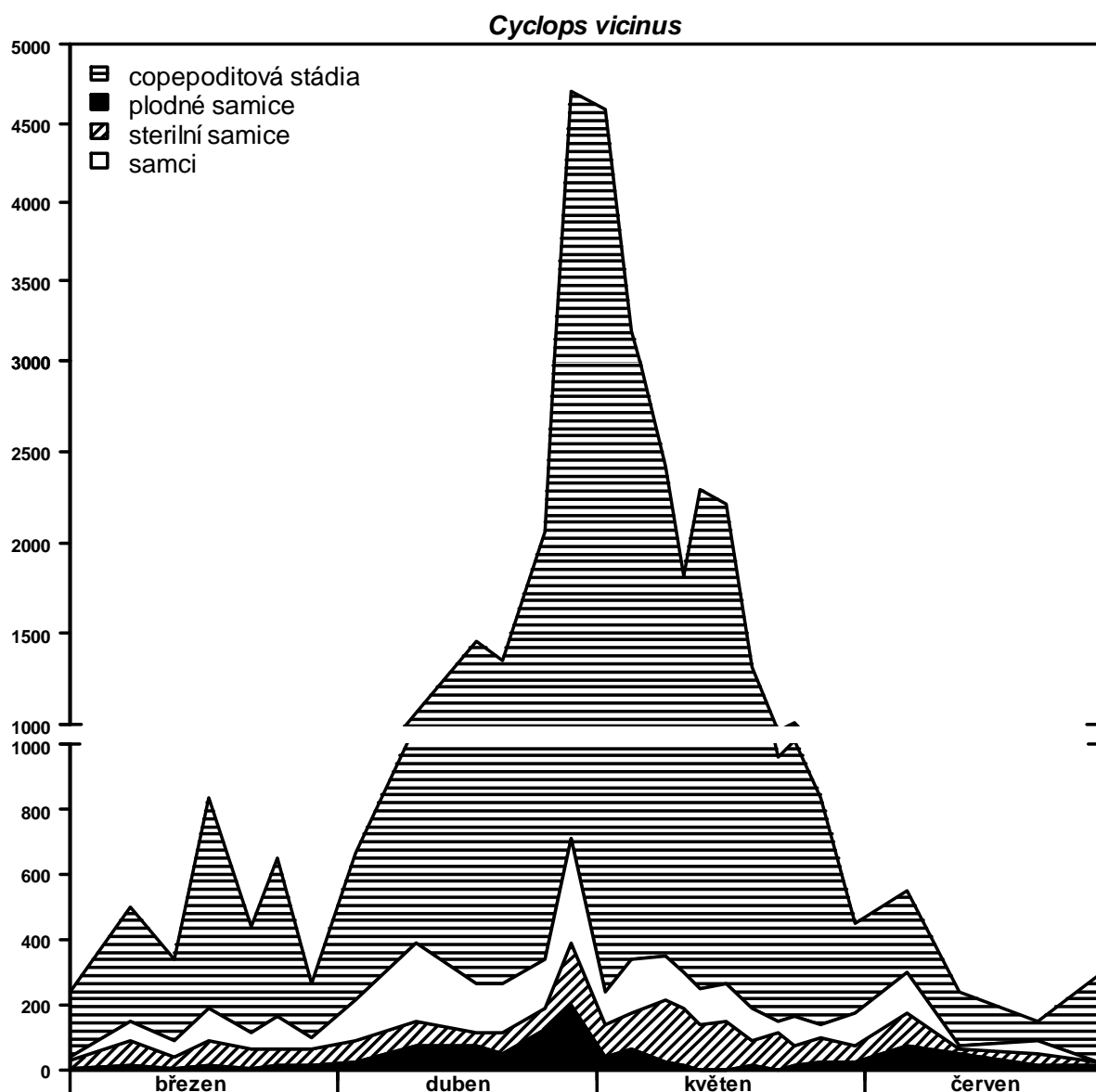
#### **4.1.2 Abundance *E. gracilis***

*E. gracilis* se, co se ekologie týká, liší od *D. galeata* delším vývojem a, vzhledem k dokonalejším únikovým mechanismům, menším vlivem predčního tlaku. Díky tomu počet dospělců od počátku března do poloviny června roste (Graf 4). Vrcholu dospělců předchází vrchol copepoditových stádií v polovině května, který je zřetelně fázově posunut proti vrcholu plodnosti. Úbytek copepoditových stádií je způsoben poklesem plodnosti, který následuje po nástupu fáze čiré vody (Graf 6). Úbytek dospělců nutně přichází po úbytku copepoditových stádií. Stejně jako u *D. galeata*, je i u *E. gracilis* zřetelný druhý jarní vrchol četnosti, není však tak významný jako u předchozího druhu.



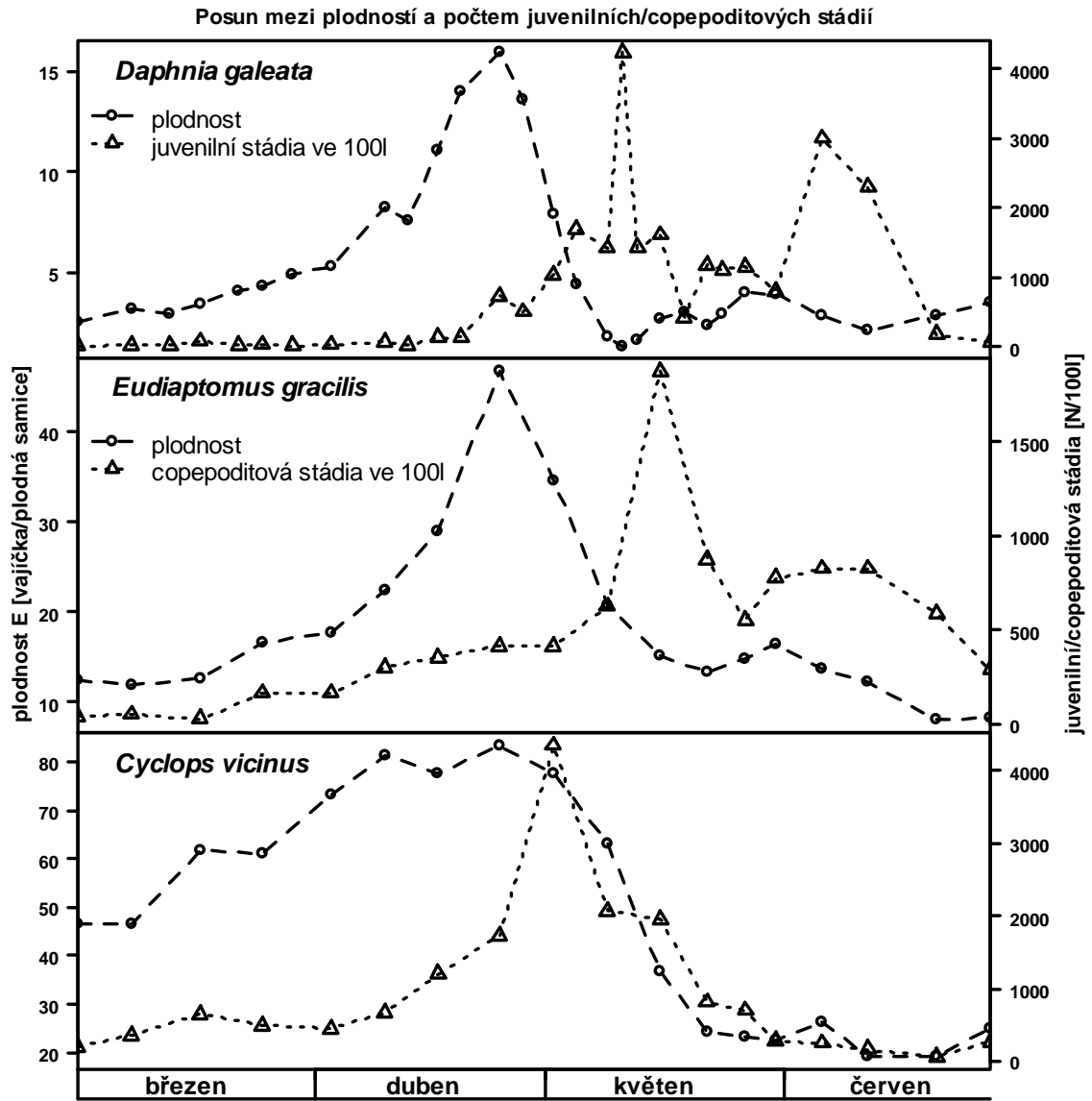
Graf 4. Dynamika a struktura populaci *D. galeata* a *E. gracilis* (ve 100l)

### 4.1.3 Abundance *C. vicinus*



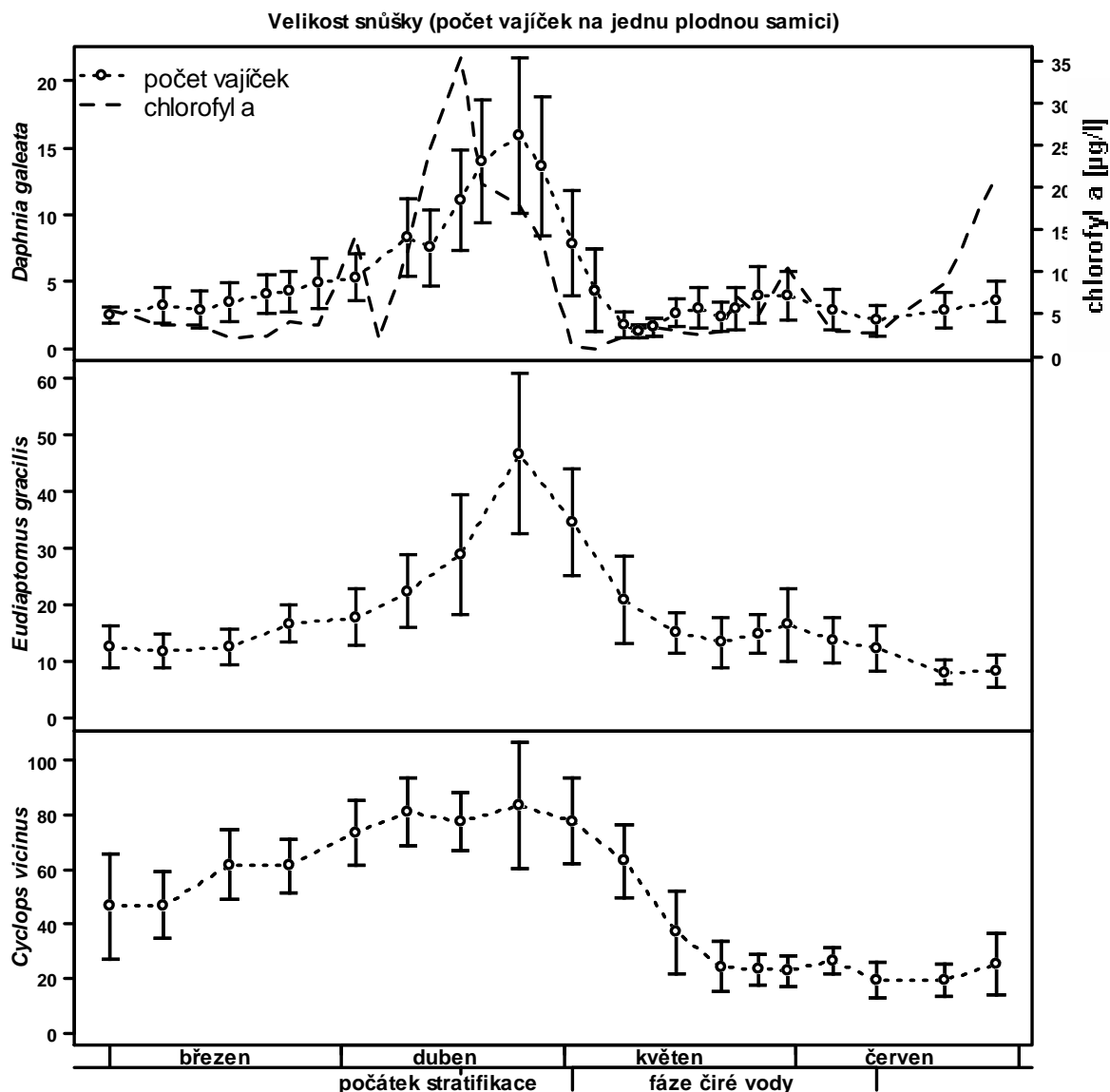
Graf 5. Dynamika a struktura populace *C. vicinus*

Struktura populace *C. vicinus* (Graf 5) je naprosto odlišná od struktury populací předchozích druhů. Tento rozdíl je podmíněn odlišnou životní strategií a jinými zdroji potravy. Úhelným kamenem životního cyklu *C. vicinus* jsou čtvrtá a pátá copepoditová stádia. Ta přečkávají v diapauze nepříznivé období. Diapauza je řízena fotoperiodou (Dusart a Defaye, 1995). Za příznivých podmínek vyplouvají ze sedimentu do vodního sloupce, poté dokončí vývoj, rozmnoží se a po skončení příznivého období se čtvrtá a pátá copepoditová stádia ukládají do diapauzy. Dynamika *C. vicinus* je proto charakteristická bouřlivým vývojem a absencí sfázování mezi vrcholem početnosti dospělců, vrcholem početnosti copepoditových stádií a maximální plodností (Graf 6).



Graf 6. Posun vrcholu četnosti juvenilních stádií proti maximální plodnosti.

## 4.2 Sezónní dynamika plodnosti



Graf 7. Průběh velikosti snůšky.

### 4.2.1 Plodnost *Daphnia galeata*

Plodnost *D. galeata* je přímo ovlivněna hustotou řas. Na grafu 7 je viditelná podobnost dynamiky *chlorofylu a* s plodností. Je zřetelný fázový, v čase se měnící, posun, který zhruba odpovídá jedné polovině délky  $D_e$  (embryonální development time).

Plodnost *D. galeata* plynule roste od začátku sezóny až k počátku fáze čiré vody. Na počátku fáze čiré vody plodnost vrcholí hodnotami kolem šestnácti vajíček na plodnou samici. Poté dochází k prudké změně tendence a plodnost klesá. Během dvou týdnů klesá na pouhá dvě vajíčka na jednu plodnou samici. Do konce června kolísá počet vajíček jedné samice kolem dvou až tří.

#### **4.2.2 Plodnost *Eudiaptomus gracilis***

Průběh plodností *E. gracilis* je podobný jako průběh plodností *D. galeata*. Vykazuje plynulý nárůst od počátku března, do konce dubna, tedy k počátku fáze čiré vody. Hodnoty na počátku března se pohybují kolem dvanácti vajíček na plodnou samici, za dva měsíce vzrostou na počty blížíící se padesáti vajíčkům na jednu plodnou samici. Na vrcholu se průběh plodnosti láme. Následuje dva týdny trvající pokles na patnáct vajíček na plodnou samici. Počátkem června vytváří plodnost *E. gracilis* jedno zanedbatelné lokální maximum, které je významné pouze tím, že podobný jev na svém sestupu je patrný i u druhu *D. galeata*. Do konce června plodnost klesne na deset vajíček.

#### **4.2.3 Plodnost *Cyclops vicinus***

Plodnost *C. vicinus* má průběh výrazně odlišný od obou předchozích, filtrujících a nediapausujících druhů. Vzestupná fáze je pozvolnější a méně plynulá. Trvá od počátku března do prvního dubnového týdne a plodnost během ní vzroste z padesáti na osmdesát vajíček na plodnou samici. Její sklon nemá vzrůstající tendenci, spíše naopak. Vrchol nevytváří ostrý předěl, ale více než měsíc trvající období, ve kterém plodnost osciluje kolem osmdesáti vajíček na jednu plodnou samici. Koncem dubna dochází zvolna ke snižování velikosti snůšky. Stejně jako u předchozích druhů má sestupná fáze dvě části. První, strmá část, končí v polovině května lokálním minimem dvaceti dvou vajíček na plodnou samici. Druhý, od předchozího oddělený nezřetelným lokálním maximem, pokles vytváří druhé minimum kolem poloviny června na hodnotě dvaceti vajíček na jednu plodnou samici. Předpokládaná příčina květnové prudké změny v plodnostech je nahrazení přezimující kohorty kohortou nepřezimující.

## 4.3 Sezónní dynamika délek

### 4.3.1 Dynamika délek skořápky plodné samice *Daphnia galeata*

Jarní sezónu můžeme rozdělit z hlediska délky dospělé, plodné samice *D. galeata* v podstatě na dvě části (Graf 8). Na období, ve kterém se průměrná délka plodné samice zvětšuje, a na fázi poklesu. Mezi oběma etapami není zvlášť ostrá hranice. Po většinu jarní sezóny, zhruba do prvního květnového týdne, se průměrná délka jedince zvyšuje. Jedním z důvodů je patrně stoupající teplota epilimnia, která s sebou přináší rychlejší vývoj. Zvíře díky tomu stihne více vyrůst, než se podlehne rybí predaci, případně zahyne jiným způsobem. Víceméně nevýznamná kolísání v růstu průměrné plodné perloočky způsobují změny v dostupnosti potravy. Během jarní sezóny roku 2000 stoupla průměrná délka skořápky od poloviny března do prvního květnového týdne z dvanácti na sedmáct desetin milimetru.

Od poloviny května začíná délka skořápky klesat. Příčinou je sílící rybí predace selektivně zacílená na větší jedince *D. galeata*. Do konce června poklesne průměrná délka plodné samice perloočky na patnáct desetin milimetru.

Délka skořápky plodné samice kolísá v rozsahu 77% střední hodnoty (medián).

### 4.3.2 Dynamika délek hlavohrudi plodné samice *Eudiaptomus gracilis*

Dynamiku délek *E. gracilis* (Graf 8) je možné rozdělit do následujících etap: první lokální minimum, vzestup, vrchol a sestup. První lokální minimum trvá tři týdny v březnu. V jeho průběhu se délka hlavohrudi průměrné plodné samice pohybuje kolem devíti desetin milimetru. Během dubnového vzestupu vzroste délka k jedenácti desetinám milimetru, kterými vrcholí. Poté délka klesá. Koncem června je průměrná délka hlavohrudi pod jedním milimetrem.

V porovnání s *D. galeata* tyto změny ovšem nejsou nijak dramatické. Rozsah délek hlavohrudi plodné samice odpovídá 55% střední hodnoty (medián).

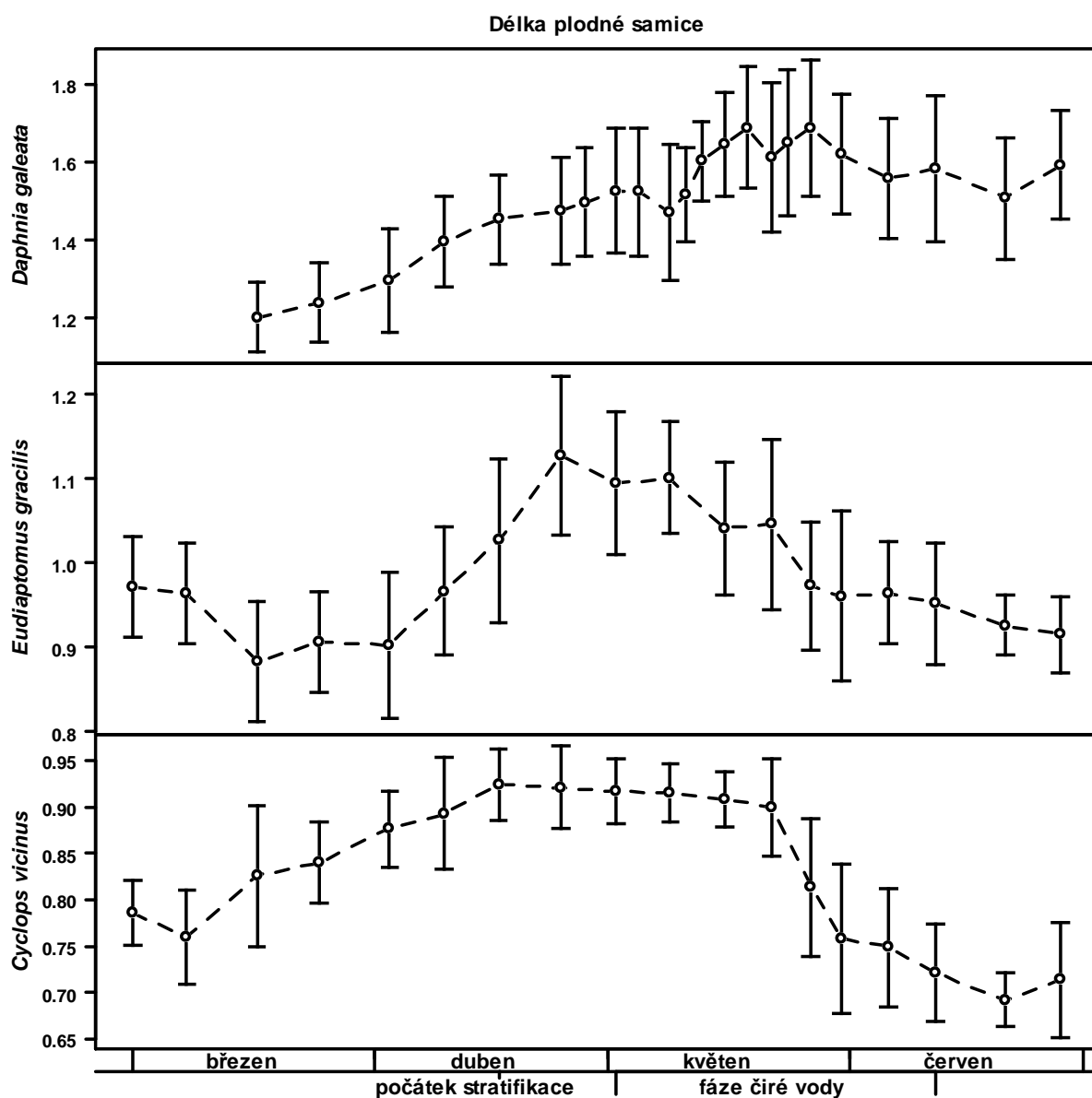
### 4.3.3 Dynamika délek hlavohrudi plodné samice *Cyclops vicinus*

Průběh délek hlavohrudi *C. vicinus* (Graf 8) v průběhu jarní sezóny je nápadně podobný průběhu plodností, pouze se zhruba čtrnáctidenním posunem. Od března do poloviny dubna trvá pozvolný růst, který plynule přechází do měsíc trvající stagnace. Od března průměrná délka hlavohrudi buchanky vzroste ze sedmdesáti pěti na devadesát desetin



milimetru, kterých dosáhne před polovinou dubna. Takto veliké hlavohruďi zůstávají do poloviny května. Poté následuje ostrý přechod ke strmému poklesu, během necelých dvou týdnů klesne délka průměrné hlavohruďi zpět k sedmdesáti pěti milimetrů. V červnu pokles pokračuje zvolna na sedmdesát milimetrů.

Rozsah maximálních výkyvů délek hlavohruďi plodné samice odpovídá 42% střední hodnoty (medián).



Graf 8. Délka skořápky *D.galeata* a hlavohruďi *E.gracilis* a *C. vicinus*

#### 4.4 Závislost plodnosti na potravě

Testování fázového posunu o jednu polovinu doby vývoje embrya mezi plodností a koncentrací *chlorofylu a* vyšlo s průkaznými výsledky pouze u *D. galeata* (Tabulka 4, Graf 1). Oba zbylé druhy nejsou tak pevně vázáni na rostlinnou potravu.

Testování posunu dynamiky plodností proti dynamice koncentrace *chlorofylu a* o  $\frac{1}{2} D_e$ , vychází z předpokladu symetrické věkové distribuce vajíček. Za tohoto předpokladu by byla střední hodnota stáří vajíček rovná  $\frac{1}{2} D_e$ . Tohoto předpokladu nebývá však často dosaženo (Seďa, 1989). Proto je tento test do jisté míry pouhou generalizací.

Nejprůkaznějších hodnot, na hladině významnosti  $p = 8.33E-07$ , bylo dosaženo při konstantním posunu o sedm dní. Tento výsledek je důsledkem použité metody odběru. Vzorky byly totiž odebírány vesměs v pravidelných, týdenních intervalech. Proto extrémní hodnoty pro posun mezi čtyřmi a deseti dny spadly do sousedních měření.

U *D. galeata* byl fázový posun o  $\frac{1}{2} D_e$  prokázán na hladině významnosti  $p = 2.09E-05$ .

U zbývajících dvou druhů nikoliv, důvodem je zmíněná odlišná potravní orientace.

**Tabulka 4. Korelační koeficienty pro porovnání plodnosti *D. galeata* s různě posouvanou koncentrací *chlorofylu a*.**

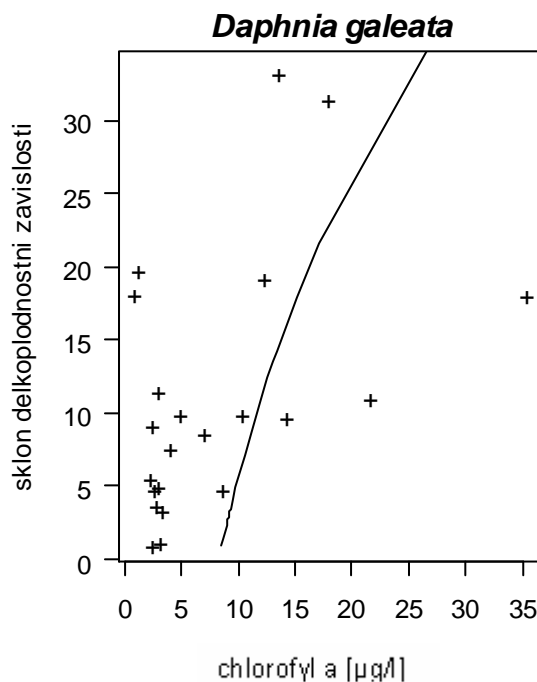
posun	R2	adjusted R2	p-value
0	0.495599	0.45957	0.002336
-De/2	0.655507	0.629007	0.000255
-De.corr/2	0.763192	0.744976	2.09E-05
-De/2; chla z loess	0.473407	0.435793	0.003216
-7	0.832675	0.820723	8.33E-07

## 4.5 Analýza délkoplodnostní závislosti

Grafy 7, 8, 9, 10, 11 jsou shrnuty v příloze 1.

### 4.5.1 *Daphnia galeata*

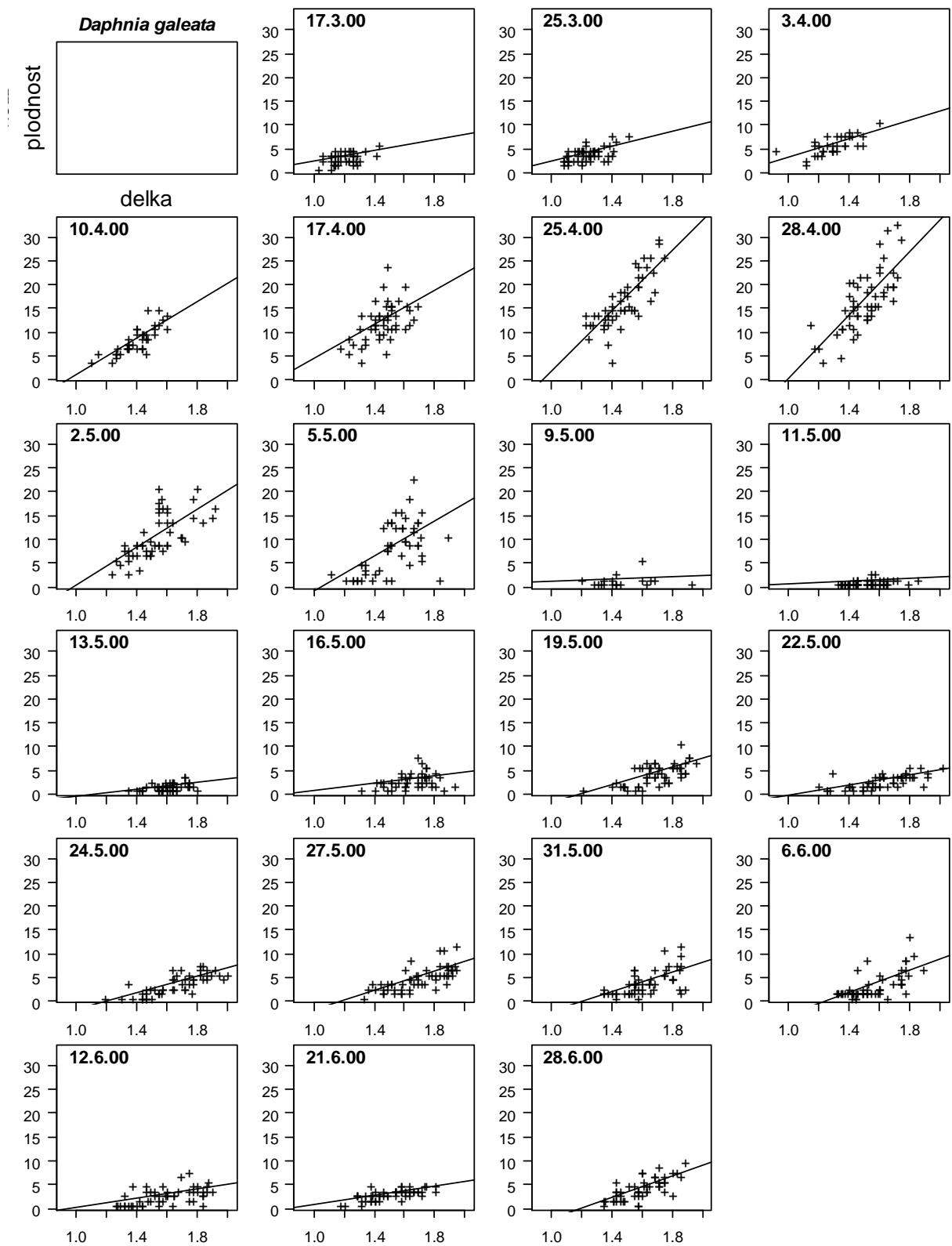
Délka průměrného plodného jedince *D. galeata* v průběhu jarní části sezóny roste. Koncem května se tendence zvolna mění a délka začíná klesat. Důvodem poklesu délek je pravděpodobně vliv rybí predace, selektivně zaměřené na velké jedince. Plodnost naproti tomu zhruba kopíruje koncentraci *chlorofylu a*, exponenciálně roste, vrcholí po začátku stratifikace a klesá směrem k fázi čiré vody. Plodnost odpovídá zhruba přírůstku čtrnácti vajíček na milimetr délky skořápky (průměr sklonu lineární regrese vážený upraveným koeficientem determinace). Sklon je průkazně korelován ( $p=0.033$ ) s koncentrací *chlorofylu a*.



Těsnost závislosti roste, zároveň se sklonem, od začátku sezóny (Graf 9, Tabulka 7). Počátkem května začíná strmě klesat s nadcházející fází čiré vody. V průběhu celé fáze čiré vody se o délkoplodnostní závislosti u *D. galeata* prakticky nedá hovořit. Sklon regresní přímky se blíží nule a lineární regresní závislost je vesměs neprůkazná. Tento stav odráží silnou závislost plodnosti perlooček na potravě, tedy na řasách, reprezentovaných v této práci *chlorofylem a*. Jeho nízká koncentrace se projevuje mizivou plodností perlooček. Jinak těsná závislost plodnosti na délce je tedy silně limitována dostupností potravy. Sklon i těsnost koncem května lehce vzrostou, s drobným vrcholem řas. Těsnost závislosti je srovnatelná s hodnotami z jarního vrcholu řas, její sklon je však proti těmto hodnotám zhruba čtvrtinový. Tento jev je podmíněn jednak trvajícím limitací plodnosti potravou a jednak rostoucím vlivem velikostně selektivní rybí predace. Velikostně specifický predační tlak zaměřený na velké, tedy i plodné jedince, se projevuje jak snížením střední hodnoty délky jedince, tak i plodnosti.

U *D. galeata* byla tedy zaznamenána silná korelace mezi plodností a délkou, prokazatelná za optimálních a suboptimálních potravních podmínek. Její sklon není pevný, odráží se

v něm potravní poměry. Není vyloučeno, že výsledky byly druhotně zkresleny selektivní rybí predací.



Graf 9. Délkoplodnostní závislost *D. galeata* v čase

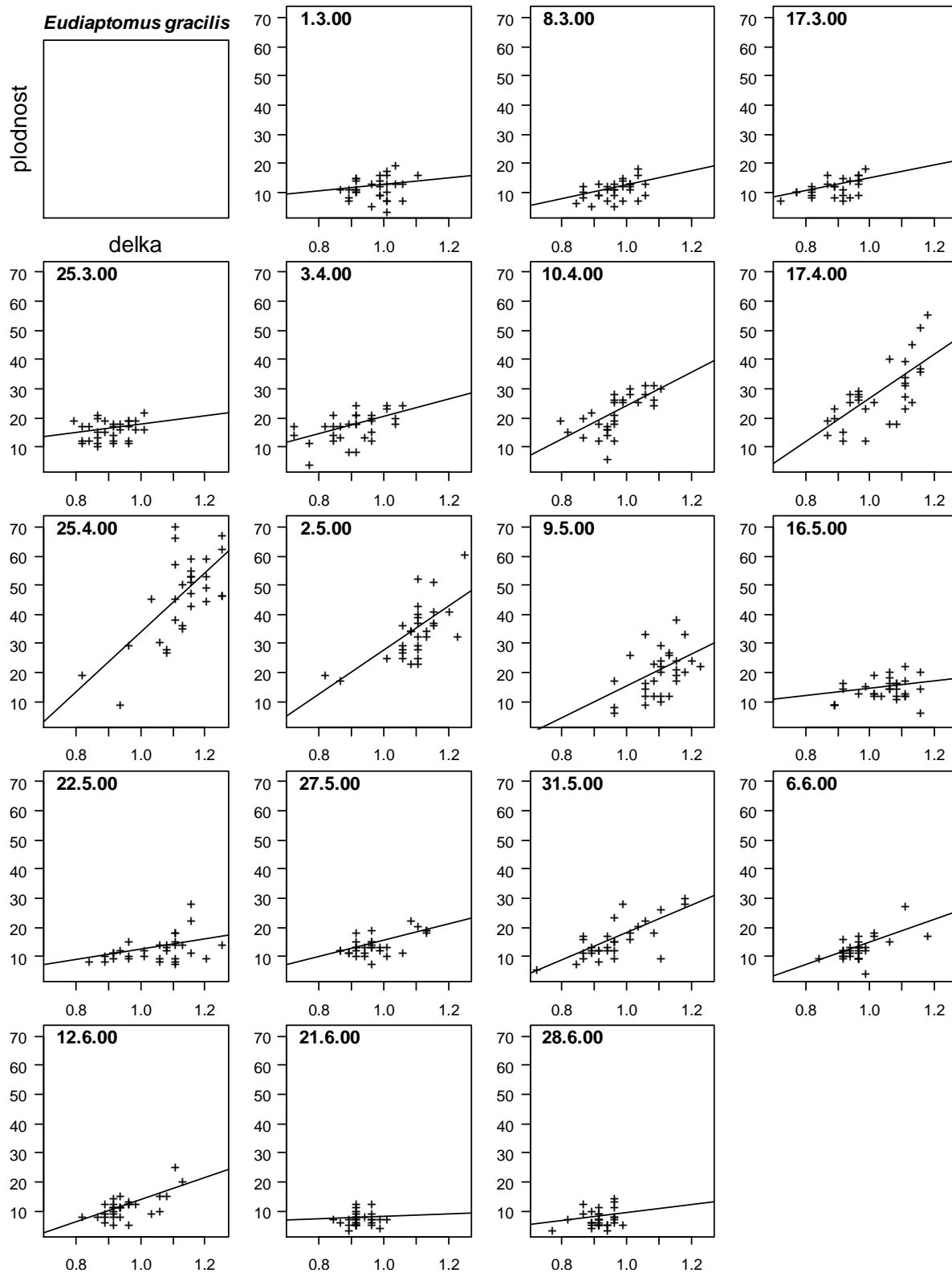
#### 4.5.2 *Eudiaptomus gracilis*

Plodnost *E. gracilis* má průběh téměř totožný s průběhem plodností *D. galeata*, exponenciálně vzrůstá k jarnímu vrcholu řas, poté strmě klesá k fázi čiré vody (Graf 10, Tabulka 7). Naproti tomu střední hodnoty délky plodné samice prochází vývojem odlišným. Jejich pokles začíná takřka okamžitě s poklesem koncentrace *chlorofylu a* k fázi čiré vody, tedy o měsíc dříve než u *D. galeata*.

Těsnost délkoplodnostních závislostí je u *E. gracilis* volnější o několik řádů než u *D. galeata*. Závislost se průkazně projevila mezi počátkem dubna a počátkem května. S nástupem fáze čiré vody se závislost ztrácí a projevuje se až ve třech týdnech mezi koncem května a polovinou června. V podstatě probíhá víceméně paralelně s její analogií u *D. galeata*. Vezmeme-li v potaz pouze měření s průkaznou závislostí, její sklon méně varíruje než u perlooček. To může být jednak důsledkem delšího vývoje a tím menší pružnosti v reakci na změnu ve vlastnostech prostředí, nebo menším vlivem velikostně specifické predace, případně kombinací obou faktorů. Vliv koncentrace *chlorofylu a* na sklon závislosti nebyl prokázán. Průměrný sklon vážený upraveným koeficientem determinace odpovídá přírůstku 51.8 vajíček na 1mm délky hlavohruď.

Jak je výše zmíněno, změny v parametrech délkoplodnostní závislosti *E. gracilis* probíhají paralelně se svými analogiemi u *D. galeata*. Tato podobnost je zapříčiněna vazbou obou druhů, jakožto filtrátorů, na zdroje potravy, které, nejsou-li totožné, jsou mezi sebou alespoň úzce korelované. Její těsnost tedy roste s množstvím řas a klesá k fázi čiré vody, v jejímž průběhu krátce vzroste s malým vrcholkem řas.

Délkoplodnostní závislost u *E. gracilis* tedy prochází podobným vývojem jako délkoplodnostní závislost u *D. galeata*, je však volnější a méně varíruje pod tlaky prostředí. Volnější je proto, že *E. gracilis* prochází ukončeným vývojem, má konečný počet instarů, může proto na vliv změn v prostředí odpovídat pouze změnami plodnosti, ne však změnami tělesných rozměrů, na rozdíl od *D. galeata*, která nemá počet instarů pevně daný, roste v podstatě dokud žije.



Graf 10. Délkoplnostní závislost *E. gracilis* v čase

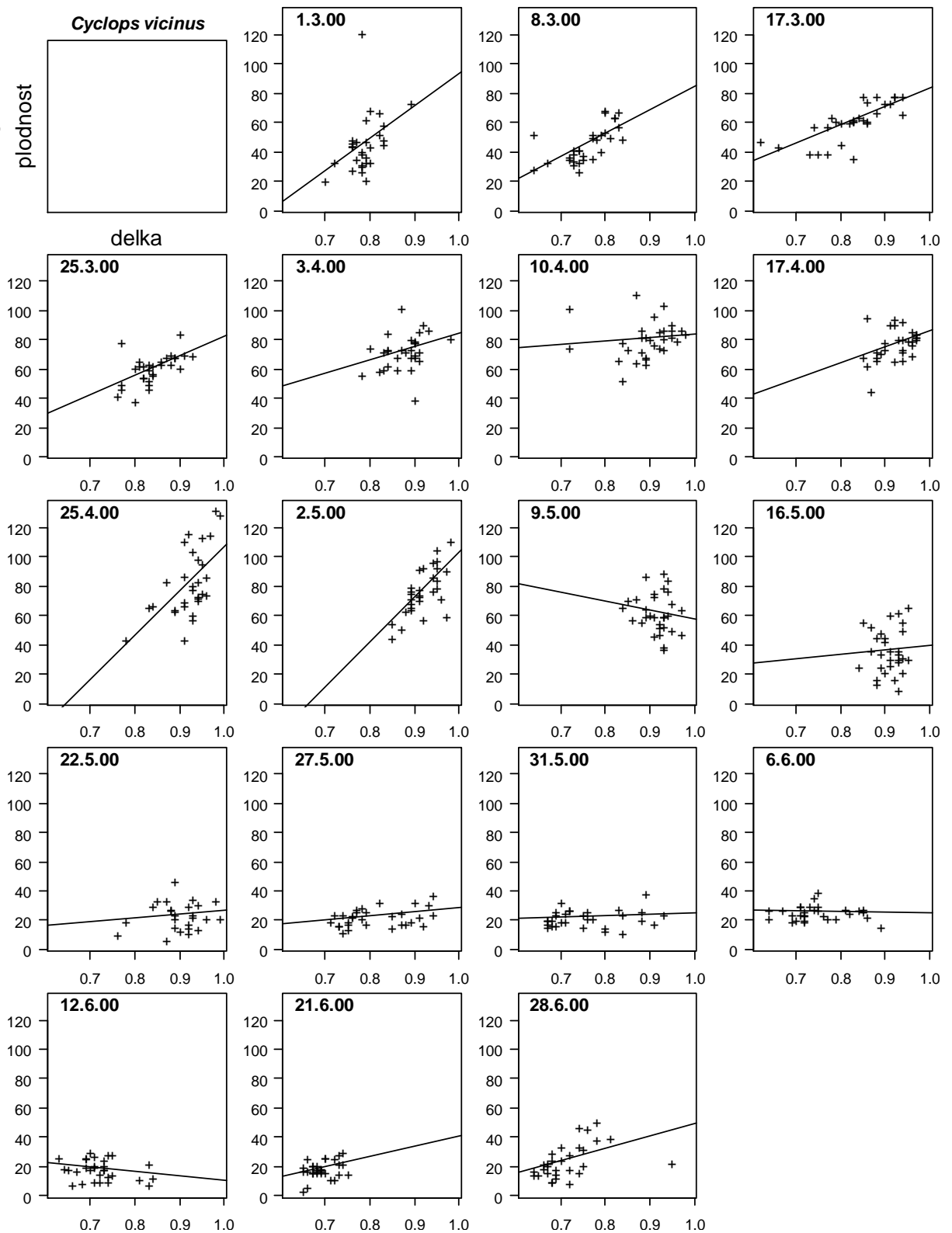
### 4.5.3 *Cyclops vicinus*

*C. vicinus* reprezentuje podstatně odlišnou ekologickou i potravní strategii než předchozí dva filtrující druhy. To dokládají i odlišnosti v délkoplodnostních závislostech. Průměrná délka plodné samice zvolna vzrůstá až k vývoji stratifikace, poté vytváří dlouhý plochý vrchol a ke konci května, tedy v druhé půli fáze čiré vody strmě klesá (Graf 11, Tabulka 7). Tato změna velikosti časově odpovídá nárůstu četností dospělců ve vodním sloupci, je tedy způsobena nástupem nové kohorty menších jedinců. Podobným průběhem procházejí i plodnosti, s tím rozdílem, že změny jsou ještě plynulejší. Plodnosti se zvyšují od začátku sezóny, v průběhu dubna se tendence postupně mění na klesající. Pokles trvá větší část května a poté se zlehka ustaluje.

Délkoplodnostní závislosti u *C. vicinus*, vycházejí nejvolněji ze všech tří srovnávaných druhů. Statisticky průkazně vycházejí především v počátku sezóny, v období pozvolného růstu, tedy do počátku dubna. Po měsíční fázi nesignifikantní délkoplodnostní závislosti se opět ukazuje průkazná závislost v počátcích poklesu plodností a délek. Průměrný sklon vážený upraveným koeficientem determinace odpovídá přírůstku 182.8 vajíček na 1mm délky hlavohruď plodné samice.

Délkoplodnostní závislosti u *C. vicinus* jsou zkresleny jedinci vyvinutými z přezimujících copepoditových stádií. Ta vyplouvají počátkem sezóny ze sedimentů, ve kterých přezimovala v diapauze, a vytváří mohutný vrcholek *C. vicinus* hned z počátku sezóny. Populace *C. vicinus* je tedy složena ze dvou kohort, přezimující a nepřezimující, které byly ovlivněny rozdílnými podmínkami. Proto jsou délkoplodnostní vztahy variabilnější než u dvou předchozích druhů. Graf (12) ilustruje vliv dospívajících copepoditových stádií na změnu délky průměrné plodné samice.

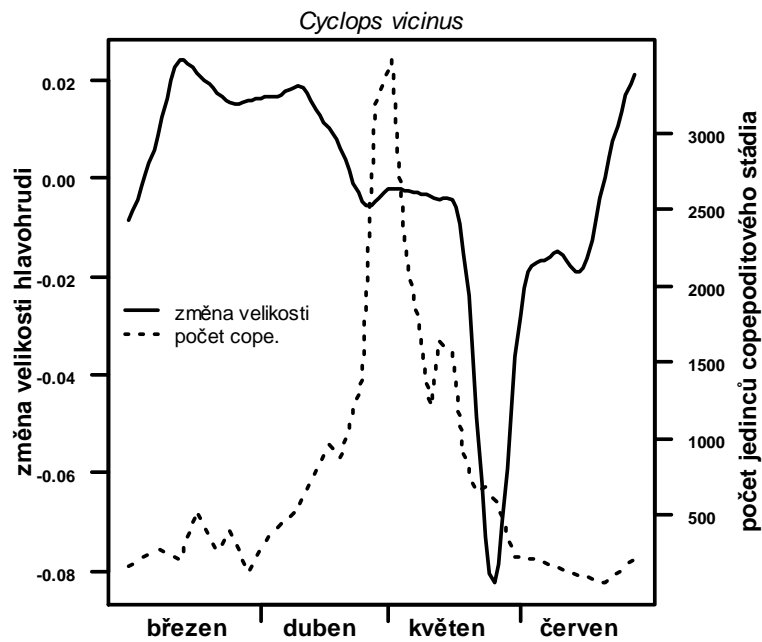
Průběh plodností ani délek není vzhledem ke dravému způsobu života *C. vicinus* přímo ovlivněn koncentrací řas.



Graf 11. Délkoplodnostní závislost *C. vicinus* v čase



### Změna velikosti a počtu jedinců copepoditového stádia



Graf 12: znázorňuje změnu velikosti hlavohrudí plodné samice *C. vicinus* za pět dní a počet copepoditových stádií ve vodním sloupci. Změny dosahují vesměs záporných hodnot, posun mezi největším zmenšením a vrcholem copepoditových stádií je možno nterpretovat jako čas vývoje copepoditového stádia.

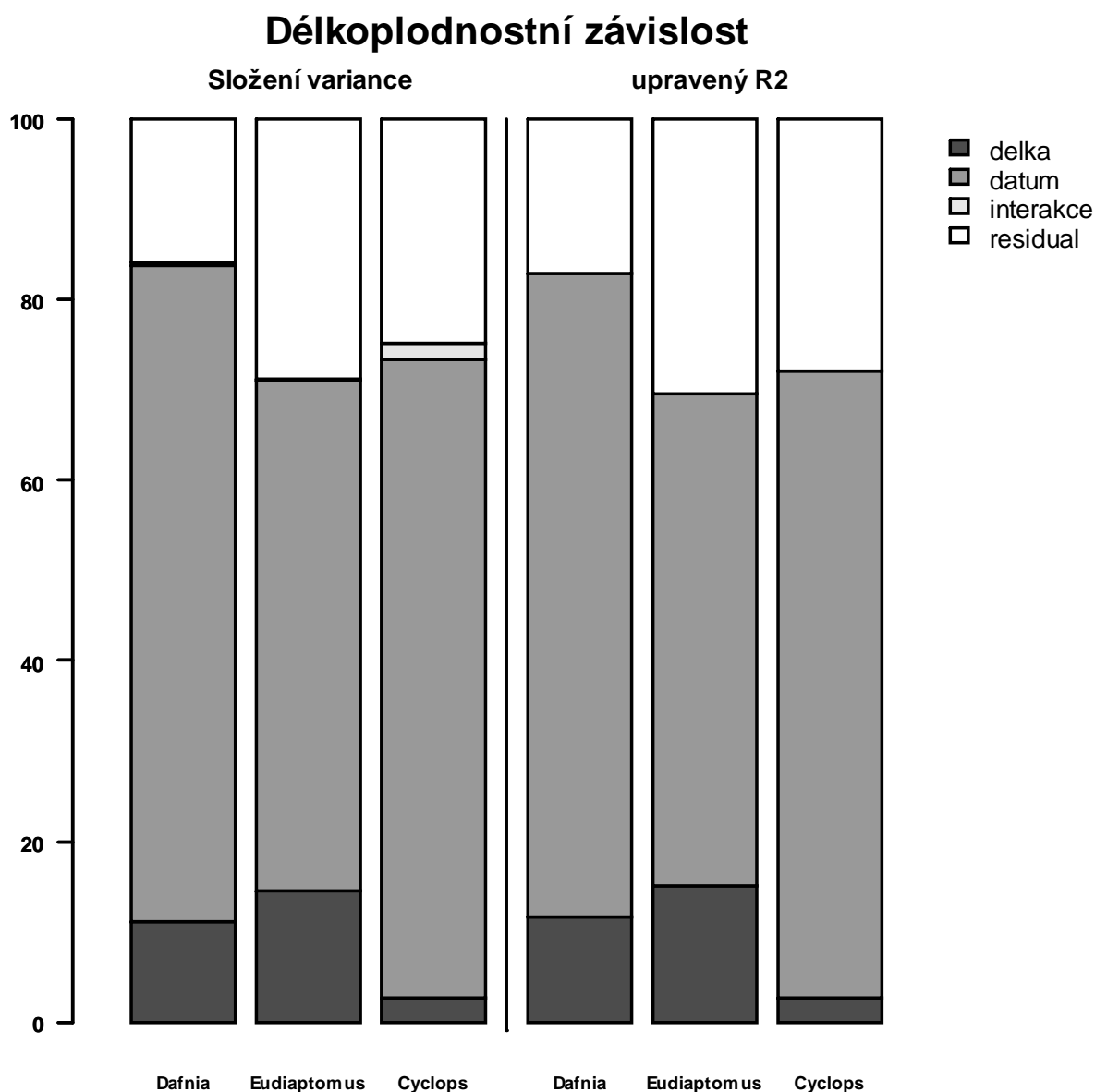
#### 4.5.4 Srovnání druhů

Z grafu 13 a tabulek 5 a 6 jsou patrné rozdíly mezi třemi srovnávanými druhy co se týče délkoplodnostní závislosti a jejich změn v čase. Není možné srovnávat podíl variability vysvětlené délkou a datem pro jeden druh, protože se jedná o model se smíšenými efekty. Délka je faktor s pevným, datum s náhodným efektem.

K dispozici mám výsledky z dvou rozdílných postupů, z počítání variančních komponent podle (Quinn a Keough, 2002) a upravený koeficient determinace. Oba postupy odhadu vysvětlené variability byly založeny na výsledcích ANOVA typu II z package car programu R.

Graf 13 naznačuje nejvyšší podíl vysvětlené variability u *D. galeata*. To je vysvětlitelné již zmíněným neukončeným vývojem a tudíž i vyšší flexibilitou vůči vlivům okolí. *D. galeata* má kromě toho nejrychlejší vývoj a tím snížený vliv zhoršení podmínek. Zhorší-li se podmínky, tak zvířata, která vyrostla za optimálních podmínek a jsou tudíž velká, sníží svoji plodnost, která proto není úměrná jejich délce.

Nejvyšší podíl variability vysvětlené délkou jsem zaznamenal u *E. gracilis*, který má zároveň nejmenší podíl variability vysvětlen datem. Vysvětlená variabilita délkoplodnostní závislosti v čase *C. vicinus* je nepatrně vyšší než u *E. gracilis*, na rozdíl od vznášivky však z ní variabilita vysvětlená délkou tvoří jen mizivou část. Plodnost *C. vicinus* tedy varýruje mezi vzorky více než u *E. gracilis*, ale je méně korelovaná s délkou.



Graf 13. Sloupkový graf s vynesenými variačními komponenty ANOVA typu II a upravený koeficient determinace.

**Tabulka 5. Upravený koeficient determinace (adjusted R square) modelu délkoplnostní závislosti v čase.**

	<i>Daphnia</i>	<i>Cyclops</i>	<i>Eudiaptomus</i>
délka	0.116204	0.027248	0.150267
datum	0.712628	0.693729	0.545543
residuál	0.171168	0.279023	0.304191

**Tabulka 6. Variační komponenty modelu délkoplnostní závislosti v čase.**

	<i>Daphnia</i>	<i>Cyclops</i>	<i>Eudiaptomus</i>
délka	11.13540797	2.614586671	14.58202699
datum	72.63784899	70.76369428	56.47661002
interakce	0.270079169	1.782596762	0.10548441
residuál	15.95666387	24.83912228	28.83587859

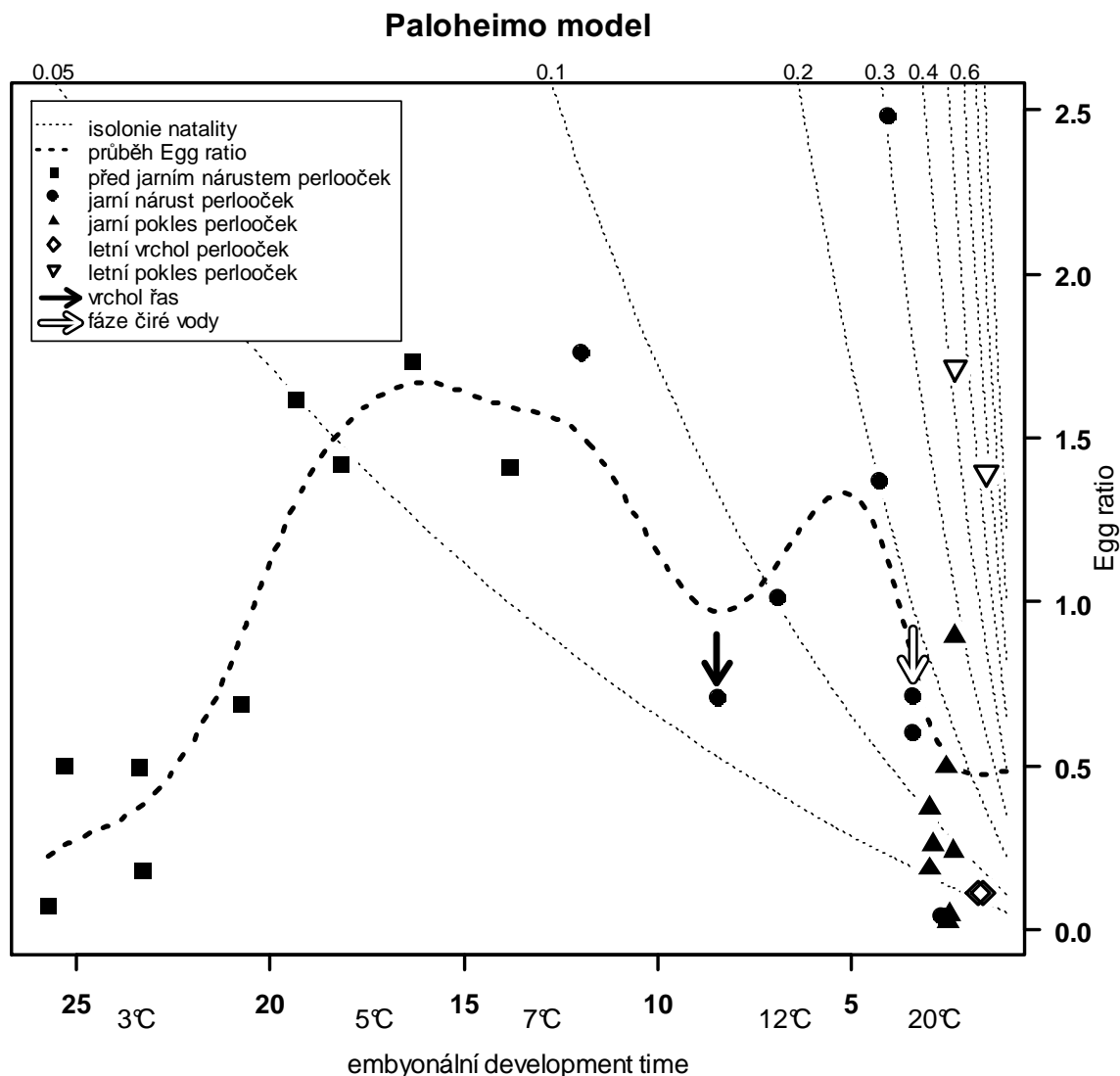
**Tabulka 7. Regresní koeficienty délkoplnostních vztahů.**

	<i>Daphnia galeata</i>			<i>Eudiaptomus gracilis</i>			<i>Cyclops vicinus</i>		
	adj.R2	p-value	sklon	adj.R2	p-value	sklon	adj.R2	p-value	sklon
01.03	NA	NA	NA	-0.01	3.72E-01	10.6	0.13	2.78E-02	221.92
08.03	NA	NA	NA	0.18	1.22E-02	24.13	0.43	5.15E-05	159.31
17.03	0.16	6.50E-03	5.73	0.22	9.81E-03	21.96	0.54	2.60E-06	125.56
25.03	0.32	1.18E-05	7.77	0.03	1.84E-01	14.15	0.32	7.02E-04	133.21
03.04	0.47	7.14E-06	9.91	0.23	3.92E-03	29.16	0.07	8.78E-02	90.88
10.04	0.64	6.15E-10	19.38	0.41	7.59E-05	56.26	-0.02	5.39E-01	24.16
17.04	0.27	6.38E-05	18.16	0.47	1.81E-05	75.35	0.12	3.47E-02	109.27
25.04	0.61	1.05E-11	31.55	0.44	3.92E-05	101.8	0.32	6.62E-04	305.42
28.04	0.55	1.36E-10	33.43	NA	NA	NA	NA	NA	NA
02.05	0.46	3.38E-08	19.96	0.42	5.73E-05	75.21	0.44	3.83E-05	306.65
05.05	0.31	1.77E-05	18.34	NA	NA	NA	NA	NA	NA
09.05	-0.03	5.02E-01	1.15	0.18	1.05E-02	54.2	-0.01	4.45E-01	-60.13
11.05	0.07	3.63E-02	1.4	NA	NA	NA	NA	NA	NA
13.05	0.17	1.50E-03	3.58	NA	NA	NA	NA	NA	NA
16.05	0.08	3.24E-02	3.86	0.05	1.30E-01	12.78	-0.03	7.48E-01	31.74
19.05	0.42	1.91E-07	9.24	NA	NA	NA	NA	NA	NA
22.05	0.45	5.89E-08	5.22	0.15	1.93E-02	18.38	-0.02	5.01E-01	24.7
24.05	0.59	3.50E-11	8.78	NA	NA	NA	NA	NA	NA
27.05	0.51	8.87E-10	10.07	0.33	4.83E-04	27.18	0.1	5.05E-02	28.6
31.05	0.36	1.54E-06	10.18	0.51	6.06E-06	46.51	-0.01	4.22E-01	10.69
06.06	0.43	3.34E-08	11.68	0.33	4.53E-04	38.34	-0.03	7.56E-01	-4.53
12.06	0.28	3.71E-05	4.96	0.44	4.29E-05	38.03	0.02	2.11E-01	-29.68
21.06	0.48	1.68E-08	4.9	-0.03	7.05E-01	4.31	0.08	6.68E-02	68.75
28.06	0.49	8.11E-09	11.26	0.02	2.27E-01	14.15	0.19	9.11E-03	85.56

## 4.6 Okamžitá natalita

### 4.6.1 Paloheimo model

Graf 14 názorně prezentuje vliv  $D_e$  a  $E$  na natalitu v průběhu jarní sezóny.



Graf 14. Vliv  $E$  a  $D_e$  na natalitu.

Při teplotách nižších než  $7^{\circ}\text{C}$  je natalita nízká, bez ohledu na  $E$ . Stratifikace se vytvářela při teplotách okolo  $7^{\circ}\text{C}$ . Populace *D. galeata* proto strmě roste až po stratifikaci. Nárůst  $E$  po stratifikaci je pravděpodobně výsledkem nízkého podílu juvenilních stádií ve vodním sloupci (Graf 4). Po stratifikaci roste natalita rychleji, díky kratšímu  $D_e$ .  $E$  však klesá navzdory zvyšující se plodnosti (Graf 6), vzhledem k rostoucímu podílu juvenilních (a tudíž neplodných) stádií v populaci. Kolem vrcholu řas se vytváří lokální minimum natality. K fázi čiré vody natalita znovu vzrůstá, díky rostoucí teplotě se strmě zvyšuje s  $E$ .

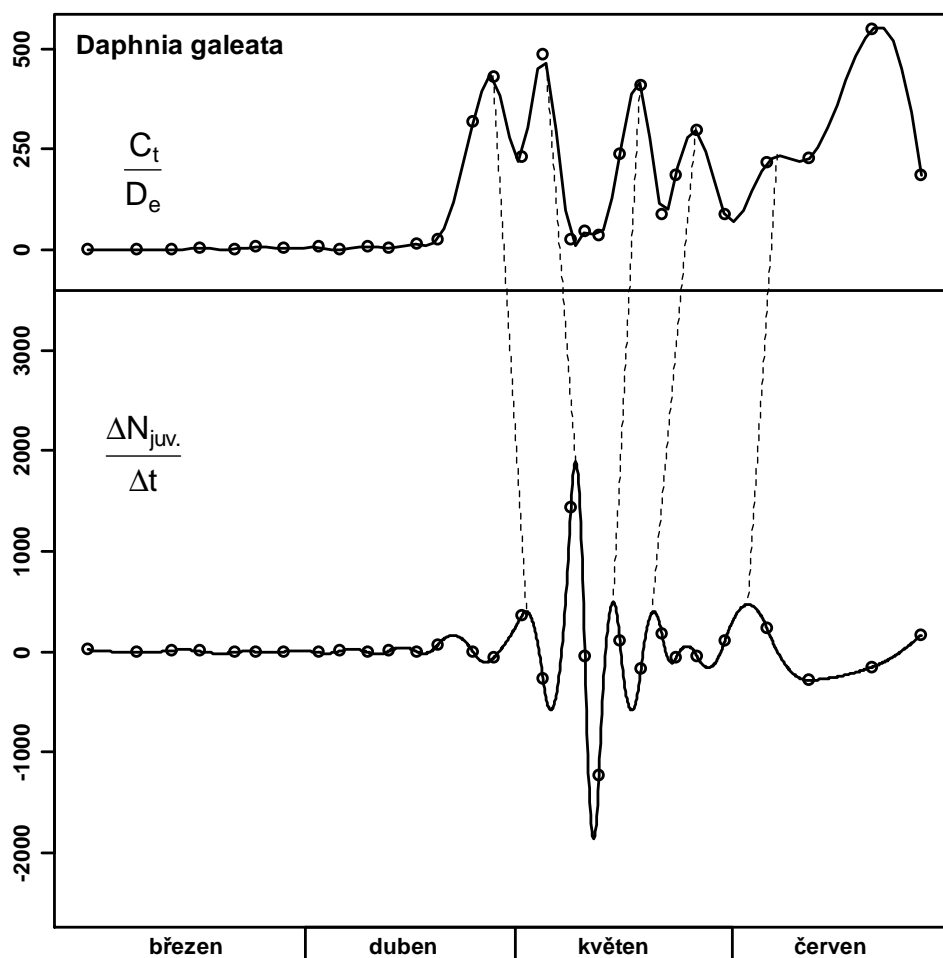
S fází čiré vody přichází pokles plodností a snížení natalit. Pokles natalit pokračuje k lokálnímu maximu *D. galeata*. Vzhledem k tomu, že vrcholy populace jsou tvořeny z větší části juvenilními stádii (Graf 4) a vzhledem k malým snůškám v létě (Graf 6), vzniká počátkem června další minimum natalit *D. galeata*. Úbytek juvenilních stádií, při poklesu hustoty populace koncem června, spolu s rychlým vývojem vytváří maximum odhadnuté natality.

## 5 Diskuze

### 5.1 Průběh abundancí

#### 5.1.1 Abundance *D. galeata*

Sezónní dynamika *D. galeata* zjevně kopíruje průběh koncentrace *chlorofylu a*, se zpožděním odráží vrchol řas i fázi čiré vody (Graf 3). Rychlost růstu populace v podstatě odráží kombinaci mnoha faktorů. Mezi vlivy s vysokou váhou patří bezesporu okamžitá natalita  $b$  (instantaneous birth rate). Podle modelů paloheimovského typu je  $b$  kombinací počtu vajíček na jedince  $E$  (Egg ratio) a doby vývoje vajíček  $D_e$  (embryonic development time). Vliv zmíněných faktorů na natalitu popisuje paloheimův model (Graf 14) (Paloheimo, 1974; Lynch, 1982; Sed'a, 1989), nebo edmondsonovský model (Edmondson, 1960, 1972; Dodson, 1991; Lynch, 1982).



Graf 15. Vliv rychlost líhnutí na změny počtu juvenilních stádií *D. galeata*.

Dalšími významnými vlivy jsou: velikost snůšky (počet vajíček na plodnou samici), korelovaná s potravou, proporce plodných samic ze všech dospělců a poměr počtu dospělců k juvenilním stádiím. Neméně důležitá pro charakter změn velikosti populace je mortalita, která u *D. galeata* souvisí zejména s predačním tlakem ryb. Predační tlak ryb je závislý na rychlosti metabolismu ryb, která roste s teplotou Sed'a (1989).

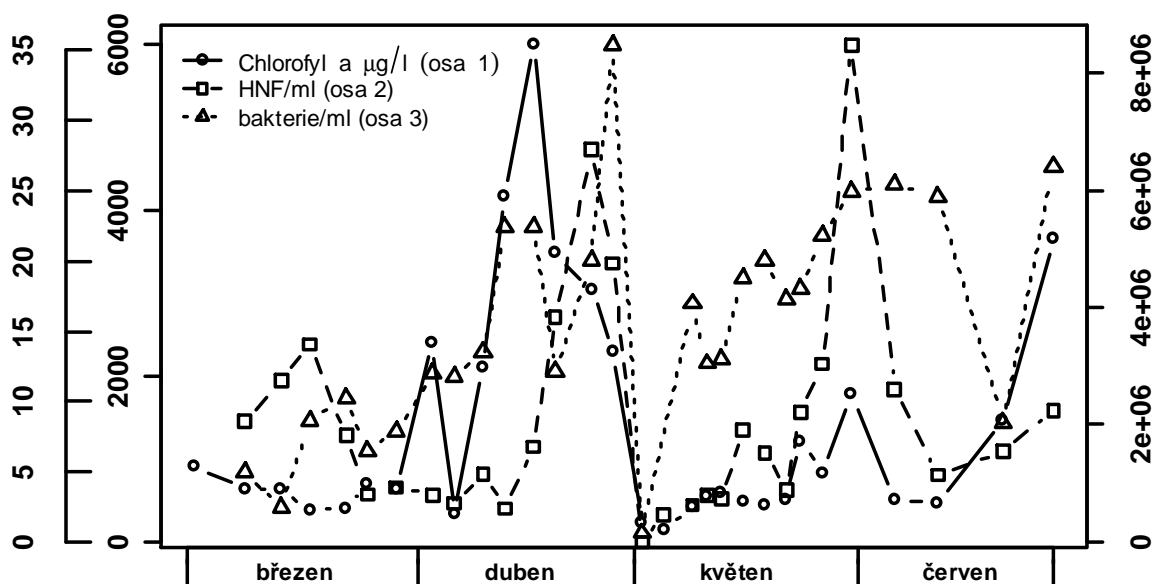
Graf 15 znázorňuje průběh rychlosti líhnutí vajíček, vyjádřený jako počet nově vylíhnutých juvenilních stádií za jeden den, ve stech litrech a její eventuální spojitost se změnou počtu juvenilních stádií. Předpokladem pro správný odhad rychlosti líhnutí je rovnoměrné věková rozložení vajíček. Nedodržení tohoto předpokladu by mohlo vysvětlit rozdíly ve sfázování vrcholů obou průběhů.

Charakteristickým znakem průběhu abundance perlooček je nástup na strmý vzrůst zároveň s počátkem stratifikace. Podobná souvislost je známá i z chladnějších podmínek (maximální teplota 14°C) severonorských jezer (Primicerio a Klemetsen, 1999).

Stejně jako u *D. hyalina* Mason a Abdul-Hussein (1991), jsem zaznamenal negativní korelaci mezi hustotou populace a podílem plodných samic ze všech dospělců. ( $p = 2.3E-5$ ,  $R^2 = 0.49$ ).

### 5.1.2 Abundance *E. gracilis*

Abundance *E. gracilis* je, co do maximálních počtů, ať už juvenilních stádií, nebo celkových četností v průběhu jarní části sezóny zhruba poloviční vzhledem k *C. vicinus* i *D. galeata*. Její průběh je ve srovnání s exponenciálním nárůstem a následným poklesem obou výše zmíněných druhů relativně pozvolný. Přesto, že se jedná o filtrátora, podobně jako *D. galeata*, potravní záběr *E. gracilis* je širší. Krom řas tvoří potravu zejména bakterie, heterotrofní nanoflageláti (dále HNF) a také detritus (Šorf, 2007).



Graf 16. Porovnání dynamiky vybraných potravních zdrojů *D. galeata* a *E. gracilis*.

Nepředpokládám však, že by rozdíl v dynamice byl podmíněn pouze rozdílnými potravními podmínkami, neboť všechny drobné planktonní, rychle rostoucí organismy jsou mezi sebou korelovány a mají vesměs podobný průběh (Graf 16). U všech je zřetelné první jarní maximum mezi polovinou a koncem dubna. U řas i HNF je v květnu zřetelná fáze čiré vody, ačkoliv HNF vytváří už na přelomu května s červnem další výrazné maximum. Naproti tomu u bakterií je jarní maximum a pokles k fázi čiré vody jen výkyvem v setrvalém, pozvolném růstu. Podobá-li se něčemu průběh dynamiky *E. gracilis* je to právě průběh početnosti bakterií (Graf 3, Graf 16).

K další příčině odlišnosti růstu *E. gracilis* se dobereme srovnáním počtů vajíček na plodnou samici s plodnostmi *C. vicinus*, proti kterým jsou zhruba poloviční. Podíl copepoditových stádií, ze všech jedinců, je proto nižší než u *C. vicinus*. Dynamika populace je proto méně ovlivněna vlnou copepoditových stádií na konci fáze čiré vody.

*E. gracilis* se v porovnání se zjevným oportunistou *D. galeata*, chová jako K-stratég.

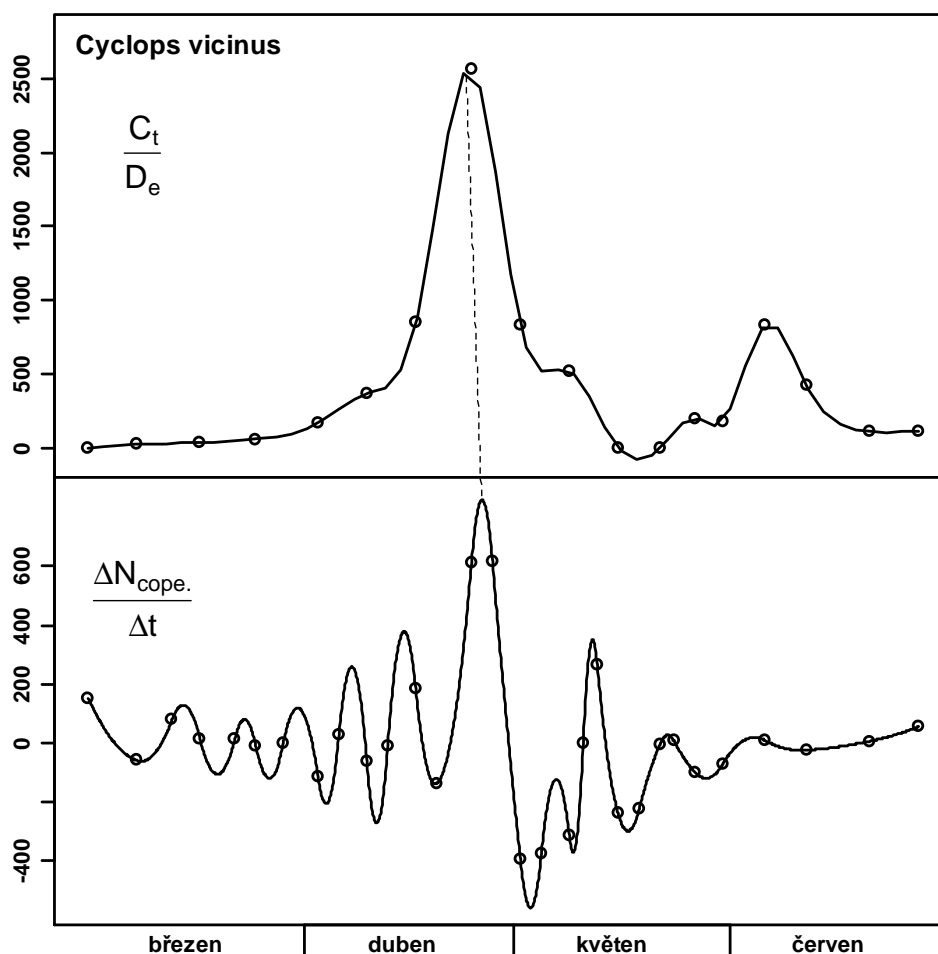
### 5.1.3 Abundance *C. vicinus*

První vrcholek *C. vicinus* je realizován převážně juvenilními stádii. U *C. vicinus* tvoří IV copepoditová stádia základní přezimující formu. Počátkem jarní sezóny diapausující stádia vyplouvají ze sedimentu a vytvářejí první vrchol (Dusart & Defaye, 1995). D. G. George (1976) ve vzorcích z jezera Eglwys Nynydd v Jižním Walesu zaznamenal mezi copepoditovými stádii, které se nacházely v diapauze vysoký podíl (70-80%) samců. Převaha samců na počátku sezóny je způsobena také rychlejším dospíváním samců (George, 1976; Vijverberg, 1977). V souladu s výše zmíněnými zjištěními můžeme pozorovat v průběhu března tři vrcholky samců a v první polovině dubna další, následovaný zvýšením počtu plodných samic. Souvislost mezi samci a plodnými samicemi je zřejmá. Zajímavým faktem je relativně konstantní zastoupení neplodných samic. Podle (George, 1976) se nástup první jarní generace kryje s ústupem generace přezimující složené hlavně z dospělců s malým podílem IV a V copepoditových stádií. Je tedy pravděpodobné, že neplodné samice na počátku března patří k přezimující generaci.

Podle výsledků George (1976) trvá vývoj všech naupliových stádií při teplotě 8.7-14.0 °C 12.5 dne a při teplotě 15.0-18.8 °C 7.5 dne. Na grafu 17 je vyneseno odhad počtu vylíhnutých vajíček za jeden den a rychlost změny počtu juvenilních stádií. Na první pohled jsou z obrázku patrné dvě nesrovnalosti, řádový rozdíl mezi přírůstkem copepoditových stádií a absence posunu odpovídajícímu době vývoje nauplií. Obě je možné vysvětlit synchronizovaným opouštěním vodního sloupce IV copepoditovými stádii



při nástupu do diapauzy. Pokud by tomu tak bylo, potom by copepoditová stádia opouštěla vodní sloupec několikanásobně větší rychlostí, než je rychlost, kterou dospívají nová copepoditová stádia.



Graf 17. Porovnání změny počtu copepoditových stádií *C. vicinus* s odhadem rychlosti líhnutí vajíček ve 100l.

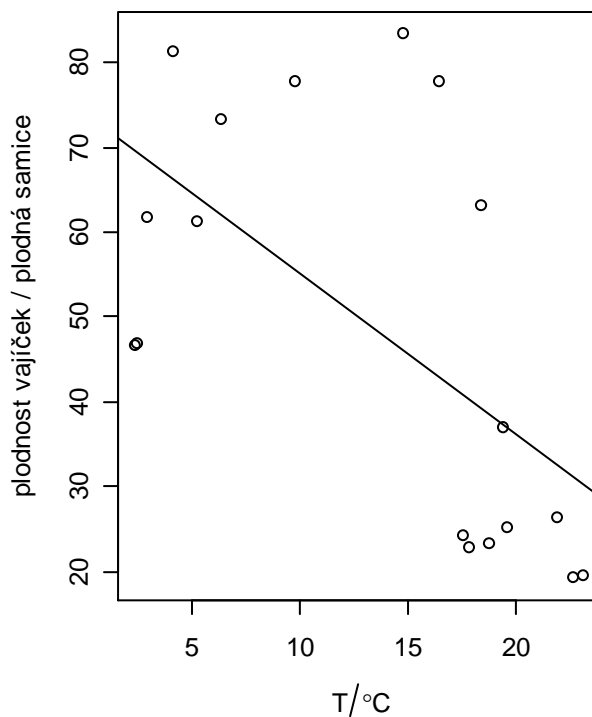
## 5.2 Sezónní dynamika plodnosti

Plodnost *D. galeata* i *E. gracilis* prochází podobným vývojem. Charakteristickým útvarem je jarní vrchol plodnosti mezi počátkem stratifikace a počátkem fáze čiré vody. Pokles plodnosti, který následuje po vrcholu, je způsoben především zhoršením potravních podmínek. U vznášivek rodu *Eudiaptomus* se zhoršení kvality potravy neprojeví prodloužením intervalů mezi snůškami, ale snížením jejich velikostí, počtu vajíček a délkou života (Šorf, 2007).

Dalším vlivem zrychlujícím snižování plodnosti *D. galeata* i *E. gracilis* je zvyšující se predační tlak. U perlooček je prokázána vazba mezi délkou a plodností (Lynch, 1977, Ivanova & Vassilenko, 1987). Za předpokladu pozitivní selekce velkých a tudíž plodných

jedinců perlooček (Mason & Abdul-Hussein, 1991; Sed'a a Kubečka, 1997), klesá plodnost úměrně intenzitě, kterou jsou velcí (plodní) jedinci z populace vyžírání. Perloočky také pod tlakem rybí predace mění svou životní strategii. Snižují svou velikost zároveň s velikostí snůšky (Schwartz, 1984). Snůška u ovigerční samice *E. gracilis* zvyšuje vizuální nápadnost pro rybího predátora (Svensson, 1997).

Mason a Abdul-Hussein (1991) zaznamenali u *D. hyalina* negativní korelaci počtu vajíček (v litru vody) a velikosti snůšky s počtem jedinců, který byl silně korelovaný s biomasou fytoplanktonu a teplotou. Z ve výše zmíněné práci otištěného grafu vyplývá, že korelace s teplotou byla v případě Mason a Abdul-Hussein (1991) způsobena podzimními maximy plodnosti.



**Graf 18. Negativní korelace mezi plodností *C. vicinus* a teplotou**

Průběh plodnosti *C. vicinus* se od výše zmíněných liší. Na rozdíl od předchozích druhů nevytvořil výrazné jarní maximum, ale pozvolným růstem

dosažené a téměř měsíc trvající období vyšších plodností, po kterém následuje relativně strmý sestup, podobně jako u obou předchozích druhů. George (1976) zaznamenal odlišný průběh plodnosti se zimním, případně časně jarním, vrcholem. Podobně odlišný průběh byl zaznamenán u příbuzného druhu *Cyclops sternuus* i v další práci (Elbourn, 1966).

Podle Elgmork (1959) je plodnost negativně korelována s teplotou. Tato závislost průkazně (p-value = 0.00859, při upraveném koeficientu determinace  $R_{adj.} = 32\%$ ) platí i pro data o plodnosti *C. vicinus*.

### 5.3 Sezónní dynamika délek

Mezi charaktery změn délek skořápky/hlavohrudi jednotlivých druhů jsou zřetelné rozdíly. Přesto je zde možné najít určitý jednotící princip pro *E. gracilis* a *C. vicinus*, tedy pro *Copepoda*, pro druhy s ukončeným růstem (Ivanova a Vassilenko, 1987). U obou je určitá podobnost mezi průběhem délky a průběhem plodnosti. V obou případech probíhá vzestupná fáze délky podobně vzestupu plodnosti. U *E. gracilis* je strmá, u *C. vicinus* je

pozvolná. Pokles délky je u obou zhruba o dva týdny posunut za poklesem plodnosti. Příčina je podle mne zřejmá, ač to nemohu podložit žádným důkazem. Předpokládám, že u *E. gracilis* pokles plodnosti, způsobený například zhoršením kvality potravy, přichází rychleji než změna velikosti, která se projeví až po vymření velkých jedinců. U *C. vicinus* je situace podle mého názoru poněkud komplikovanější. Podle George (1976) jsou u *C. vicinus* zřetelně a ostře oddělené generace a délka klesá v teplejších měsících, což zaznamenal i Elgmork (1959). Potom by přelom ve velikosti hlavohrudí mohl být obdobím střídání generací.

Naproti tomu délka skořepiny perloočky vykazuje setrvalou rostoucí tendenci od března téměř do konce května, kdy se začíná projevovat tlak velikostně selektivní rybí predace a nastává období klesající tendence. Za zmínku stojí vyšší variabilita délek u *D. galeata*. Je to pravděpodobně podmíněno neukončeným vývojem perloček (Ivanova a Vassilenko, 1987).

#### 5.4 Závislost plodnosti na potravě

Testování závislosti mezi plodností a o  $\frac{1}{2} D_e$  posunutou koncentrací *chlorofylu a* vyšlo průkazně pouze pro *D. galeata*. U omnivorních vznášivek, případně vyloženě dravých buchanek (Dusart a Defaye, 1995) byl test z pochopitelných důvodů neprůkazný.

Nejprůkazněji vyšel u *D. galeata* posun o sedm dní. Tento výsledek je ovšem důsledkem pravidelného, týdenního, vzorkování. Jako maxima a minima obou srovnávaných průběhů se totiž jeví časy odběrů. Proto ve všech případech, kdy se reálná  $\frac{1}{2} D_e$  pohybovala mezi třemi a deseti dny, dochází k překryvu vrcholů a minim.

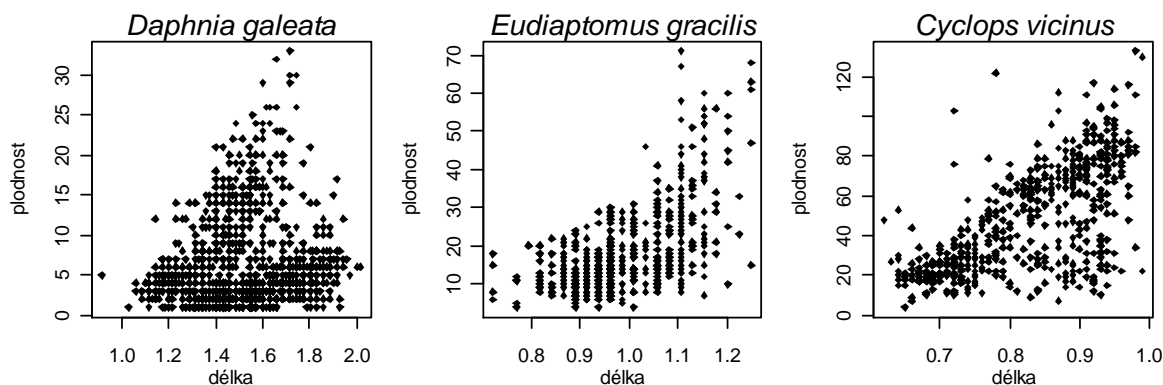
Pominu-li vyloženě zcestný výsledek získaný při posunu o sedm dní, který byl artefaktem metody vzorkování, nejlépe vyšel posun o  $\frac{1}{2}$  upraveného  $D_e$ . Princip úpravy byl založen na myšlence, že  $D_e$  spočtený z teploty v době odběru bude v případě výraznějšího oteplení nadhodnocen. Proto jsem upravený  $D_e$  počítal pomocí smyčky v programu R, která opakovala výpočet  $D_e$  z průměrné teploty od  $t_{-1/2 D_e}$  do  $t_0$  ze spočtené teploty spočetla nové  $D_e$  dokud nebylo dosaženo shody v rámci předdefinované tolerance.

Vyzkoušel jsem dvě metody dopočtení *chlorofylu a* pro  $t_{-1/2 D_e}$ . První z nich je výpočet rychlosti růstu ze dvou sousedních hodnot dopočtení hodnoty z rovnice pro exponenciální růst populace (Rovnice 1). Druhá možnost, kterou jsem vyzkoušel, bylo použití vyhlazovací metody loess (Šmilauer, 2006, 2007). Výsledky s použitím vyhlazovací metody byly méně průkazné, než pro exponenciální růst. Důvodem bylo nejspíš příliš „přísné“ nastavení vyhlazovacích parametrů, tak byla „vyhlazena“ i část variability, která byla pro plodnosti i pro *chlorofyl a* společná.

## 5.5 Analýza délkoplodnostní závislosti

V souvislosti se zkoumáním vztahů mezi plodností a délkou, případně jejich průběhu napříč měnícími se podmínkami, je třeba pro filtrující perloočky vzít v potaz teorii *feeding efficiency* (Lynch, 1977). V této práci autor popisuje *feeding efficiency*  $F_e$  (efektivitu příjmu potravy) jako funkci teploty, velikosti zvířete a koncentrace potravy. Vysvětluje  $F_e$  jako poměr rychlosti příjmu potravy (*feeding rate*) a respirace. Rychlost respirace roste s teplotou (jako převrácená hodnota Bělehrádkovy závislosti) a s velikostí těla. Rychlost příjmu potravy roste s rychlostí filtrace, která opět roste s teplotou a délkou těla, navíc na ní má vliv koncentrace filtrovaných partikulí ve vodním sloupci. Rychlost příjmu potravy dále roste s velikostním rozsahem partikulí, které je jedinec určité délky schopen požít. S kalorickou hodnotou filtrovaných částic (Lynch, 1977) roste energetický výtěžek. Krom samotné koncentrace má tedy vliv i velikostní rozložení partikulí. Zjednodušeně je  $F_e$  poměr výtěžku filtrace a toho co organismus „prodýchá“. Vztah mezi rychlostí příjmu a koncentrací potravy filtrátorů popisuje funkční závislost prvního typu (Begon, Harper a Townsend, 1997; Lampert, 1997). Rychlost příjmu potravy při funkční odpovědi prvního typu roste s koncentrací, po dosažení maximální rychlosti příjmu však dále zůstává konstantní. Náklady tedy stále rostou s délkou těla, ale výtěžek se po dosažení maximální rychlosti filtrace ustálí. Od určitých rozměrů se proto „nevyláčí růst“. Lynch (1977) popisuje příklady z literatury, kdy velikost snůšky *D. pulex* klesá od délky, která zhruba odpovídá velikosti s maximální *feeding efficiency* pro dané podmínky.

Ivanova a Vassilenko (1987) popisují pro *Cladocera* růst plodnosti s délkou podle vztahu  $\ln N_g = \ln \bar{N}_g + a * (\ln L - \ln \bar{L})$  kdy  $N_g$  je počet vajíček ve snůšce konkrétní samice,  $\bar{N}_g$  počet vajíček ve snůšce průměrné samice,  $L$  je její délka a  $\bar{L}$  je průměrná délka plodné samice. Parametr  $a$  se podle zmíněného článku pro různé *Cladocera* pohybuje mezi třemi a čtyřmi. Průměr parametrů  $a$  spočtený pro všechny perloočky z prezentovaných dat vyšel téměř mínus jedna a s obrovskou variabilitou (skoro padesát), naproti tomu parametry spočtené z průměrů pro jednotlivé odběry vyšly ve valné většině podobně jako ve výše uvedeném článku. Příčinou je tedy vysoká časová variabilita. Krom toho, z grafu 19 je patrné, že maximální plodnosti perlooček bylo dosaženo u jedinců mezi 1.6 a 1.7mm. Celý soubor dat k perloočkám tedy není možno zobecnit rostoucí funkcí. Charakter zpracovávaných dat je tedy možno vysvětlit souvislostí maximálních snůšek s velikostí maximální *feeding efficiency* (Lynch, 1977).



**Graf 19. Délky a plodnosti**

Ve všech třech případech je z grafu 19 zřetelně patrná jakási, lineárně rostoucí, hranice ve smyslu maximálního počtu vajíček při konkrétním rozměru, pod kterou plodnosti mohou klesnout, ale kterou nepřekračují. Délkoplodnostní závislost by potom nebyla pevnou vazbou, ale spíš jakýmsi limitem. U *D. galeata* je možné najít v plodnostech vynesných v grafu 19 dvě situace, za první body nahloučené kolem pomyslné přímky délkoplodnostní závislosti za optimálních podmínek a za druhé oblast nízkých plodností napříč rozměry.

*Copepoda* nerostou dál po dosažení dospělosti, mají ukončený vývoj, jejich fekundita se mění podle kvality a kvantity potravy (Ivanova a Vassilenko, 1987). *Copepoda* mají stabilní poměr váhy snůšky k váze těla (Ivanova a Vassilenko, 1987). Na rozdíl od flexibilních *Cladocera*, kteří mohou za optimálních podmínek růst celý život, je velikost dospělé *Copepoda* definitivní. Tento rozdíl se pochopitelně odráží ve vztahu plodnosti k délce a jeho variabilitě vzhledem k měnícím se podmínkám.

### 5.5.1 *Daphnia galeata*

Do poloviny dubna jsou délky i plodnosti *D. galeata* nízké, je to pravděpodobně způsobeno především nízkými teplotami a souvisejícím zpomalením metabolismu. Kolem poloviny dubna, kdy po vzniku stratifikace teplota epilimnia překračuje 7°C nastává patrné zvyšování plodností, zároveň se zvyšováním délek skořápky. Do konce dubna, kdy plodnosti *D. galeata* vrcholí, můžeme pozorovat setrvalý růst rozsahu plodností, zároveň s rozsahem délek. Délkoplodnostní závislost konce dubna je velmi strmá. V období růstu populace po stratifikaci dosahují jednotlivá pozorování plodnosti svých maxim a některé zaznamenané hodnoty délek skořápky se možným maximem blíží. Zároveň dosahují hodnoty obou parametrů maximálního rozsahu.

Do poloviny května ještě délky rostou, nikoliv však plodnosti. Plodnosti naopak klesají a před polovinou května dosahují dva týdny trvajících minima. Za zmínku stojí vzorek z pátého května se zřetelným snížením plodností u největších perlooček. Podle teorie

*feeding efficiency* (Lynch, 1977) snížení nejefektivnější velikosti může souviset například se zvýšením teploty, nebo změnou koncentrace potravy. V tomto období se opravdu teplota skokově zvýšila a zároveň panovaly nepříznivé potravní podmínky. Před koncem května začíná délka skořepiny klesat, pravděpodobně vlivem sílící predace rybami. Plodnosti vytvářejí ještě jeden menší vrchol, s maximem v prvním červnovém týdnu. Od konce května do konce června je zřetelná závislost mezi délkou skořepiny a plodností.

Můžeme tedy rozdělit jarní sezónu z hlediska délkoplodnostní závislosti perlooček na tři fáze. První fáze, která trvá od začátku do konce dubna a kryje se tedy s obdobím rychlého nárůstu populace, je fází strmé (Graf 9, Tabulka 7) délkoplodnostní závislosti. Druhá, květnová fáze, je obdobím nízkých plodností bez ohledu na velikost perloočky. Třetí, červnová fáze, je fází relativně velkých zvířat (Graf 8) s nízkými plodnostmi (Graf 7). Na rozdíl od druhé fáze je zde zřetelná závislost, ovšem s podstatně menším sklonem než u první fáze (Graf 9, Tabulka 7). Ve shodě se (Schwartz, 1984) perloočky při snížené kvantitě potravy (Graf 3) snižují velikost snůšky.

### **5.5.2 *Eudiaptomus gracilis***

Délkoplodnostní závislosti jsou u *E. gracilis* volnější než u perlooček. Prokazatelná závislost byla zaznamenána pouze během dubna a v období od konce května do poloviny června (Graf 10, Tabulka 7). Proti perloočkám, kde jsem zaznamenal dvě fáze s rozdílnými sklony, je variabilita sklonů délkoplodnostní závislosti vznášivek nižší. Může to být způsobeno delším vývojem a celkovou nižší flexibilitou vznášivek. Dalším důvodem je menší vliv limitace potravou, vzhledem k širšímu potravnímu záběru *E. gracilis*.

Jednou z dalších pravděpodobných příčin volnější délkoplodnostní závislosti u *E. gracilis* je ukončený vývoj, kterým jako všichni *Copepoda* prochází. Po dosažení stádia dospělce je jeho velikost definitivní, reaguje tedy na proměnlivé prostředí pouze plodností, nikoliv délkou.

Zanedbáme-li nižší těsnost vazby, prochází délkoplodnostní závislost *E. gracilis* podobným vývojem jako u perlooček. U obou je patrný vliv fáze čiré vody na pokles plodnosti.

### 5.5.3 *Cyclops vicinus*

Průběh velikosti snůšky je u *C. vicinus* podobný jako průběh délky. U obou po fázi pozvolného růstu následuje dlouhé maximum, následované strmým poklesem a obdobím nízkých hodnot. Podle prací Elgmork(1959) a George (1976) klesá plodnost i délka s rostoucí teplotou. Podobnost obou průběhů vysvětluje nízkou průkaznost zjištěné závislosti.

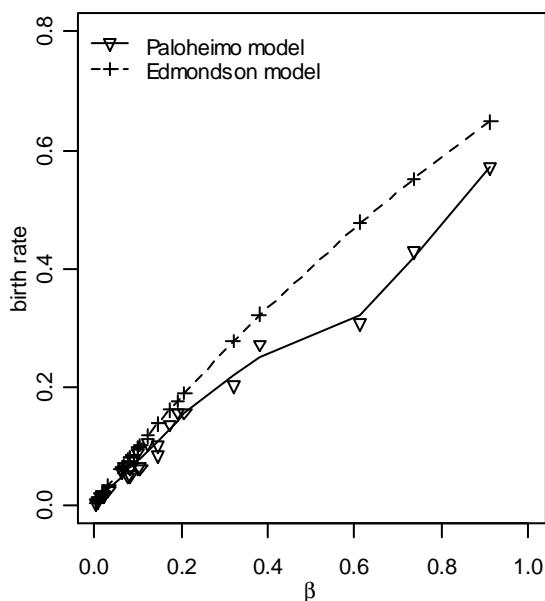
Počátkem března je u buchaneč silně průkazná délkoplovnostní závislost. Jak však roste délka hlavohrudi zároveň s plodností, počátkem dubna přestává být závislost průkazná, neboť v datech chybí gradient. Gradient vzniká koncem dubna díky posunutí poklesu délek před pokles plodností. Při poklesu délky a plodnosti dochází k extrémní situaci plodnosti negativně korelované s délkou. Přičítám tuto situaci nahrazování starších, méně plodných jedinců novou, menší generací. Do počátku června velké buchanky z vodního sloupce mizí a jsou nahrazeny dospívajícími jedinci další generace. Červen je charakteristický nízkou plodností, malým délkami a neprůkaznou, nebo málo průkaznou délkoplovnostní závislostí.

### 5.5.4 Srovnání druhů

Z porovnání jednotlivých druhů v grafu 13 a v tabulkách 5 a 6 vyplývá, že ve shodě s předpoklady (Ivanova a Vassilenko, 1987) největší podíl vysvětlené variability ze všech tří druhů vykazuje *D. galeata*, vzhledem k neukončenému růstu, rychlému vývoji a silné vazbě na prostředí, zejména potravu a teplotu, případně ještě predaci. Relativně malá (menší než u *E. gracilis*) část variability vysvětlená délkou pravděpodobně odpovídá dvěma různým sklonům délkoplovnostní závislosti.

Velký vliv délky na plodnost a nejnižší vliv časem reprezentované proměnlivosti prostředí vykazuje v souladu s předpoklady, vzhledem ke svému potravnímu generalismu *E. gracilis*. Nejnižší vliv délky a nejvyšší vliv času jsem zaznamenal u *C. vicinus*. U buchanky odhalila analýza variance ze všech analyzovaných druhů největší podíl variability vysvětlené interakcí. Domnívám se, že je to důsledek specifického vývoje *C. vicinus*, kdy dochází k výměně generací (Dusart a Defaye, 1995). Dalším z možných vysvětlení je pokles plodnosti i délek s rostoucí teplotou (George, 1976). Následkem toho se plodnost a délka mění souběžně a v jednotlivých vzorcích nevzniká gradient délek ani gradient plodností.

## 5.6 Okamžitá natalita



Graf 20. Růst natality s rostoucím poměrem  $E$  a  $D_e$  pro data použitá v modelu.

*D. galeata*. Edmondsonův model je funkcí  $\beta$ , naproti tomu Paloheimův model ovlivňují konkrétní hodnoty obou faktorů. Z toho, jak se odhady jednotlivých modelů liší můžeme tušit míru zkreslení odhadnutých natalit vlivem nedodržení podmínky plynulé věkové distribuce vajíček. Největší odchylka mezi odhady odpovídá vrcholu natalit na konci dubna (Graf 21), tedy období s rychlým nárůstem plodností. Věková distribuce vajíček byla tím pádem vychýlena ve prospěch mladších vajíček.

Graf 21 názorně prezentuje, že i přes odchylky způsobené nedodržením podmínek platnosti modelu, odhadnutá natalita vcelku věrně odráží průběh počtu jedinců *D. galeata* (Graf 4), koncentrace *chlorofylu a* (Graf 3) a změny počtu juvenilních stádií (Graf 15).

Vysoké natality v období letního poklesu jsou způsobené rozdílem rychlostí ubývání adultních a juvenilních stádií z vodního sloupce. Juvenilní (tudíž neplodná) stadia ubývají rychleji (Graf 4), proto rychle roste počet vajíček na jedince. Při vysoké teplotě tak vzroste prudce natalita. Její vliv na dynamiku populace je vzhledem k vysoké mortalitě zanedbatelný.

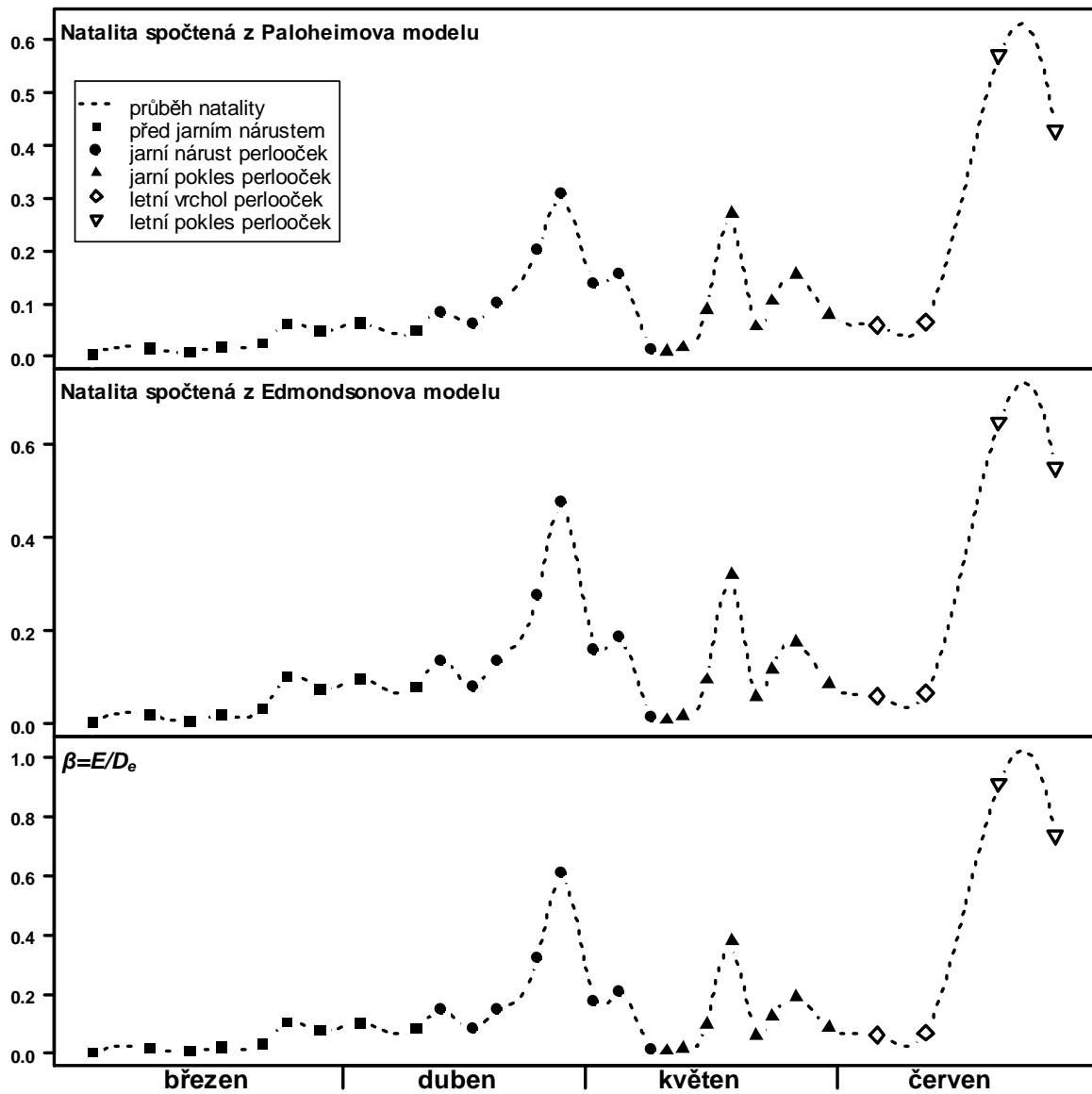
Při použití Paloheim – Edmondsonovském způsobu odhadu okamžité natality (birth rate) dostáváme data zkreslená úměrně k narušení podmínek platnosti.

Podmínkou Edmondsonova modelu, popsaného rovnicí 4, je plynulá věková distribuce vajíček, stálý počet jedinců v populaci a nulová úmrtnost vajíček (Lynch, 1982).

Paloheimův model, popsaný rovnicí 5, z předchozích podmínek odbourává plynulou věkovou distribuci vajíček (Lynch, 1982).

Graf 20 ukazuje jak se natalita, kterou jsem spočetl oběma zmíněnými modely, mění s poměrem  $E/D_e$ . V grafu jsou vynesena data



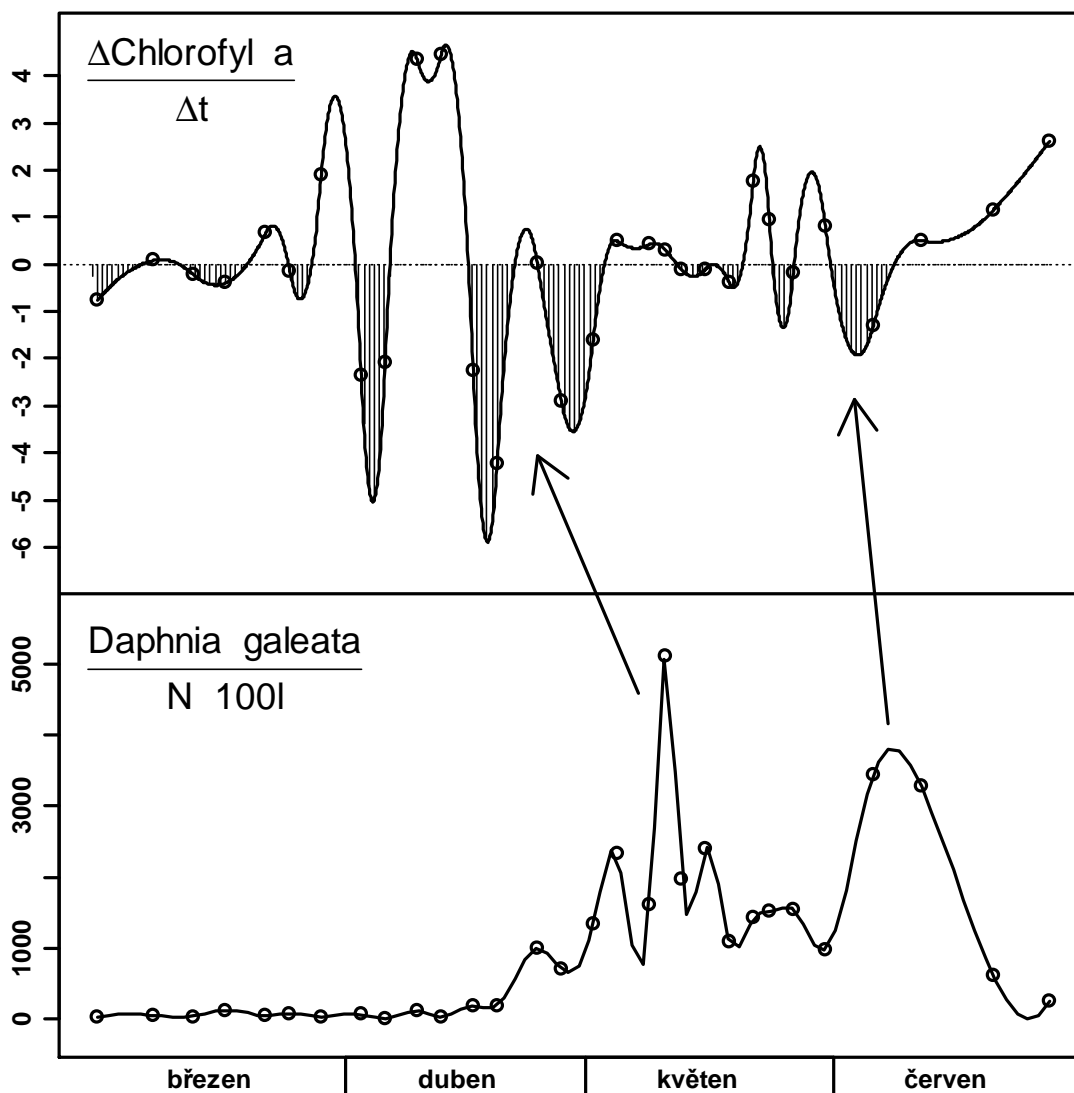


Graf 21. Natalita spočtená Paloheimovým a Edmondsonovým modelem a počet vylíhnutých vajíček na jednoho jedince za jeden den.

## 5.7 Srovnání s PEG modelem

Charakter jarní sezóny Vodního díla Římov se shoduje s prvními sedmi body PEG modelu podle popisu (Sommer *et al.*, 1986).

Jarní sezóna začíná strmým nárůstem řas s vrcholem v období vytvoření stratifikace. Nárůst řas je následován exponenciálně rostoucí populací oportunistického r-stratéga *D. galeata* a pomaleji rostoucí populací *E. gracilis*. Obě populace vytvářejí jarní maxima. S jejich strmým nárůstem nastává pokles řas (Graf 21). Pokles řas končí fází čiré vody. Pro oportunistickou, herbivorní *D. galeata* je fáze čiré vody obdobím strmého poklesu, omnivorní K-stratég *E. gracilis* ubývá pomaleji. Pokles délek a plodností *D. galeata* způsobený úbytkem potravy urychluje velikostně selektivní rybí predace.



Graf 22. Vliv počenosti perlooček na úbytek řas. Obsah vyštrafované plochy odpovídá úbytku  $\mu\text{g}$  řas ze 100l.

## 6 Závěry

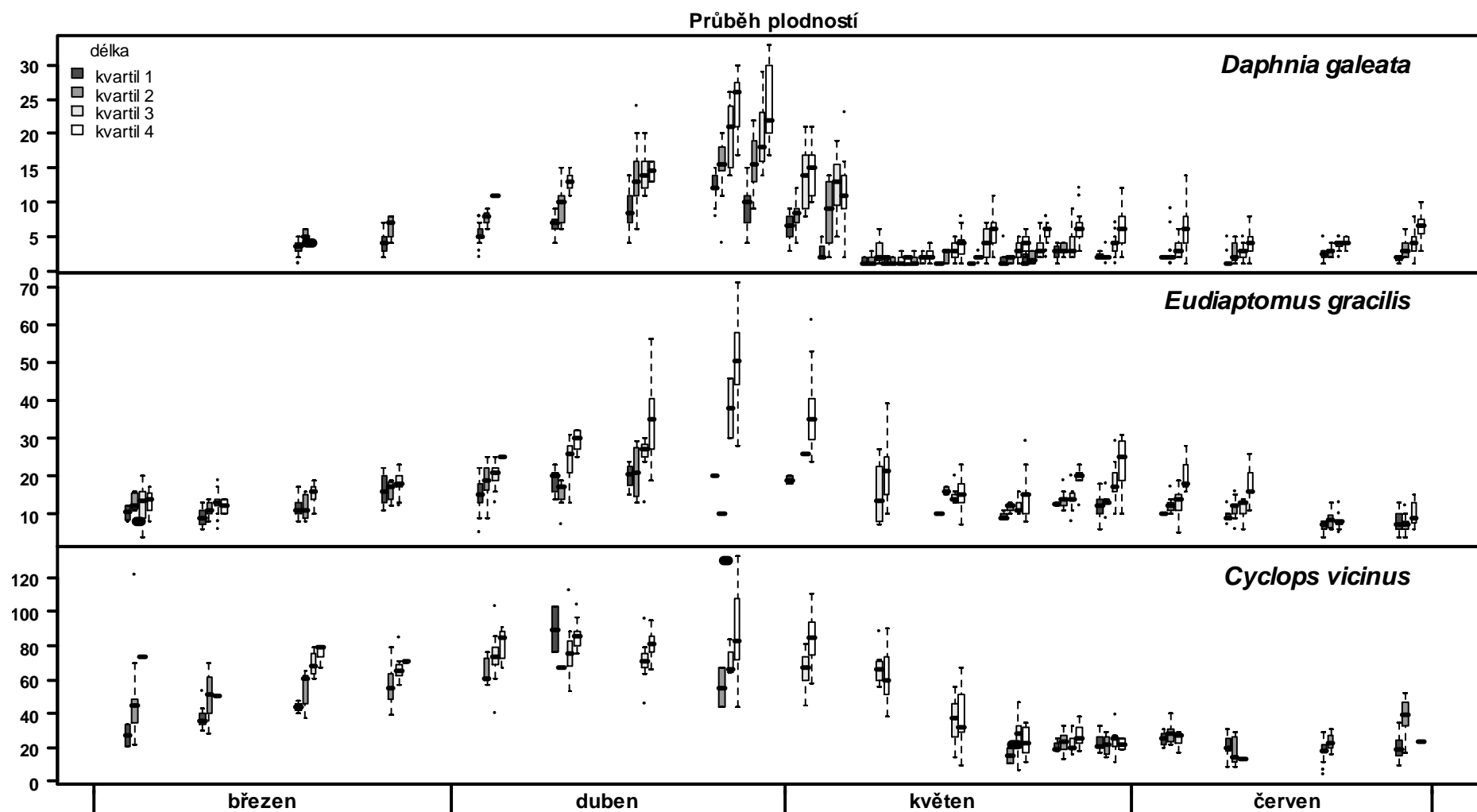
1. Charakter dynamiky zooplanktonu v jarní sezóně roku 2000 Vodního díla Římov se shoduje PEG modelem.
2. *D. galeata* reaguje ze zkoumaných korýšů nejpružněji na změny prostředí.
3. Plodnost *D. galeata* kopíruje koncentraci potravy se zpožděním  $\frac{1}{2} D_e$ .
4. Plodnosti *D. galeata* a *E. gracilis* mají podobný průběh s jarním maximem v druhé půli dubna.
5. Abundance a natalita *D. galeata* mají podobný průběh který má dvouvrcholový charakter podobný průběhu koncentrace *chlorofylu a*.
6. Charakteristiky populace *C. vicinus* jsou ovlivněny specifickým vývojem buchanek.
7. Délka i plodnost *C. vicinus* klesá s teplotou.

## 7 Literatura

- Begon M., Harper J. L., Townsend C. R., 1997. EKOLOGIE. jedinci, populace a společenstva. Vydavatelství Univerzity Palackého, Olomouc. str 314.
- Brandl Z., Sed'a J., 1991. Vývoj a složení zooplanktonu nádrže Římov v prvních letech po napuštění, Ichtyofauna řeky Malše a nádrže Římov. sborník Jihočeského muzea 42–49.
- Brandl Z., 2005. Freshwater copepods and rotifers. predators and their prey. *Hydrobiologia* 546: 475–489.
- Brebeovic R., Bikar K., Geller W., 1990. Seasonal variability of the embryonic development time of three planktonic crustaceans. Dependence on temperature, adult size, and egg weight. *Hydrobiologia* 203: 127–136.
- Devetter M., 2003. The role of rotifer community in the ecosystem of Římov Reservoir. Doktorská disertační práce: 88 p
- Devetter M., Sed'a J., 2000. Stanovištní preference na podélném transektu údolní nádrží, XII. Limnologická konference "Limnologie na přelomu tisíciletí", Kouty nad Desnou. Sborník referátů. Kouty nad Desnou : Univerzita Plackého v Olomouci.
- Dodson S. I., 1991. Mortality in population *Daphnia rosea*. *Ekology* 53(6): 1011–1023.
- Dusart B.H., Defaye D., Dumont H.J.F. (edit)., 1995. Introduction to copepoda – Guides to the identification of the Microinvertebrates of the continental Waters of the World. *SBS academic publ. Amsterodam*: str.49.
- Edmondson W.T., 1972. Instantaneous Birth Rates of Zooplankton, *Limnology and Oceanography*. 17(5): 792–795.
- Edmondson W. T., 1960. Reproductive rates of rotifers in natural populations. *Mem. Ist. Ital. Idrobiol.* 12: 21–77.
- Elbourn C. A., 1966. The life-cycle of *Cyclops sternuus* Fisher in a small pond. *J. Anim. Ecol* 35: 333–347
- Elgmork K., 1959. A resting stage without encystment in the annual cycle of freshwater copepod *Cyclops sternuus*. *Ecology* 36: 739–743.
- George D.G., 1976. Life cycle and production of *Cyclops vicinus* in a shallow eutrophic reservoir. *Oikos* 27, Copenhagen: 101–110.
- Herzig Alois, 1983. The ecological significance of the relationship between temperature and duration of embryonic development in planktonic freshwater copepods. *Hydrobiologia* 100: 65–91.
- Ivanova M. B., Vassilenko S. V., 1987. Relationship between Number of Eggs, Brood Weight, and Female Body Weight in Crustacea. *Int. Revue ges. Hydrobiol* 72(2): 147–169.

- Křivan V, 2006. Teoretická populační ekologie. skripta v elektronické podobě
- Lampert W., Fleckner W., Rai H., Taylor B. E., 1986. Phytoplankton control by grazing zooplankton. A study on the spring clear-water phase. *Limnol. Oceanogr* 31(3): 478–490.
- Lampert W., Sommer U., 1997. Limnoecology. The ecology of lakes and streams. Oxford university press, New York, Oxford: 72–74; 242–246; 264–270.
- Lellák J., Kořínek V., Fott J., Kořínková J., Punčochář P., 1972. Biologie vodních živočichů. Universita Karlova v Praze, Státní pedagogické nakladatelství: 45–57.
- Lellák J., Kubíček F. 1991, Hydrobiologie. Univerzita Karlova v Praze, Karolinum: 70–74.
- Lynch M., 1977. Fitness and Optimal Body Size in Zooplankton Populations. *Ekology* 58: 736–744.
- Lynch M., 1980. The evolution of cladoceran life history. *The quarterly review of biology*. Vol.55: 23–42.
- Lynch M., 1982. How Well Does The Edmondson–Paloheimo Model Approximate Instantaneous Birth Rates. *Ekology* 63(1): 12–18.
- Mason C.F., Abdull–Hussein M. M., 1991. Population dynamics and production of *Daphnia Hyalina* and *Bosmina longirostris* in a shallow, eutrophic reservoir. *Freshwater Biology* 25: 243–260.
- Quinn G.P. a Keough M.J., 2002. Experimental design and data analysis for biologists. – *Cambridge University Press*, Cambridge: 188–191, 247–249.
- Paloheimo J. E., 1974. Calculation of Instantaneous Birth Rate. *Limnology and Oceanography* 19(4): 692–694.
- Primicerio R., Klemetsen A., 1999. Zooplankton seasonal dynamics in the neighbouring lakes Takvatn and Lombola (Northern Norway). *Hydrobiologia* 411: 19–29.
- Ponyi J., I. H. Péter, N. P. Zánkai, 1982. Daily changes in population structure and production of *Eudiaptomus gracilis* (G. O. Sars) (Copepoda, Calanoida) during summer in shallow lake (Balaton, Hungary). *Journal of Plankton Research* 4: 913–926.
- Pennak R. W., 1946. The Dynamic of Fresh–Water Plankton Populations. *Ecological Monographs* 16(4): 340–355.
- R Development Core Team, 2006. R: A language and environment for statistical computing. *R Foundation for Statistical Computing*, Vienna, Austria. ISBN 3–900051–07–0, URL <http://www.R-project.org>.
- Sed'a J., Kubečka J., 1997. Long-term biomanipulation of Rimov reservoir (Czech republic). *Hydrobiologia* 345: 95–108.

- Sed'a J., 1991. Sezónní dynamika v již stabilizovaných podmínkách Římovské nádrže, Ichtyofauna řeky Malše a nádrže Římov, *sborník Jihočeského muzea*: 50–54.
- Sed'a J., 1989. Populační dynamika perlooček *Daphnia* a *Bosmina* ve vodárenské nádrži se silným predačním tlakem ryb. Kandidátská disertační práce: 133 p.
- Schwartz S. S., 1984. Life history and strategies in *Daphnia*. a review and predictions. *Oikos* 42, Copenhagen: 114–122.
- Sommer, U., Z. M. Gliwicz, W. Lampert, A. Duncan, 1986. The PEG–model of seasonal succession of planktonic events in freshwaters. *Arch. Hydrobiol.* 106. 433–471.
- Stach K, Kubečka J, 1991. Vodní dílo Římov – popis lokality, Ichtyofauna řeky Malše a nádrže Římov, *sborník Jihočeského muzea*: 27–33.
- Svensson, J.E., 1997. Fish predation on *Eudiaptomus gracilis* in relation to clutch size, body, size and sex. a field experiment. *Hydrobiologia* 344: 155–161.
- Šmilauer P. 2006, 2007. studijní materiály ke kursu Moderních regresní metody a studijní materiály ke kursu Vizualizace dat, v elektronické podobě.
- Šorf M., 2007. Živočišná složka v potravě vznášivek rodu *Eudiaptomus* (Copepoda: Calanoida). Magisterská práce. 49 p.
- Talling J. F., 2003. Phytoplankton–zooplankton seasonal timing and the 'clear–water phase' in some English lakes. *Freshwater Biology* 48: 39–52.
- Tõnno I., Künnap H., Nõges T., 2003. The role of zooplankton grazing in the formation of 'clear water phase' in a shallow charophyte–dominated lake. *Hydrobiologia* 506–509: 353–358.
- Vijverberg J., 1977. Population structure, life histories and abundances of copepods in Tjeukemeer, the Netherlands. *Freshwater Biology* 7: 579–597.
- Vijverberg J., 1980. Effect of temperature in laboratory studies on development and growth of Cladocera and Copepoda from Tjeukemeer, The Netherlands. *Freshwater Biology* 10: 317–340.



Příloha 1. Plodnost *D. galeata*, *E. gracilis* a *C. vicinus* vynesena pro data rozdělena na kvartily