

Jihočeská univerzita v Českých Budějovicích
Přírodovědecká fakulta

**Prostorová heterogenita a sezónní vývoj
fytoplanktonu v podélném profilu vodní nádrže
Římov**

Magisterská práce

Bc. Pavel Rychtecký

Vedoucí práce: RNDr. Petr Znachor, Ph.D.

České Budějovice, 2009

Magisterská práce

Rychtecký, P., 2009: Prostorová heterogenita a sezónní vývoj fytoplanktonu v podélném profilu vodní nádrže Římov. [Spatial heterogeneity and seasonal succession of phytoplankton on a longitudinal gradient in the Římov reservoir, Mgr. Thesis, in Czech] – 50 p., Faculty of Science, The University of South Bohemia, České Budějovice, Czech Republic.

Anotace

Spatial distribution and seasonal succession of phytoplankton along the longitudinal axis of a eutrophic Římov reservoir was investigated in 2007. Inflow, transitional and lacustrine zones were distinguished in the reservoir according to physical, chemical and biological parameters. Using a functional group concept, typical phytoplankton assemblages were found.

Financování práce:

Projekt programu podpory cíleného výzkumu „Limnologické základy trvale udržitelného obhospodařování ÚN, 2005 – 2009, reg. kód IQS600170504, projekt Grantové agentury ČR č. 206/07/P407 „Mixotrofní výživa sinic a řas tvořících letní fytoplankton údolní nádrže Římov.

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

Prohlašuji, že v souladu s § 47 zákona č. 111/1998 Sb. v platném znění souhlasím se zveřejněním své diplomové práce, a to v nezkrácené podobě, fakultou elektronickou cestou ve veřejně přístupné části databáze STAG provozované Jihočeskou univerzitou v Českých Budějovicích na jejích internetových stránkách.

V Českých Budějovicích dne 30. dubna 2009

Poděkování

Rád bych poděkoval vedoucímu mé práce Petru Znachorovi nejen za pomoc a cenné rady k této práci, ale hlavně za trpělivost a ochotu, které ho téměř nikdy neopouští, stejně tak jako dobrá nálada a smysl pro humor.

Děkuji i všem dalším zaměstnancům HBU, kteří mi pomohli nebo stále ještě pomáhají při mém pronikání do světa fytoplanktonu. Rodičům pak děkuji za všestrannou podporu. V poslední řadě, ale ne nejméně, děkuji Terezce jak za trpělivost, kterou se mnou měla ve chvílích, kdy jsem se věnoval více této práci, než svým blízkým, tak i za to, že mi stále dodává sílu a povzbuzení.

Obsah

1. Úvod.....	1
2. Literární rešerše	3
2.1 Heterogenita vodního prostředí.....	3
2.2 Vliv podmínek prostředí na fytoplankton	4
2.3 Koncept funkčních skupin	7
2.4 Sezónní sukcese fytoplanktonu	9
3. Materiál a metody	11
3.1 Popis lokality	11
3.2 Odběr vzorků a in situ měření.....	12
3.3 Zpracování vzorků	13
3.4 Statistické metody	14
4. Výsledky	16
4.1 Charakteristika sezóny	16
4.2 Heterogenita v podélném profilu nádrže.....	16
4.3 Časoprostorová sukcese fytoplanktonu.....	22
5. Diskuze	25
5.1. Podélné gradienty.....	25
5.2 Charakteristiky jednotlivých zón	26
5.3 Funkční skupiny.....	30
5.4 Sezónní sukcese	31
5.5 Povodňová událost	33
5.6 Studium heterogenity fytoplanktonu.....	33
6. Závěry	35
7. Citovaná literatura.....	36
8. Přílohy	41

1. Úvod

Vodní nádrže jsou nejčastější člověkem vytvořené vodní ekosystémy a jsou díky mnoha účelům, ke kterým slouží, také nejvýznamnější (Straškraba, 1998; Šimek et al., 2008). V porovnání s jezery jsou vodní nádrže v mnohem větší míře přímo ovlivňovány člověkem, především změnou výšky vodní hladiny v rámci řízené manipulace. Tyto zásahy mohou narušovat přirozené procesy v nádrži (Nogueira, 2000). Znalost heterogenity v nádrži, je nutná pro nalezení částí vhodných pro plnění požadovaných účelů (vodní zásobování, rybaření, rekreace), ale i k zajištění vhodné manipulace a udržení přiměřeného stavu celé nádrže (Borges et al., 2008).

Malé kaňonovité nádrže mírného pásu často slouží jako zdroje pitné vody a zajištění dostatečné kvality vody je v nich prioritou (Komárková et al., 2003). Římov je typickým představitelem takových nádrží a detailní znalost heterogenity fytoplanktonu tohoto vodního díla může sloužit jako určitý model pro další nádrže.

Pro kvalitu vody nejsou důležité jen chemické parametry, ale i množství a složení biomasy fytoplanktonu. Hlavně distribuce sinic je z důvodu jejich potenciální toxicity předmětem intenzivního zájmu (Chorus & Bartram, 1999).

Tato práce byla vypracována na Hydrobiologickém ústavu jako součást projektu programu podpory cíleného výzkumu „Limnologické základy trvale udržitelného obhospodařování ÚN, 2005 – 2009, reg. kód 1QS600170504.

Cíle práce byly stanoveny takto:

1) Na základě detailního sledování nádrže charakterizovat rozdíly ve fyzikálních, chemických i biologických parametrech mezi jednotlivými zónami v podélném profilu nádrže. Jednotlivé zóny dále charakterizovat pomocí konceptu funkčních skupin fytoplanktonu a ověřit tak vhodnost tohoto přístupu pro vysvětlení prostorové heterogenity i sukcese fytoplanktonu.

2) Určit faktory ovlivňující celkovou biomasu a taxonomické složení fytoplanktonu v jednotlivých částech nádrže.

3) Zhodnotit vliv přítoku na prostorovou heterogenitu fytoplanktonu v nádrži a vliv inokula z řeky na složení fytoplanktonu v dalších částech přehrady.

2. Literární rešerše

2.1 Heterogenita vodního prostředí

Prostorová struktura podmínek prostředí i fytoplanktonu v jezerech a nádržích není homogenní, ale vykazuje heterogenitu v horizontálním i vertikálním směru (Reynolds, 1984a, Wetzel, 2001). Obzvláště v hlubokých kaňonovitých nádržích je obvykle dobře vyvinutý podélný gradient v mnoha limnologických parametrech (Straškraba, 1998). Od jezer se údolní nádrže liší v několika důležitých aspektech. Na rozdíl od přirozených vodních ploch představují přehradu uměle vytvořené ekosystémy, jejichž tvar je v jednom směru zpravidla výrazně protáhlý s charakteristickým podélným gradientem hloubek s maximem u hráze, zatímco jezero bývá nejhlubší uprostřed. Dalším významným rozdílem je poměr rozlohy povodí k rozloze hladiny. Tento poměr je u přehrad až řádově větší, než u jezer (Thornton et al., 1990). Odlišné bývá umístění výtoku. Jezera mají většinou trvale horní odtok, zatímco přehradu mohou být odpouštěné z různých hloubek. Velmi významný parametr tzv. teoretická doba zdržení je u přehrad výrazně nižší, než u jezer (Thornton et al., 1990).

Všechny tyto parametry ovlivňují vznik gradientů ve fyzikálních a chemických podmínkách v nádrži (Hejzlar & Straškraba, 1989). Na základě těchto gradientů pak můžeme odlišit v podélné ose nádrže tři různé zóny – říční, přechodnou a jezerní (Thornton et al., 1990).

Říční (přítoková) zóna je přímo ovlivněna přítokem, není stratifikovaná a koncentrace živin jsou tu největší. Koncentrace živin pak postupně klesají směrem k hrázi. V přechodné (transientní) zóně, na pomezí přítokové a jezerní části nádrže, kde dochází k míšení přítokové vody s vodou z nádrže, bývá koncentrace živin

vysoká a umožňuje bohatý rozvoj fytoplanktonu. V jezerní (lakustrinní) části nádrže jsou koncentrace živin i biomasa fytoplanktonu nejnižší.

2.2. Vliv podmínek prostředí na fytoplankton

V případě konkrétní nádrže není snadné přesně určit, který faktor prostředí je rozhodující pro složení a množství fytoplanktonního společenstva (Naseli-Flores, 2000; Salmaso, 2003). Naseli-Flores (2000) uvádí zobecnění významu jednotlivých faktorů v závislosti na trofii systému. Dostupnost živin je určující pro biomasu a druhové složení fytoplanktonu spíše v oligotrofních podmínkách, než mezotrofních, kde má větší vliv žrací tlak zooplanktonu. V eutrofních podmínkách je fytoplankton často ovlivněn především dostupností světla. Fyzikální parametry jsou tedy významnější ve více úživných prostředích, nicméně jsou úzce propojeny jak s chemickými, tak biologickými vlastnostmi prostředí. Přesná předpověď toho, kdy a kde bude dominovat určitý druh sinice nebo řasy, je z těchto důvodů stále téměř nemožná (Reynolds et al., 2002).

Možnost přesné předpovědi je navíc ztížena jevem zvaným „paradox planktonu“ případně „Hutchinsonův paradox“. Hutchinson (1961) poukazoval na fakt, že ve většině planktonních společenstev koexistuje značné množství druhů, které si vzájemně konkurují o stejné zdroje, ačkoli podle principu kompetičního vyloučení (Tilman, 1977) nemohou takové druhy v homogenním dobře míchaném prostředí vedle sebe existovat. Jen málokterá myšlenka v ekologii planktonu vzbudila větší výzkumné úsilí, než tento „paradox“ (Scheffer et al., 2003). Vysvětlení podává teorie dynamické rovnováhy (IDH -Intermediate Disturbance Hypothesis; Connell 1978), podle které se působením vnějších vlivů (fluktuace ve vodním sloupci způsobené počasím a hydrologickými poměry) zdánlivě homogenní prostředí stále mění, mění se

limitující podmínky a přítomné druhy nikdy nedosáhnou rovnováhy. Další vysvětlení vyplynulo z teoretických prací. Různé kompetiční a predační modely ukazují, že i když by bylo prostředí zcela homogenní, vzájemné vztahy mezi velkým množstvím druhů způsobují oscilace a chaos, takže nikdy není dosaženo stabilní rovnováhy a kompetiční vyloučení tedy nenastane (Reynolds, 1984a; Scheffer et al., 2003).

Význam každého faktoru prostředí na společenstvo fytoplanktonu se navíc mění i s průběhem roku, sezóny a vývojem populací. Ačkoli je vliv konkrétní podmínky prostředí v nádrži obtížné předpovědět, základní faktory ovlivňující fytoplankton jsou poměrně dobře prostudovány.

Mezi nejdůležitější fyzikální faktory patří teplota, dostupnost světla a doba zdržení. Teplota vody působí jak přímo na metabolismus buněk (rychlost fotosyntézy, růstovou rychlost), tak na vznik teplotní stratifikace. Velmi úzce s ní totiž souvisí velikost a stabilita míchané vrstvy (epilimnia), což jsou významné parametry pro rozvoj populací sinic a řas díky vlivu na průtok vody nádrží (Wetzel, 2001; Reynolds, 1984a). O jasně vytvořeném epilimniu hovoříme v případě, kdy je ve vertikální zónaci vodního sloupce tepelný rozdíl alespoň 2°C na metr (Komárková, 1989).

Světlo je pro autotrofní organismy tvořící fytoplankton esenciální. Největší význam má tzv. fotosynteticky aktivní světlo (FAR), záření v rozmezí vlnových délek 360 – 700 nm, které je při průniku vodou pohlcováno a rozptylováno jak molekulami vody, tak rozpuštěnými a suspendovanými částicemi. Hloubka, do které pronikne 1% záření z povrchu je označována jako tzv. eufotická vrstva. Poměr mezi míchanou a eufotickou vrstvou je pak důležitý parametr, který charakterizuje dostupnost světla pro fotosyntetizující organismy v epilimniu (Reynolds, 1984a).

Doba zdržení je další významný fyzikální faktor prostředí. Obecně platí, že když je doba zdržení vody v nádrži kratší, než průměrná generační doba

fytoplanktonu, dochází k tzv. hydraulickému vymytí (Reynolds, 1984a). Řasové a sinicové populace pak nedokážou svým růstem nahradit ztráty způsobené odtokem. Dobu zdržení lze definovat jako poměr objemu vody v nádrži k velikosti přítoku. Jde tedy o teoretickou dobu nutnou k výměně celého objemu vody v přehradě.

Nejvýznamnějším chemickým faktorem ovlivňujícím složení a biomasu fytoplanktonu je množství a dostupnost živin ve vodě. Nejčastějšími prvky limitujícími růst sinic a řas jsou fosfor, dusík a v některých případech také křemík. K limitaci růstu fytoplanktonu nedostatkem uhlíku dochází spíše výjimečně.

Ve sladkých vodách mírného pásma je nejčastější limitující živinou fosfor (Wetzel, 2001). Jeho využitelnou formou pro fytoplankton je rozpuštěný orthofosforečnan. Druhým nejdůležitějším makronutrientem je dusík. Pro fytoplankton jsou nejdůležitější dvě jeho formy NH_4^+ a NO_3^- , v případě dusík fixujících sinic pak ještě vzdušný N_2 . Ostatní anorganické ale i organické formy dusíku mohou být fytoplanktonem také přijímány, vzhledem k jejich obvykle nízké koncentraci je však jejich význam nízký (Reynolds, 1984a). Dusík může být limitující hlavně v mělkých eutrofních až hypertrofních nádržích (rybnících), ve většině našich kaňonovitých nádrží je však dusík v nadbytku. Křemík je mikronutrientem pro většinu planktonních organismů, s výjimkou rozsivek a chrysomonád, pro které je makronutrientem díky jeho nezbytnosti pro stavbu buněčných schránek. Jedinou dostupnou formou křemíku je rozpustná kyselina tetrahydrogenkřemičitá $\text{Si}(\text{OH})_4$ (Reynolds, 1984a).

Herbivorní predace patří mezi nejvýznamnější biologické faktory formující složení fytoplanktonního společenstva. Největší vliv na fytoplankton má filtrující zooplankton tvořený převážně perloočkami (Cladocera). Podle velikosti těla perlooček byla odvozena hranice rozměru buněk konzumovatelných řas $40 \mu\text{m}$

(GALD - Greatest Axial Length Dimension; Lewis, 1976). Druhy s větším rozměrem GALD jsou považovány za nežratelné filtrujícím zooplanktonem. Jednou ze strategií fytoplanktonu jak uniknout predaci zooplanktonem je tvorba vláken a kolonií, jejichž rozměry neumožňují pozření filtrátory. Tvorba slizových obalů může mít stejný efekt nebo společně se zvýšenou odolností buněčné stěny způsobí, že takovéto druhy jsou obtížně stravitelné a mohou bez úhony projít trávicím traktem predátora (*Oocystis*, *Planktosphaeria*). Obranou na úrovni jednotlivé populace je velmi vysoká růstová rychlost, která kryje, nebo dokonce převyšuje nároky zooplanktonu na potravu (*Cryptomonas*, *Rhodomonas*).

2.3 Koncept funkčních skupin

Díky citlivosti fytoplanktonu k podmínkám prostředí a jeho rychlé odpovědi na změny v ekosystému, může být časoprostorová heterogenita v nádrži studována pomocí složení fytoplanktonního společenstva (Nogueira, 2000; Reynolds et al., 2002).

Ačkoli jsou podmínky, které mohou vést k dominanci určité taxonomické skupiny fytoplanktonu popsány v literatuře, fylogenetické třídění často neodpovídá ekologické funkci v prostředí (Husar & Caraco, 1998). Z tohoto důvodu může být přínosné použití tzv. funkčních skupin (FS) fytoplanktonu (Salmaso & Padisák, 2007).

Existují různé přístupy, jak skupiny definovat. Reynolds (1988) upravil klasické ekologické rozdělení na r-stratégy a K- stratégy. Rozdělil druhy do tří skupin (C-R-S) podle jejich morfologických (poměr povrchu k objemu, maximální délka) a fyziologických (rychlost růstu, schopnost využívat světlo) vlastností. Druhy zařazené do jedné skupiny mají společné morfologické charakteristiky, které určují životní

strategie a odolnost či citlivost ke stresu a disturbancím. Mezi stresové faktory patří nedostatek živin, inhibice světlem, žrací tlak herbivorních filtrátorů, apod. Disturbancemi se rozumí například míchání větrem nebo změny teploty.

První skupina, C-stratégové (competitors), se vyskytuje v prostředí s malou mírou disturbancí a stresu, tj. vysoká koncentrace živin a dostatek světla, má velké přírůstky a neprodleně reaguje na výhodné podmínky.

Druhá skupina, R-stratégové (ruderals) je často zastoupena v prostředí s nižší intenzitou světla a je dokonale přizpůsobena k disturbancím v prostředí. Jde většinou o velké rozsivky závislé na intenzivním míchání a koncentraci Si a sinice žijící v metalimniu.

Poslední skupina, S-stratégové (specialists, stress tolerant species), dominuje v prostředí s malými disturbancemi, ale vyšší mírou stresu. Zahrnuje druhy s menšími přírůstky, které díky svým adaptacím umí přežít nevhodné podmínky, mají schopnost skladovat v buňce živiny, nebo posílit jejich přijímání buď tvorbou specifických enzymů, nebo schopností vertikální migrace.

Jiný přístup byl v osmdesátých letech dvacátého století odvozen z terestrické fytoecologie a upraven pro společenstva fytoplanktonu (Reynolds, 1980, 1984b). Tento systém je založen na dvou předpokladech (Reynolds et al., 2002):

i) Funkčně dobře adaptovaný druh bude pravděpodobně lépe tolerovat omezující podmínky prostředí, než méně adaptovaný druh.

ii) Habitat limitovaný světlem, fosforem, dusíkem, nebo čímkoli dalším, je s větší pravděpodobností obsazen druhy, které mají vhodnou adaptaci pro dané prostředí, což ovšem neznamená, že tyto druhy budou vždy přítomny.

Každá funkční skupina tedy sdružuje druhy, které sdílejí ekologické vlastnosti, koexistují spolu a jejichž abundance v prostředí se zvyšuje nebo snižuje souběžně

(Salmaso & Padisák, 2007). Původně tento systém obsahoval 14 skupin (asociací) stanovených na základě dlouholetých pozorování jezer v severozápadní Anglii. V současnosti je rozeznáváno 31 skupin (Reynolds et al., 2002), z nichž každá je označena alfanumerickým kódem. Skupina písmen vždy tvoří blok, který odráží sezónní sukcesi fytoplanktonu (**A – D** pro jarní druhy, **E – H** pro začátek letní stratifikace, atd.). V rámci každého bloku je pak rozlišena trofie systému, takže posloupnost asociací **B – E – L – N** může reprezentovat sezónní vývoj v mezotrofním prostředí, zatímco posloupnost **C – G – M – P** bude typická spíše pro eutrofní podmínky (Reynolds et al., 2002). Pro každou funkční skupinu je popsán charakteristický habitat, typický druh nebo rod (nebo více druhů a rodů) a tolerance a citlivost k určitým podmínkám prostředí. Například funkční skupina **R** zahrnující *Planktotrix rubescens* a *P. mougeotii* je tolerantní k nedostatku světla, ale citlivá k narušení stability teplotní stratifikace. Typickým habitatem je metalimnium mezotrofních dobře stratifikovaných jezer (Reynolds et al., 2002). Tento způsob klasifikace funkčních skupin je použit v předkládané práci.

2.4 Sezónní sukcese fytoplanktonu

Sezónní sukcesi planktonu v jezerech a přehradách zobecňuje tzv. PEG-model, který byl vypracován v osmdesátých letech dvacátého století (Sommer et al., 1986). Pro fytoplankton lze popsat následovně:

Na počátku jara jsou živiny v dostatečném množství a přibývá slunečního záření, což má za následek nelimitovaný růst fytoplanktonu. S určitým zpožděním se rozvíjí herbivorní zooplankton, který v dostatku potravy exponenciálně roste a rychlost konzumace převyší růstovou rychlost fytoplanktonu. Množství fytoplanktonu

klesá a následuje fáze čiré vody (clear water phase). V jejím průběhu se působením zooplanktonu recyklují živiny. Zooplankton začíná hladovět a je zároveň konzumován rybami, takže se snižuje jeho množství.

Po fázi čiré vody se rozvíjí první letní maximum fytoplanktonu tvořené většinou zelenými řasami a kryptomonádami, které jsou při dostatku křemíku vystřídány rozsivkami. Po vyčerpání křemíku rozsivky ubývají a jsou nahrazeny sinicemi, které tvoří druhé letní maximum. Prostředí s dostatkem dusíku favorizuje kokální sinice, při jeho nedostatku mají díky schopnosti fixace N_2 kompetiční výhodu vláknité sinice.

V podzimním období klesá teplota, prohlubuje se míchaná vrstva a z hlubších partií se doplňují živiny. Později se ruší stratifikace, mizí epilimnium a velké druhy řas mohou vytvořit další maximum. Rozvoj kryptomonád poskytuje potravu pro podzimní maximum herbivorního zooplanktonu. Na konci podzimu a počátku zimy ubývá slunečního záření a produkce fytoplanktonu je nulová, případně negativní.

3. Materiál a metody

3.1. Popis lokality

Vodní nádrž Římov byla dokončena v roce 1978 na řece Malši (48°50' N; 14°30' E) pro vodárenské a vodohospodářské účely. Od roku 1981 zásobuje pitnou vodou České Budějovice a většinu jihočeského regionu (Hejzlar, 1998). Nádrž má typický kaňonovitý tvar a leží v nadmořské výšce 470 m. Její celkový objem je $34,5 \times 10^6 \text{ m}^3$, plocha hladiny při maximálním naplnění $2,06 \text{ km}^2$ a délka 13,5 km. Maximální hloubka u hráze činí 43 metrů, průměrná hloubka je 16,5 metrů. Průměrná doba zdržení se mění v rozmezí 80 až 180 dnů v závislosti na průtoku Malše. Římov je dimiktická vodní nádrž s jarním a podzimním mícháním. Dlouhodobými průměrnými koncentracemi chlorofylu *a* se řadí mezi eutrofní nádrže (Komárková et al., 1995), ačkoli v některých letech má spíše mezotrofní charakter (Komárková et al., 2003).

Více než 90% vody z celkové plochy povodí (488 km^2) je do nádrže přiváděno řekou Malší (Komárková & Hejzlar, 1996). Zhruba polovina rozlohy povodí je tvořena lesy, většinu zbylé plochy pokrývá zemědělská půda.

Hráz nádrže je vybavena zařízením pro vypouštění a odběr vody v různých hloubkách. Pro vypouštění lze použít hrázový přeliv (466,1 m.n.m), dvě spodní výpusti (430,1 m.n.m.) a šachtovou výpusť, kterou je možné vypouštět vodu z libovolné hloubky v rozmezí kót 440 – 472 m.n.m. Pro vodárenské účely je možné odebírat vodu ze speciální věže s pěti okny v různých hloubkách. Lze tak získat vodu s co nejvhodnějšími vlastnostmi pro další zpracování.

3.2. Odběr vzorků a *in situ* měření

Pro odběr vzorků a měření bylo v podélném profilu nádrže stanoveno devět vzorkovacích bodů (Příloha 1). Jejich rozmístění bylo voleno tak, aby umožnilo zachytit heterogenitu fytoplanktonu a podmínek prostředí v nádrži. Body byly stanoveny zhruba v pravidelných rozestupech nad bývalým říčním korytem Malše.

V těchto bodech jsem v jedno až dvoutýdenních intervalech od dubna do října 2007 prováděl měření a odběry vzorků. Na všech devíti místech byly pomocí ponorné fluorescenční sondy (FluoroProbe, bbe-Moldaence, Kiel, Germany) měřeny vertikální profily teploty, chlorofylu *a* a zastoupení hlavních skupin fytoplanktonu. Z vertikálního profilu teploty byly následně získány hodnoty hloubky míchané vrstvy (Z_{mix}).

Fluorescenční ponorná sonda je velmi užitečná pro rychlou kvantifikaci fytoplanktonu v celém vodním sloupci (Gregor et al., 2004). Díky rozsvěcování sedmi LED diod o vlnových délkách 370, 450, 525, 570, 590, 610 a 685 nm dochází k excitaci pigmentů fytoplanktonu a sonda je schopna rozlišit čtyři skupiny fytoplanktonu: zelené řasy (Chlorophyta), skupinu hnědých řas a dinoflagelátů (Chromophyta, Dinophyta), kryptomonády (Cryptophyta) a sinice (Cyanobacteria). Zároveň dochází k měření fluorescence chlorofylu *a* o vlnové délce 685 nm. Propojení přístroje s notebookem umožňuje během krátké doby získat přímo v terénu představu o kvantitě a složení fytoplanktonu (Gregor et al., 2005).

Odběr vzorků a další měření pak probíhaly ve čtyřech nejdůležitějších bodech. Bod číslo jedna (PŘÍTOK) byl v místě, kde se Malše vlévá do nádrže. Bod čtyři (MOST) představoval přechodnou zónu, zatímco body sedm (PLAŇÁK) a devět (HRÁZ) reprezentovaly jezerní část nádrže.

Všechny vzorky byly odebírány Friedingerovým odběrákem z hloubky 0,5 m. Zároveň byla *in situ* měřena teplota, pH (pH meter; WTW, Weilheim, Germany) a koncentrace rozpuštěného kyslíku ve vodě a jeho saturace (WTW 330i Oximeter, WTW, Weilheim, Germany). Vertikální profil fotosynteticky aktivního záření (Phar) byl měřen pomocí přístroje LICOR LI-1400 se sférickým senzorem LI 193 SA (Licor, Lincoln, NE, USA). Eufotická hloubka (Z_{eu}) byla vypočítána jako hloubka, kam dosáhne 1% z ozáření na hladině. Poměr eufotické a míchané hloubky byl brán jako ukazatel dostupnosti světla pro fytoplankton.

Data o velikosti přítoku do Říмова byla získána od podniku Povodí Vltavy.

Výstupem z odběrů vzorků ze čtyř hlavních míst byly:

- (1) vzorky pro chemické analýzy
- (2) vzorky fixované okyseleným Lugolovým roztokem pro stanovení biomasy fytoplanktonu
- (3) vzorky fytoplanktonu fixované formaldehydem pro orientační kvalitativní přehled o fytoplanktonu

3.3. Zpracování vzorků

Chemické analýzy

Koncentrace celkového fosforu (total phosphorus - TP) byla stanovena mineralizací s kyselinou chloristou (Kopáček & Hejzlar 1993). Vzorky pro stanovení rozpuštěného reaktivního fosforu (RRP) a rozpuštěného křemíku (R-Si) byly v laboratoři nejprve zfiltrvány přes filtr ze skleněných vláken (Macherey Nagel GF-5, porosita 0.4 μm ; Macherey Nagel, Düren, Germany). Koncentrace RRP a R-Si byly

následně analyzovány spektrofotometricky podle Murphy & Riley (1962) a Mackereth et al. (1989). Pro určení koncentrace NO_3^- byla použita metoda Procházkové (1959).

Stanovení biomasy fytoplanktonu

Vzorky pro kvantitativní analýzy fytoplanktonu byly při odběru fixovány okyseleným Lugolovým roztokem. Biomasa fytoplanktonu byla určována počítáním buněk v Utermöhlových komůrkách pomocí obráceného mikroskopu Olympus IMT - 2 (Lund et al., 1958). Druhy dosahující alespoň 10% z celkové biomasy byly pokládány za dominantní, byly rozděleny do funkčních skupin podle Reynoldse et al. (2002) a jejich hodnoty biomasy sloužily jako vstupní data pro statistické analýzy.

3.4. Statistické metody

Rozdíly ve fyzikálních, chemických a biologických parametrech mezi jednotlivými stanovišti byly testovány pomocí analýzy variance (ANOVA) s mnohonásobným porovnáním (Tukey test) ve statistickém balíku Statistica 8 (StatSoft, Inc., Tulsa, USA).

Konturové grafy z dat získaných fluorescenční sondou vytvořeny v programu SURFER (Golden Software, Inc., Colorado, USA).

Program Canoco for Windows 4.5 (Ter Braak & Šmilauer, 1998) jsem použil ke zhodnocení vztahů mezi parametry prostředí a jednotlivými funkčními skupinami fytoplanktonu. Nejdříve jsem provedl nepřímou ordinaci s odstraněním trendu (detrendovaná korespondenční analýza - DCA). Na základě délky gradientu druhových dat jsem následně zvolil k dalšímu zpracování dat lineární metodu – redundanční analýzu (RDA, Šmilauer & Lepš, 2003) se zaměřením na mezidruhové

korelace (inter-species corelations). V analýze byla použita logaritmická transformace druhových dat a standardizace snímků. Ordinační diagram jsem vytvořil v programu Cano Draw.

4. Výsledky

4.1. Charakteristika sezóny

Téměř celé sledované období lze charakterizovat jako srážkově podprůměrné. Hodnoty průtoku se stabilně pohybovaly pod dlouhodobým celoročním průměrem (Příloha 2). Průměrný průtok v období od červa do srpna, kdy docházelo k tvorbě nejvyšší biomasy, byl pak pouhých $1,6 \text{ m}^3 \cdot \text{s}^{-1}$ oproti dlouhodobým $4,8 \text{ m}^3 \cdot \text{s}^{-1}$. V průběhu sezóny klesla hladina nádrže o tři metry. Opětovný vzestup hladiny nastal až v září, kvůli přívalovým dešťům, které zvedly hladinu o tři metry během 48 hodin a výrazně narušily prostorové uspořádání fytoplanktonu.

4.2 Heterogenita v podélném profilu nádrže

V období květen - říjen 2007 byla na jednotlivých odběrových stanovištích měřena celá řada fyzikálních, chemických a biologických parametrů, jejichž souhrn je uveden v Tabulce 1, sezónní průběhy lze nalézt v Příloze 3. V řadě parametrů byly mezi stanovišti nalezeny statisticky průkazné rozdíly (Tabulka 2).

Teplota vody v přítoku byla průkazně nižší, než ve zbytku nádrže ($F_{3,76} = 7.68$, $p < 0,01$). Mimo přítokovou část byla teplota po celou sledovanou dobu na všech stanovištích velmi podobná, bez výrazných rozdílů. Téměř po celé sledované období byla dobře patrná teplotní stratifikace vodního sloupce, kterou výrazně narušila až povodňová událost na začátku září (Příloha 4).

Hloubka eufotické vrstvy se zvyšovala směrem ke hrázi, kde byla signifikantně vyšší než na stanovišti MOST ($F_{2,49} = 11.95$, $p < 0.01$). V přítokové části pronikalo světlo vždy až na dno, proto eufotická hloubka nebyla stanovena. Obdobně pro přítok neuvádím hloubku epilimnia, protože přítok nebyl stratifikován. Hloubka

míchané vrstvy v bodě MOST byla signifikantně nižší, než v jezerní části nádrže (PLAŇÁK, HRÁZ, $F_{2,57}=11.95$, $p<0.01$).

Tabulka 1: Sezónní průměry, minima (min) a maxima (max) měřených abiotických parametrů

	Přítok			Most		
	Průměr	Min	Max	Průměr	Min	Max
Teplota vody (°C)	14,1	5,8	19,4	18,7	11,4	23,4
Rozpuštěný kyslík (mg.l ⁻¹)	8,3	6,1	11,0	9,4	5,7	14,7
pH	7,4	6,4	8,4	8,5	6,7	10,1
Celkový fosfor (μg.l ⁻¹)	87,0	36,0	201,0	57,0	20,0	106,0
Rozpuštěný reaktivní fosfor (μg.l ⁻¹)	31,4	16,8	45,0	7,9	2,3	21,3
Rozpuštěný křemík (mg.l ⁻¹)	5,46	3,75	6,16	3,35	0,48	5,38
Dusík (mg.l ⁻¹)	0,73	0,27	1,44	0,54	0,11	1,02
Eufotická hloubka (m)	-	-	-	3,4	2,1	5,2
Mixing depth (m)	-	-	-	4,1	2,0	*
Zeu/Zmix	-	-	-	1,01	0,30	1,76

	Plaňák			Hráz		
	Průměr	Min	Max	Průměr	Min	Max
Teplota vody (°C)	18,9	11,5	24,0	18,8	11,5	23,5
Rozpuštěný kyslík (mg.l ⁻¹)	8,8	6,3	13,0	8,4	6,5	11,7
pH	8,4	6,6	9,8	8,1	6,4	9,7
Celkový fosfor (μg.l ⁻¹)	36,0	12,0	210,0	20,0	10,0	40,0
Rozpuštěný reaktivní fosfor (μg.l ⁻¹)	4,6	1,7	14,0	3,5	1,4	12,6
Rozpuštěný křemík (mg.l ⁻¹)	2,81	0,26	5,39	2,76	0,25	5,39
Dusík (mg.l ⁻¹)	0,56	0,13	1,10	0,62	0,23	1,07
Eufotická hloubka (m)	4,9	2,9	7,0	5,7	2,7	7,9
Mixing depth (m)	5,5	2,1	*	5,6	1,6	*
Zeu/Zmix	1,19	0,17	2,93	1,29	0,15	2,29

Poměr eufotické a míchané vrstvy (Zeu/Zmix)

Celý vodní sloupec promíchán (*)

Tabulka 2: Signifikantní rozdíly ($p<0.01$, ANOVA) mezi odběrovými body v abiotických i biotických parametrech (teplota vody – t, saturace kyslíkem – O₂, rozpuštěný fosfor – R-Si, rozpuštěný reaktivní fosfor – RRP, celkový fosfor – TP, celková biomasa – TB).

	Přítok	Most	Plaňák	Hráz
Přítok	X	t, pH, O ₂ sat, R-Si, RRP, TB	t, pH, O ₂ sat, R-Si, RRP, TP	t, pH, R-Si, RRP, TP
Most	t, pH, O ₂ sat, R-Si, RRP, TB	X	TB, Zmix	TP, TB, Zmix, Zeu
Plaňák	t, pH, O ₂ sat, R-Si, RRP, TP	TB, Zmix	X	
Hráz	t, pH, R-Si, RRP, TP	TP, TB, Zmix, Zeu		X

Hodnoty pH se na většině stanovišť příliš nelišily, signifikantně nižší byly hodnoty jen v přítoku ($F_{3,76}=4.96$, $p<0.01$).

S výjimkou dusičnanů, jejichž obsah ve vodě se v podélném profilu nádrže neměnil, koncentrace celkového fosforu (TP), rozpuštěného fosforu (RRP), a křemíku R-Si se postupně snižovaly směrem ke hrázi, kde byla dostupnost živin po celou dobu nejnižší (Tabulka 1).

Nejvyšší biomasa fytoplanktonu se vytvořila v přechodné části nádrže – stanoviště MOST se vysokými hodnotami biomasy významně lišilo od všech ostatních odběrových míst ($F_{3,76}=6.97$, $p<0.01$). Směrem ke hrázi biomasy ubývalo (Tabulka 1). Celková biomasa v přítoku byla velmi nízká, trvale nejnižší ze všech sledovaných stanovišť.

Druhové složení fytoplanktonu v přítoku se znatelně lišilo od zbytku nádrže. Druhy přinesené řekou (rozsivky *Nitzschia* sp., *Synedra acus* and *Stephanodiscus hantschii* a zelené řasy *Pediastrum* spp. a *Desmodesmus* spp.) se dále nijak významně neuplatnily a byly v samotné nádrži nacházeny velmi vzácně.

Žádný druh ve zbytku nádrže nebyl typický pro jedno konkrétní stanoviště a všechny dominantní druhy byly zastoupeny po celém podélném profilu, rozdíly však byly v jejich množství a také v načasování výskytu konkrétních druhů.

V přechodné zóně dominovaly vláknité sinice (*Anabaena circinalis*, *A. spiroides* a *Aphanizomenon flos-aquae*) zatímco koloniální druhy *Microcystis aeruginosa* and *Woronichinia naegeliana* byly méně významné.

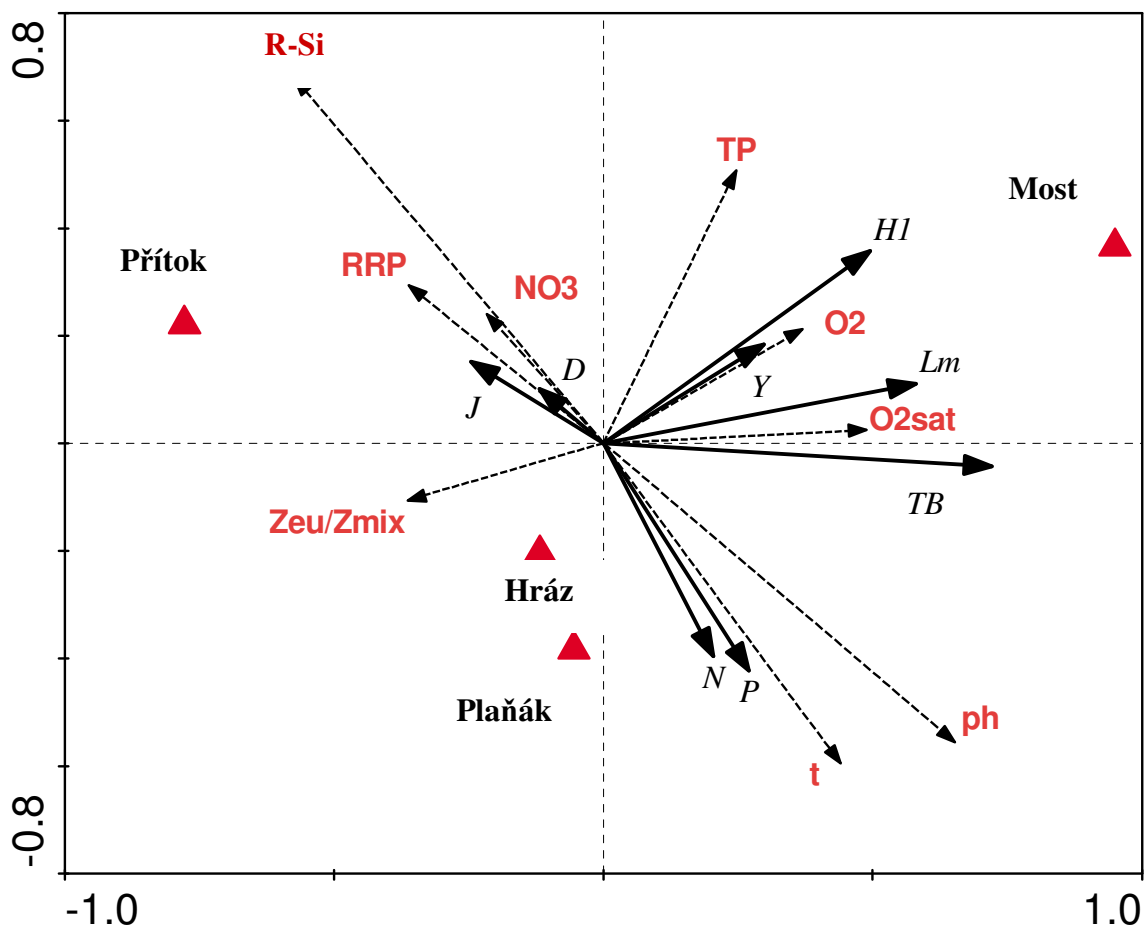
V jezerní části byla biomasa sinic většinou nižší a dominantní byla rozsivka *Fragilaria crotonensis* případně krásivka *Cosmarium* sp.

Dominantní druhy sinic a řas byly rozděleny do sedmi funkčních skupin (Tabulka 3). Funkční skupiny **J** (penátní rozsivky) a **D** (*Desmodesmus* spp., *Pediastrum* spp.) převažovaly u přítoku, zatímco skupina **L_m** (*Microcystis aeruginosa*, *Woronichinia naegeliana*) a **H₁** (*Anabaena circinalis*, *A. spiroides*, *Aphanizomenon flos-aquae*) byly typické pro přechodnou zónu. Výskyt skupiny **N** (*Cosmarium* sp.) byl omezen téměř výhradně pro jezerní část nádrže. Funkční skupina **Y** (kryptomonády) nebyla charakteristická pouze pro určité stanoviště, ale byla přítomná v celé nádrži. Pro skupinu **P** (*Fragilaria crotonensis*) platí totéž s výjimkou přítoku, kde se nevyskytovala.

Tabulka 3: Výskyt dominantních taxonů (> 10 % z celkové biomasy v daném vzorku) a jejich zařazení do funkčních skupin (FS)

Taxon	FS		Dominance						
			Dub.	Květen	Červ.	Červenec	Srpen	Září	Říj
Cryptophyta	Y	Přítok	■	■	■	■	■	■	■
		Most	■	■	■	■	■	■	■
		Plaňák	■	■	■	■	■	■	■
		Hráz	■	■	■	■	■	■	■
<i>Nitzschia</i> spp., <i>Synedra acus</i>	D	Přítok							
		Most							
		Plaňák							
		Hráz							
<i>Pediastrum</i> spp., <i>Desmodesmus</i> spp.	J	Přítok	■	■	■	■	■	■	■
		Most	■	■	■	■	■	■	■
		Plaňák	■	■	■	■	■	■	■
		Hráz	■	■	■	■	■	■	■
<i>Fragilaria crotonensis</i>	P	Přítok							
		Most			■	■	■		
		Plaňák			■	■	■		■
		Hráz			■	■	■		■
<i>Aphanizomenon flos-aque</i>	H1	Přítok							
		Most					■	■	■
		Plaňák					■	■	■
		Hráz					■	■	■
<i>Anabaena circinalis</i> , <i>A. spiroides</i>	H1	Přítok							
		Most				■	■		
		Plaňák				■	■		
		Hráz				■	■		
<i>Cosmarium</i> sp.	N	Přítok							
		Most				■	■	■	■
		Plaňák				■	■	■	■
		Hráz				■	■	■	■
<i>Microcystis aeruginosa</i>	L _m	Přítok							
		Most				■	■	■	■
		Plaňák				■	■	■	■
		Hráz				■	■	■	■
<i>Woronichinia naegeliana</i>	L _m	Přítok							
		Most				■	■	■	■
		Plaňák				■	■	■	■
		Hráz				■	■	■	■

Redundanční analýza potvrdila výsledky ANOVY a jasně oddělila stanoviště PŘÍTOK a MOST lišící se jak od sebe navzájem, tak od stanovišť PLAŇÁK a HRÁZ, která jsou si velmi blízká a zřetelně obě patří do jezerní části nádrže (Obrázek 1). Šipky funkčních skupin v ordinačním diagramu mířící stejným směrem odpovídají takovým skupinám, pro které je předpovězena velká pozitivní korelace. Šipky mířící opačným směrem patří skupinám s velkou negativní korelací. Stejným způsobem lze porovnat šipku funkční skupiny s šipkou proměnné prostředí i šipky faktorů prostředí navzájem. Ve všech těchto případech se aproximovaná korelace mezi proměnnými rovná kosinu úhlu mezi šipkami. Pokud promítneme centroidy nominálních charakteristik prostředí (PŘÍTOK, MOST, PLAŇÁK, HRÁZ) na šipky skupin, nebo šipky kvantitativních charakteristik prostředí, můžeme odhadnout průměrné hodnoty těchto proměnných pro jednotlivé třídy vzorků.



Obrázek 1: RDA ordinační diagram funkčních skupin, celkové biomasy (plné čáry) a environmentálních proměnných (přerušované čáry), škálování zaměřené na mezidruhové korelace

Teplota vody – t, rozpuštěný kyslík – O₂, saturace kyslíkem – O₂sat, rozpuštěný křemík – R-Si, rozpuštěný reaktivní fosfor – RRP, celkový fosfor – TP, dusík – NO₃, poměr eufotické a míchané vrstvy -Zeu/Zmix, celková biomasa – TB. Funkční skupiny viz Tab 3.

Funkční skupiny **J** a **D** jsou v diagramu spojeny s přítokem a pozitivně korelovány s koncentracemi R-Si, RRP a NO₃. Přejídná zóna nádrže je v diagramu charakterizována vyšší koncentrací TP, O₂, vyšší saturací kyslíkem a přítomností skupin **H₁**, **Y** a **Lm**. Druhy ve skupině **H₁** jsou schopné fixovat dusík, ale heterocyty byly nalézány jen velmi zřídka. Obě odběrová stanoviště v jezerní části nádrže jsou si vzhledem k faktorům prostředí velmi podobná a z hlediska funkčních skupin mohou být charakterizovány přítomností skupin **N** a **P**, přestože skupina **P** tvořila první letní

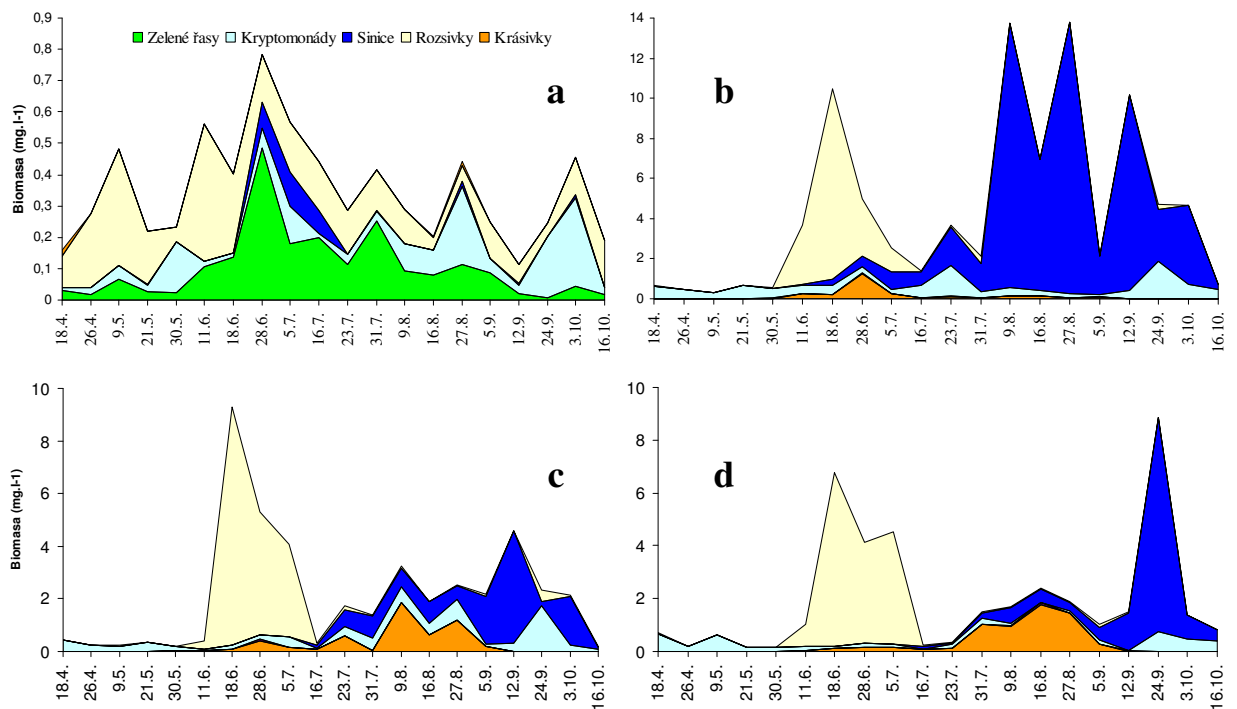
maximum biomasy ve všech částech, narozdíl od skupiny N, která dominovala pouze v jezerní části.

Monte Carlo permutační test potvrdil významnost prvních dvou os ($p < 0.05$). První a druhá osa vysvětlily 42,5% variability v druhových datech (jako druhy jsou použity funkční skupiny) a obě dohromady vysvětlily 98,4% variability ve vztazích funkčních skupin a faktorů prostředí.

4.3 Časoprostorová sukcese fytoplanktonu

Na základě změn biomasy jednotlivých druhů je možné rozdělit sledované období na několik částí (Obrázek 2).

Období duben a květen je charakterizováno velmi nízkou celkovou biomasou v nádrži s převahou skupiny **Y** - *Rhodomonas minuta*, *Cryptomonas marssonii*, *Cryptomonas reflexa* (Obrázek 2, Příloha 5a). Jediným stanovištěm s odlišným složením fytoplanktonu je přítok, kde dominují penátní rozsivky (skup. **J**). V červnu zde narůstá biomasa zelených řas funkční skupiny **D** (*Desmodesmus* spp., *Pediastrum* spp.). Takto vzniklé společenstvo zelených řas, penátních rozsivek a kryptomonád přetrvalo v přítoku téměř až do podzimního míchání.



Obrázek 2: Sezónní vývoj biomasy dominantních taxonomických skupin ve čtyřech odběrových bodech. PRÍTOK (a), MOST (b), PLAŇÁK (c), HRÁZ (d)

Po celé jarní období byly koncentrace živin v nádrži vysoké (Příloha 3). Na začátku června vytvořila v přechodové části nádrže rozsivka *Fragilaria crotonensis* (FS P) první letní maximum fytoplanktonu (hodnota biomasy $9,5 \text{ mg} \cdot \text{l}^{-1}$, Obrázek 2, Příloha 5b). Rozvoj této rozsivky u hráze byl zhruba o pět dní opožděn oproti transientní části (Příloha 6a) a tento časový posun v sukcesi byl opakovaně pozorován pro všechny dominantní druhy, které se vždy nejdříve namnožily v přechodné zóně a teprve později byly nalezeny v hrázové části (srovnej Příloha 6b)

Rozvoj rozsivek v červnu měl za následek pokles koncentrace křemíku ve vodě (Příloha 3). V polovině července došlo v transientní části nádrže ke změně druhového složení směrem k dominanci sinic skupin **H₁** a **Lm** (*Anabaena circinalis*, *Woronichinia naegeliana*, *Microcystis aeruginosa*), hodnota biomasy $3,7 \text{ mg} \cdot \text{l}^{-1}$). V

jezerní části nádrže stále dominovala *Fragilaria crotonensis* doprovázená sinicí *Anabaena circinalis*. Celková biomasa fytoplanktonu u hráze byla však v tomto období nízká (hodnota biomasy $1,7 \text{ mm}^3 \cdot \text{l}^{-1}$, Obrázek 2).

Na konci července se v horních částech nádrže objevil *Aphanizomenon flos-aquae* (FS H₁) a rychle se stal silně dominantním druhem s více než 95% podílem na celkové biomase (hodnota biomasy $13,2 \text{ mm}^3 \cdot \text{l}^{-1}$). Ve stejnou dobu se v hrázové části charakterizované koncentracemi RRP $< 5 \text{ } \mu\text{g l}^{-1}$ (Příloha 3) rozvinula populace krásivky *Cosmarium* sp. (FS N, biomasa $1,6 \text{ mm}^3 \cdot \text{l}^{-1}$, Obrázek 2, Příloha 5c), která tvořila dominantu až do konce srpna. Výskyt této krásivky v podélném profilu nádrže je odlišný od ostatních dominant fytoplanktonu, protože *Cosmarium* je jediný taxon, který se rozvinul v lakustrinní části nádrže, aniž by byl předtím zaznamenán ve větším množství v přechodné části nádrže.

Pro distribuci fytoplanktonu v podélném profilu nádrže byla významnou událostí silná letní bouře na začátku září spojená s přívalovými dešti. Během pouhých 48 hodin se průměrný denní přítok do nádrže zvýšil z $\sim 1 \text{ m}^3 \cdot \text{s}^{-1}$ (5.září) na $77 \text{ m}^3 \cdot \text{s}^{-1}$ (7. září, kulminace). Vlivem této události se během září *Aphanizomenon flos-aquae* rozšířil po celé nádrži (Obrázek 2, Příloha 5d), hrázová populace krásivky *Cosmarium* sp. vymizela a druhové složení fytoplanktonu bylo shodné po celém podélném profilu nádrže. V polovině října pak nastalo podzimní míchání (Příloha 5e), biomasa sinic rychle poklesla a nejvíce zastoupenou skupinou se opět staly kryptomonády.

5. Diskuze

Výsledky této studie jasně ukazují, že v nádrži Římov byly dobře vyvinuté podélné gradienty jak v charakteristikách prostředí, tak v biologických parametrech. Tato zjištění jsou v souladu s výsledky předchozích prací.

5.1. Podélné gradienty

Většina sledovaných fyzikálně chemických a biologických parametrů vykazovala signifikantní rozdíly v podélném profilu nádrže. Rozhodující vliv na tvorbu podélných gradientů měl přítok, který zapříčinil velké koncentrační gradienty fosforu a křemíku. V roce 2007 byl průtok v porovnání s dlouhodobým průměrem velmi nízký. Hejzlar (1998) uvádí, že za nízkých průtoků (menších než $\sim 5 \text{ m}^3 \cdot \text{s}^{-1}$) se vlivem nízké kinetické energie přítok vmíchává do epilimnia již v horní části nádrže, což způsobuje obohacení přechodové zóny o živiny a následně nárůst biomasy. Přisun fosforu a křemíku z přítoku tak způsobuje velký koncentrační gradient v těchto prvcích. Podle Kimmela et al. (1990) klesá trofie epilimnia s rostoucí vzdáleností od přítoku, protože intenzita advektivních procesů, které především zajišťují dostupnost živin, klesá směrem ke hrázi, kde je pak fytoplankton mnohem více závislý na *in situ* regeneraci živin. Tento princip není zcela platný při vysokých průtocích, kdy může dojít vlivem velké kinetické energie přítoku k tzv. zkratovému proudění přítokové vody až ke hrázi. Tím se v hloubce, do které se přítok podle své teploty zanořil, vytváří vrstva obohacená o fosfor. Vlivem vertikálního míchání, případně odpouštěním svrchní hladinové vrstvy, se živinami bohatá voda z metalimnia dostává do epilimnia a může tak dojít k oslabení gradientu živin a výraznému nárůstu biomasy sinic a řas i v jezerní části nádrže (Hejzlar, 1998, Komárková & Hejzlar, 1996).

Ačkoli se zdá, že distribuce fytoplanktonu s masivním rozvojem biomasy na přechodu mezi říční a jezerní částí nádrže je běžně rozšířená (Nogueira, 2000), za určitých podmínek nemusí být maximum biomasy v této části vyvinuto. Mimo výše zmíněného velkého průtoku a obohacení jezerní části živinami, může být tento gradient narušen i silnou teplotní stratifikací. Borges et al. (2008) studovali heterogenitu fytoplanktonu v podélném profilu vodních nádrží Capivari a Segredo v Brazílii. Nádrž Capivari je silně stratifikována již od přítokové části, což způsobuje silné usazování živin a oligotrofizaci epilimnia v celém prostoru nádrže. Fytoplankton je pak limitován ve všech zónách zhruba stejně a v jeho prostorovém rozložení není patrný žádný jasný trend. V nádrži Segredo také fytoplankton nevytváří jasný podélný gradient, i přes dobře vyvinuté gradienty v koncentraci živin. Autoři předpokládají, že je to pravděpodobně způsobeno nízkým poměrem eufotické a míchané vrstvy a tedy silnou limitací světlem.

Zjištěné podélné gradienty v Římově, hlavně koncentrace živin snižující se od přítoku ke hrázi a nejvyšší biomasa fytoplanktonu v přechodné části, byly v dobré shodě s modelem popsáním pro nádrže Thorntonem et al. (1990) a v hlavních rysech se shodují se s dřívějšími výzkumy (Hejzlar & Vyhnálek, 1998; Komárková a Hejzlar, 1996) na nádrži Římov. Bylo tak možné v nádrži odlišit tři odlišné zóny – přítokovou, přechodnou a jezerní.

5.2 Charakteristiky jednotlivých zón

Přítoková část byla zcela pod vlivem řeky a lišila se od zbytku nádrže ve většině měřených parametrů. I přes nejvyšší koncentrace živin v této zóně byla biomasa velmi nízká díky silnému proudění, které neumožňuje rozvoj přítomných planktonních druhů (Allan, 1995). Přítok se od zbytku nádrže odlišoval i druhovým

složením. Penátní rozsivky (FS **D**) ani zelené řasy rodů *Pediastrum* a *Desmodesmus* (FS **J**) přinášené řekou se v nádrži nerozvíjely. Rozsivky po zařazení říční vody do nádrže pravděpodobně odsedimentovaly, protože jejich hustota je vyšší, než hustota vody (Wetzel, 2001). Zelené řasy z přítoku svými rozměry patřily podle GALD mezi snadno konzumovatelné řasy a mohly se tudíž stát potravou herbivorních filtrátorů. Navíc se v obou případech jedná o druhy (funkční skupiny) adaptované spíše na mělké, živinami bohaté a intenzivně míchané biotopy (Reynolds et al., 2002), což zcela odpovídá situaci v přítoku. Podmínky ve stratifikované nádrži jsou odlišné a nepředstavují pro tyto skupiny vhodné prostředí.

Vodní nádrž Římov je výrazně autochtonně založená a inokulum přinášené řekou je velmi nízké jak v porovnání s biomasou přímo v nádrži, tak i v porovnání s jinou údolní nádrží - Orlíkem (Mašín et al., 2003). V Orlíku je tento poměr opačný a přítokem je přinášeno velké množství alochtonní biomasy, zatímco kvůli krátké době zdržení (< 50 dní) je autochtonní produkce v nádrži omezena.

Hrubý (2002) uvádí, že v jarním období, v době jarního maxima fytoplanktonu, před ustavením stratifikace, inokulum z přítoku ovlivňovalo taxonomické složení fytoplanktonu horní části Říмова. Je to způsobeno stejnou teplotou vody v přítoku a v nádrži, což umožňuje přímé míchání říční vody do vrchní části vodního sloupce. V období sledovaném v této práci byla vytvořena stratifikace a epilimnion tak byl od přítokové vody částečně izolován.

Přechodná část nádrže byla charakterizována vyššími koncentracemi fosforu a křemíku a signifikantně nižším poměrem eufotické a míchané vrstvy, což značí horší dostupnost světla v této zóně oproti jezerní části nádrže Římov. Menší eufotická hloubka spojená se zvýšenou turbiditou byla v této části nádrže zapříčiněna zejména

rozvojem biomasy fytoplanktonu, s níž pozitivně koreluje koncentrace kyslíku a saturace kyslíkem, které jsou v této zóně vyšší, než ve zbytku nádrže.

Skupina **H₁** typická pro toto stanoviště, sdružuje druhy schopné fixovat vzdušný dusík. V této práci byly dominantní dva druhy z této skupiny – *Aphanizomenon flos-aquae* a *Anabaena circinalis*. Skupina **H₁** je tolerantní k nízké koncentraci dusíku, ale vyžaduje vyšší koncentrace fosforu, dostatek světla a stabilní stratifikaci (Reynolds et al., 2002). Klíčovým faktorem způsobujícím největší rozvoj této skupiny v přechodné části nádrže byla patrně koncentrace RRP, která zde byla po celou studovanou dobu vysoká díky přísunu z přítoku (Vyhnálek et al., 1994). Z vysoké koncentrace dusíku ve vodě po celé sledované období a velmi řídkého výskytu heterocytů ve vláknech obou druhů lze usuzovat, že ani u jednoho druhu neprobíhala fixace dusíku příliš intenzivně a limitace dusíkem nebyla pravděpodobná. I přes citlivost této skupiny na nedostatek světla zřejmě k limitaci světlem nedocházelo často, protože poměr eufotické a míchané vrstvy klesl pod hodnotu 1 jen velmi zřídka.

Další funkční skupinou typickou pro přechodnou část nádrže byla **Lm**, kterou tvoří druhy sinic schopné vertikální migrace ve vodním sloupci (*Microcystis aruginosa*, *Woronichinia naegeliana*) společně dinoflageláty vyznačujícími se velkým buněčným objemem (*Ceratium hirundinella*). Tato skupina je charakteristická pro letní epilimnion eutrofních nádrží (Reynolds et al., 2002) a kromě koncentrace dusíku jsou její požadavky obdobné jako předchozí skupiny. Na rozdíl od **H₁** byl výskyt skupiny **Lm** téměř zcela omezen pouze na přechodnou zónu. Komárková et al. (2003) uvádí výskyt rodu *Microcystis* korelovaný s teplotou vody. V předkládané práci redundanční analýza tuto korelaci nepotvrdila.

Jezerní část nádrže je možné charakterizovat nejnižšími koncentracemi RRP a vyšší teplotou. Společenstva fytoplanktonu tu byla pravděpodobně po značnou část sledovaného období limitována dostupností fosforu, jehož koncentrace byly dlouhodobě pod hodnotou $5 \mu\text{g}\cdot\text{l}^{-1}$ udávanou jako mezní hodnota limitace fosforem pro Římov (Nedoma et al., 1993). Skupina N, která je další dominantní skupinou v nádrži a charakteristickou pro její jezerní část, vyžaduje míchanou vrstvu o tloušťce alespoň 2 – 3 metry (Padisák et al., 2009). V letním období byl tento požadavek splněn, což mohlo v jezerní části nádrže přispět k masivnímu rozvoji skupiny N, jejímž, typickým zástupcem je krásivka *Cosmarium* sp. Zatímco většina druhů se namnožila v přechodové zóně a následně se šířila směrem ke hrázi, *Cosmarium* se v transientní zóně objevilo ve velmi nízkých počtech a jeho rozvoj probíhal výhradně v jezerní části Říмова. Pro skupinu N je charakteristická tolerance k nedostatku živin, což je v souladu s podmínkami v jezerní části nádrže. Zvýšená citlivost na rostoucí hodnoty pH nebyla v nádrži Římov pozorována, neboť pH běžně překračovalo hodnotu 9. V literatuře je popsána dominance této skupiny v epilimniu vodní nádrže jako důsledek atelomixie (Barbosa & Padisák, 2002). Atelomixii původně popsal Lewis (1978). Jde o jev způsobený velkým rozdílem teplot vzduchu mezi dnem a nocí, mající za následek střídavé zmenšování a zvětšování míchané vrstvy ve čtyřadvacetihodinové periodě. Ve vertikálním profilu teplot se projevuje charakteristickým vzorem se dvěma „metalimnetickými zlomy“, kdy jsou v profilu znatelné dvě skočné vrstvy. Atelomixie je častá v teplých monomiktických jezerech. Souza et al. (2008) na základě časté dominance krásivek za těchto podmínek, vytvořili novou funkční skupinu N_A charakterizující epilimnium s nízkým obsahem živin při současném výskytu atelomixie. V předkládané práci ale nebyl tento jev na Římově zaznamenán, proto jsem *Cosmarium* sp. zařadil do skupiny N (Reynolds et al., 2002).

Illek (2006) uvádí, že vzorky z dlouhodobého sledování Říмова, ve kterých je dominantní krásivka *Staurastrum planktonicum*, jsou často spojeny s teplotním profilem odpovídající atelomixii. Konstatuje ale, že pro upřesnění, zda jde opravdu o tento jev, je soubor dostupných dat příliš malý. Vzhledem k předpokládané limitaci fosforem v jezerní části nádrže lze usuzovat, že *Cosmarium* se zde rozvinulo díky schopnosti růstu v podmínkách nízké koncentrace živin a využilo tak uvolněnou ekologickou niku.

Obdobné nároky, jako skupina **N** má i skupina **P** reprezentovaná rozsivkou *Fragilaria crotonensis*. Podle Reynoldse et al. (2002) je skupina **P** typická pro epilimnion eutrofních nádrží a jezer a vyznačuje se tolerancí k nižší intenzitě světla a citlivostí k silné stratifikaci a nedostatku křemíku. Význam pro oddělení jednotlivých částí nádrže není vzhledem k její distribuci příliš velký. Dobře však dokumentuje eutrofní charakter nádrže.

Kryptomonády představují skupinu **Y**. Tato skupina se vyznačuje oportunistickým chováním a je schopna žít v širokém rozmezí podmínek (Padisák et al., 2009; Caputo et al., 2008). V Římově byly kryptomonády přítomné ve všech odběrových místech po celý rok, a proto se nedají využít jako indikační skupina charakteristická pro určitou zónu.

5.3 Funkční skupiny

Od fyzikálně chemické odlišnosti jednotlivých zón se odráží také struktura společenstva fytoplanktonu vyjádřená přítomností jednotlivých funkčních skupin (Borges et al., 2008). Použití funkčních skupin v ekologických analýzách přináší oproti taxonomickému pojetí, kdy se používají velké fylogenetické skupiny několik výhod. Funkční skupina má přesně definovaný habitat, takže přítomnost určité

skupiny indikuje konkrétní podmínky prostředí. Pokud se v různých částech nádrže vyskytují různé skupiny, lze na základě jejich přítomnosti odlišit zóny lišící se jednou, nebo více environmentálními proměnnými. Pomocí konceptu funkčních skupin fytoplanktonu lze odlišit ekologicky vyhraněné skupiny patřící do jedné skupiny taxonomické. V případě nádrže Římov se jedná např. rozsivky v přítoku (*Nitzschia* spp) od *Fragilaria crotonensis* ve zbytku nádrže. Funkční skupiny tak umožňují ekologům dobré rozlišení společenstev planktonu, aniž by bylo třeba zacházet s dlouhými seznamy nalezených taxonů (Padisák et al., 2009). Pomocí funkčních skupin vyjadřujících adaptivní vlastnosti jednotlivých druhů je možné se vyhnout obtížím spojeným s porovnáváním rozdílných taxonů a nepřesnostem v taxonomickém hodnocení (Salmaso & Padisák, 2007). Tento koncept může pomoci v předpovídání typů fytoplanktonu pro různé kombinace podmínek prostředí. Aby systém funkčních skupin vyhovoval požadavkům na něj kladeným, je naprosto nutné zařazovat jednotlivé druhy do patřičné asociace na základě důkladné znalosti autoekologie druhu (Padisák et al., 2009).

5.4 Sezónní sukcese

Sezónní sukcese fytoplanktonu byla zhruba shodná s tzv. PEG-modelem (Sommer et al., 1986). Po fázi čiré vody se vytvořila postupně dvě letní maxima, první tvořené rozsivkou *Fragillaria crotonensis*, druhé sinicové v přechodné části a krásivkové u hráze. Pomocí funkčních skupin je možné sukcesi fytoplanktonu pro jednotlivá stanoviště vyjádřit následovně: přítok **D** → **J**, **D**, **Y** → **Y**, **D**; přechodná zóna **Y** → **P** → **Lm** → **H₁** → **Y**; jezerní část **Y** → **P** → **N** → **H₁** → **Y**. Uvedené sekvence dokládají eutrofní charakter nádrže (Reynolds et al., 2002). V průběhu fáze čiré vody (duben, květen) charakterizované nízkou biomasou a převahou

kryptomonád, se udržovaly poměrně vysoké koncentrace fosforu i křemíku v nádrži, které umožnily na přelomu května a června vytvoření silné populace *Fragilaria crotonensis*. Spouštěcím impulsem byla zřejmě teplota vody, která se v tomto období začala trvale pohybovat nad hodnotami 17°C – 20°C udávanými jako optimální pro rozvoj tohoto druhu (Houk, 1986). V průběhu rozsivkového maxima klesala koncentrace křemíku až k hodnotám 0,25 mg.l⁻¹, které nedosahují hranice limitace (např. Wetzel, 2001 uvádí 0,2 mg.l⁻¹), ale snížená dostupnost křemíku přesto mohla způsobit zpomalení růstu *Fragilaria crotonensis*, jejíž růstové optimum leží podle zjištění Houka (1986) mezi 0,5 a 1,6 mg.l⁻¹. Nižší koncentrace Si ve spojení s vysokým obsahem fosforu v přechodné zóně pak zřejmě umožnily její náhradu sinicemi, které jsou v takových podmínkách konkurenčně silnější (Reynolds, 1984a). Podobnou výměnu dominanty pozorovali Znachor et al. (2008) v roce 2006, kdy při klesající koncentraci křemíku (která v tomto případě také neklesla pod hranici limitace) byla do té doby dominantní *Fragilaria* vystřídána pikosinicemi.

V období podzimní cirkulace, kdy docházelo k míchání vodního sloupce, poklesu teploty a biomasy většiny druhů, začaly ve fytoplanktonu ve shodě s PEG-modelem (Sommer et al., 1986) opět převládat kryptomonády.

Zajímavým fenoménem je časový posun v sukcesi fytoplanktonu mezi jednotlivými odběrovými stanovišti. Vývoj většiny druhů byl u hráze o několik dní opožděn oproti přechodné části. Namnožení druhu v transientní zóně a jeho následné šíření směrem ke hrázi bylo pro dominanty téměř obecným trendem s výjimkou krásivky *Cosmarium* sp. Na stejný jev na Římově již dříve upozornil Hrubý (2002). Příčin tohoto fenoménu může být několik. Nižší koncentrace živin mohou způsobovat pomalejší start rozvoje fytoplanktonu v hrázové části a jeho nižší růstovou rychlost. Přenos již vytvořené biomasy pomocí vodního proudění, horizontálního míchání a

působením větru může hrát také důležitou roli (Wetzel, 2001, Marcé et al., 2007). Přesné objasnění příčin tohoto jevu by vyžadovalo další studii.

5.5 Povodňová událost

Rozsáhlá disturbance v podobě přívalového deště a následné prudké zvýšení přítoku do nádrže silně ovlivnilo podélný gradient fytoplanktonu na začátku září. Velké disturbance v podobě přívalového deště mohou silně naředit biomasu fytoplanktonu nebo jej z nádrže úplně vypláchnout, případně mohou ovlivnit sezónní sukcesí (Reynolds, 1993). Přívalová vlna zaznamenaná v průběhu této práce sice příliš nenarušila tepelnou stratifikaci, protože se zařadila podle teploty do patřičné hloubky ve vodním sloupci, měla ale za následek ztenčení epilimnia při horním odpouštění přes bezpečnostní přeliv hráze. Menší hloubka epilimnia pak umožňuje vyšší obohacování této vrstvy živinami při vertikálním míchání (Hejzlar, 1998). Koncentrace rozpuštěného fosforu v jezerní části nádrže se po této události zvýšily nad hodnotu $5 \mu\text{g.l}^{-1}$ a tato oblast přestala být tímto prvkem limitována. Zároveň povodňová vlna přemístila biomasu skupiny H1 původně nahromaděnou v přechodné zóně směrem k hrázi. Pravděpodobně kvůli změně podmínek a částečně kvůli vypláchnutí z nádrže, se po povodni již neobnovila populace krásivky *Cosmarium* sp.

5.6 Studium heterogenity fytoplanktonu

Při studiu distribuce fytoplanktonu v prostředí je možné zvolit dva základní přístupy, ekofyziologický, založený na experimentálně stanovených růstových požadavcích, kompetičních schopnostech a úmrtnosti, nebo srovnávací a popisný přístup, který se snaží odhalit distribuční vzorce na základě terénních studií (Salmaso,

2003). Při druhém způsobu je nutné zvolit vhodné měřítko na časové i prostorové škále. Zatímco počet vzorkovacích bodů bývá obvykle stanoven tak, aby postihl všechny důležité části nádrže (Nogueira, 2000; Borges et al., 2008), časové měřítko se může velmi lišit. Při studiu horizontální heterogenity je běžná frekvence vzorkování tři až čtyři měsíce (Nogueira, 2000; Borges et al., 2008). V práci Ryan et al. (2008) byl interval nepravidelný a v určitých obdobích se zkracoval až na jeden týden. Jiné schéma zvolili Nogueira et al. (1999). Intenzivní monitoring v podélném profilu probíhal vždy několik dní v každém ročním období.

Pravidelný monitoring vodní nádrže Římov probíhá na Hydrobiologickém ústavu v třítydenních intervalech, ale vzhledem ke krátké generační době sinic a řas (0,5 – 7 dní, Reynolds, 1984a) je pro studium dynamiky fytoplanktonu nedostatečný (Komárková et al., 2003).

Podrobné monitorování heterogenity i sukcese fytoplanktonu je velmi důležité pro důkladnou znalost ekologických procesů probíhajících ve vodním prostředí a v této práci umožnilo zachytit i změny ve struktuře fytoplanktonu, které by standardní vzorkovací schéma pravděpodobně neodhalilo, např. dominance funkční skupiny **Lm** byla omezena jen na přechodnou část nádrže. Je nutné zdůraznit, že odběr vzorků na jednom místě – typicky u hráze – rozhodně nereprezentuje celou nádrž. Ve složení fytoplanktonu v nádrži Římov byla znatelná kontinuita, ale přesto se v jeden a ten samý okamžik dominanty u hráze a ve vyšších částech nádrže podstatně lišily velikostí biomasy i taxonomickým složením. Toto je pravděpodobně první práce, která tento fakt podrobně popsala, a díky intenzivnímu vzorkování s poměrně krátkými intervaly mezi odběry byl shromážděn zatím nejpodrobnější soubor dat svého druhu.

6. Závěry

1) V nádrži bylo možné rozlišit tři odlišné zóny – přítoková, přechodná a jezerní.

Přítoková část se od ostatních lišila ve fyzikálněchemických parametrech a i v taxonomické složení sinic a řas v přítoku dlouhodobě přetrvávaly rozdíly oproti zbytku nádrže. Typickými funkčními skupinami byly **D** a **J**.

Přechodná část byla charakterizována vysokými hodnotami koncentrace fosforu, křemíku a následně nárůstem biomasy. Nejvýznamnějšími funkčními skupinami zde byly **H₁** a **Lm**.

Pro jezerní část byla typická nízká koncentrace živin a skupina **N**.

Koncept funkčních skupin se ukázal jako vhodný pro rozlišení jednotlivých částí nádrže.

2) Důležitým faktorem ovlivňujícím podélnou distribuci fytoplanktonu byla velikost přítoku. Nízký průtok pomáhal udržet dobře vyvinutý podélný gradient živin od přítoku k hrázi, který následně ovlivnil sukcesi fytoplanktonu. Pro sukcesi fytoplanktonu byly určující hlavně koncentrace fosforu a křemíku.

Většina dominantních druhů se nejdříve vyskytla v přechodné zóně a teprve s určitým zpožděním se rozvinula u hráze. Vzorky odebírané v jedné části přehrady tedy nereprezentují celou nádrž.

3) Druhy přinesené přítokem se dále v nádrži vyskytovaly jen zřídka a neměly žádný větší ekologický význam.

7. Citovaná literatura

- Allan, D. J., 1995. Stream ecology, Structure and function of running waters, University of Michigan, Michigan.
- Barbosa, F. A. R. & J. Padisák, 2002. The forgotten lake stratification pattern: atelomixis. *Verhandlungen Internationale Vereinigung für Theoretische und Angewandte Limnologie* 28: 1385–1395.
- Borges, P. A. F., S. Train & L. C. Rodrigues, 2008. Spatial and temporal variation of phytoplankton in two subtropical Brazilian reservoirs. *Hydrobiologia* 607: 63–74.
- Caputo, L., L. Naselli-Flores, J. Ordonez & J. Armengol, 2008. Phytoplankton distribution along trophic gradients within and among reservoirs in Catalonia (Spain). *Freshwater Biology* 53: 2543–2556.
- Connel, J.H., 1978. Diversity in tropical rainforests and coral reefs. *Science* 199: 1302–1310
- Gregor, J. & B. Maršálek, 2004. Freshwater phytoplankton quantification by chlorophyll alpha: a comparative study of in vitro, in vivo and in situ methods. *Water Res.* 38: 517 – 522.
- Gregor, J., R. Geriš, B. Maršálek, J. Heteša & P. Marvan, 2005. In situ quantification of phytoplankton in reservoirs using a submersible spectrofluorometer. *Hydrobiologia* 548: 141–151.
- Hejzlar, J. & V. Vyhnálek, 1998. Longitudinal heterogeneity of phosphorus and phytoplankton concentrations in deep-valley reservoirs. *International Review of Hydrobiology (special issue)* 83: 139–146.
- Hejzlar, J. 1998. Transportní procesy v nádrži Římov. *Sborník Orlice 1998, Žamberk*.
- Hejzlar, J. & M. Straškraba, 1989. On the horizontal distribution of limnological variables in Římov and other stratified Czechoslovak reservoirs. *Arch. Hydrobiol. Beih. Ergebn. Limnol.*, 33: 41–55.
- Houk, V., 1986. The Phytoplankton of the Želivka Reservoir. *Limnologica* 17: 291–300
- Hrubý, P., 2002. Vliv přítoku na podélnou distribuci fytoplanktonu v přehradní nádrži Římov. *Magisterská práce, Biologická fakulta JU, České Budějovice*.
- Huszar V. L. M. & N. F. Caraco, 1998. The relationship between phytoplankton composition and physical–chemical variables: A comparison of taxonomic and morphological–functional descriptors in six temperate lakes. *Freshwater Biology* 40: 679–696.
- Hutchinson, G. E., 1961. The paradox of the plankton. *Am. Nat.* 95: 137–145.

- Chorus, I. & J. Bartram, 1999. Toxic cyanobacteria in water, a guide to their public health, consequences, monitoring and management, E & FN Spon, London and New York.
- Illek, P., 2006. Analýza variability biomasy a druhového složení fytoplanktonu v nádrži Římov. Magisterská práce, Biologická fakulta JU, České Budějovice.
- Kimmel, B. L., O. T. Lind & L. J. Paulson, 1990. Reservoir primary production. In Thornton, K. W., B. L. Kimmel & F.E. Payne (eds), Reservoir Limnology: Ecological Perspectives. Wiley, New York, USA: 133–193.
- Komárková, J., 1989. Changes of phytoplankton assemblage during the spring period in the moderately eutrophic Římov reservoir (Czechoslovakia). Arch. Hydrobiol. Beih. Ergebn. Limnol. 33: 419-433.
- Komárková, J., V. Vyhnálek & J. Kubečka, 1995. Impact of fishstock manipulation on the composition of net phytoplankton in the Římov reservoir (Czech Republic). Wat. Sci. Tech. 32: 207-216.
- Komárková, J. & J. Hejzlar, 1996. Summer maxima of phytoplankton in the Římov reservoir in relations to hydrologic parameters and phosphorus loading. Archiv für Hydrobiologie. 136: 217–236.
- Komárková, J., O. Komárek & J. Hejzlar, 2003. Evaluation of the long term monitoring of phytoplankton assemblages in a Canon-shape reservoir using multivariate statistical methods. Hydrobiologia 504: 143–157.
- Kopáček, J. & J. Hejzlar, 1993. Semi-micro determination of total phosphorus in fresh waters with perchloric acid digestion. Intern. J. Environ. Anal. Chem. 53: 173-183.
- Lewis, W. M., 1976. Surface/volume ratio: implication for phytoplankton morphology. Science 192: 885–887.
- Lewis, W. M., 1978. Dynamics and succession of the phytoplankton in a tropical lake: Lake Lanao, Philippines. Journal of Ecology 66: 849–880.
- Lund, J. W. G., C. Kipling & Le E. D. Cren, 1958. The inverted microscope method of estimating algal numbers and the statistical basis of estimations by counting. Hydrobiologia 11: 143-170.
- Mackereth, F. J. H., J. Heron & J. F. Talling, 1989. Water analysis: Some revised methods for limnologists. Second impression. Freshwater Biological Association, Ambleside.
- Marcé, R., C. Feijoó, E. Navarro, J. Ordoñez, J. Gomà & J. Armengol, 2007. Interaction between wind-induced seiches and convective cooling governs algal distribution in a canyon-shaped reservoir. Freshwater Biology 52: 1336–1352.
- Mašín, M., J. Jezbera, J. Nedoma, V. Straškrabová, J. Hejzlar & K. Šimek, 2003. Changes in bacterial community composition and microbial activities along the

longitudinal axis of two canyon-shaped reservoirs with different inflow loading. *Hydrobiologia* 504: 99–113.

Murphy, J. & J. P. Riley, 1962. A modified single solution method for determination of phosphate in natural waters. *Analytica Chimica Acta* 27: 31 – 36.

Naselli-Flores, L., 2000. Phytoplankton assemblages in twenty-one Sicilian reservoirs: relationships between species composition and environmental factors. *Hydrobiologia* 424: 1–11.

Nedoma, J., Porcalová, P., Komárková, J., Vyhnálek, V. 1993. Phosphorus deficiency diagnostics in the eutrophic Římov reservoir. *Water Science and Technology* 28: 75–84.

Nogueira, M. G, R. Henry & F. E. Maricatto, 1999. Spatial and temporal heterogeneity in the Jurumirim Reservoir, Sao Paulo, Brazil. *Lakes & Reservoirs: Research and Management* 4: 107–120.

Nogueira, M. G., 2000. Phytoplankton composition, dominance and abundance as indicators of environmental compartmentalization in Jurumirim Reservoir (Paranapanema River), São Paulo, Brazil. *Hydrobiologia* 431: 115–128.

Padisák, J., L. O. Crossetti & L. Naselli-Flores, 2009. Use and misuse in the application of the phytoplankton functional classification: a critical review with updates. *Hydrobiologia* 621: 1–19.

Procházková, L., 1959. Bestimmung der Nitrate im Wasser. *Zeitschrift für Analytische Chemie* 167: 254–260.

Reynolds, C. S., 1980. Phytoplankton assemblages and their periodicity in stratifying lake systems. *Holarctic Ecol.* 3: 141–159.

Reynolds, C. S., 1984a. *The ecology of freshwater phytoplankton*. Cambridge University Press, Cambridge, London, New York, New Rochelle, Melbourne, Sydney.

Reynolds, C. S., 1984b. Phytoplankton periodicity: the interactions of form, function and environmental variability. *Freshwater Biology* 14: 111–142.

Reynolds, C. S., 1988. Functional morphology and the adaptive strategies of freshwater phytoplankton. In Sandgren C. D. (ed.), *Growth and Reproductive Strategies of Freshwater Phytoplankton*. Cambridge University Press, Cambridge: 388–433.

Reynolds, C. S., 1993. Scales of disturbance and their role in plankton ecology. *Hydrobiologia* 249: 157–171.

Reynolds, C. S., V. L. M. Huszar, C. Kruk, L. Naselli-Flores & S. Melo, 2002. Towards a functional classification of the freshwater phytoplankton. *Journal of Plankton Research* 24: 417–428.

- Ryan, N. J., S. M. Mitrovic & L. C. Bowling, 2008. Temporal and spatial variability in the phytoplankton community of Myall Lakes, Australia, and influences of salinity. *Hydrobiologia* 608: 69–86.
- Salmaso, N., 2003. Life strategies, dominance patterns and mechanisms promoting species coexistence in phytoplankton communities along complex environmental gradients. *Hydrobiologia* 502: 13–36.
- Salmaso, N. & J. Padisák, 2007. Morpho-Functional Groups and phytoplankton development in two deep lakes (Lake Garda, Italy and Lake Stechlin, Germany). *Hydrobiologia* 431: 115–128.
- Scheffer, M., S. Rinaldi, J. Huisman & F. J. Weissing, 2003. Why plankton communities have no equilibrium: solutions to the paradox. *Hydrobiologia* 491: 9–18.
- Sommer, U., Z. M. Gliwicz, W. Lampert & A. Duncan, 1986. The PEG-model of seasonal succession of planktonic events in fresh waters. *Archiv für Hydrobiologie* 106: 433–471.
- Souza, M. B. G., C. F. A. Barros, F. A. R. Barbosa, É. Hajnal & J. Padisák, 2008. Role of atelomixis in replacement of phytoplankton assemblages in Dom Helvécio Lake, South-East Brazil. *Hydrobiologia* 607: 211–224.
- Straškraba, M., 1998. Limnological differences between deep valley reservoirs and deep lakes. *International Review of Hydrobiology* (special issue) 83: 1–12.
- Šimek, K., K. Hornák, J. Jezbera, J. Nedoma, P. Znachor, J. Hejzlar & J. Sed'a, 2008. Spatio-temporal patterns of bacterioplankton production and community composition related to phytoplankton composition and protistan bacterivory in a dam reservoir. *Aquatic Microbial Ecology* 51 (3): 249–262.
- Šmilauer, P. & J. Lepš, 2003. *Multivariate analysis of ecological data using CANOCO*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Ter Braak, C. J. F. & P. Šmilauer, 1998. *CANOCO Reference Manual and User's Guide to Canoco for Windows, Software for Canonical Community Ordination (version 4)*. Centre for Biometry, Wageningen, Microcomputer Power (Ithaca, NY, USA).
- Thornton, K. W., B. L. Kimmel & F. F. Payne, 1990. *Reservoir Limnology: Ecological Perspectives*. Wiley and Sons, New York.
- Tilman, D., 1977. Resource competition between planktonic algae: an experimental and theoretical approach. *Ecology* 58:338–348.
- Vyhnálek, V., J. Hejzlar, J. Nedoma & J. Vrba, 1994. Importance of the river inflow for the spring development of phytoplankton bloom in a eutrophic reservoir. *Freshwater Biology* 33: 73–81.

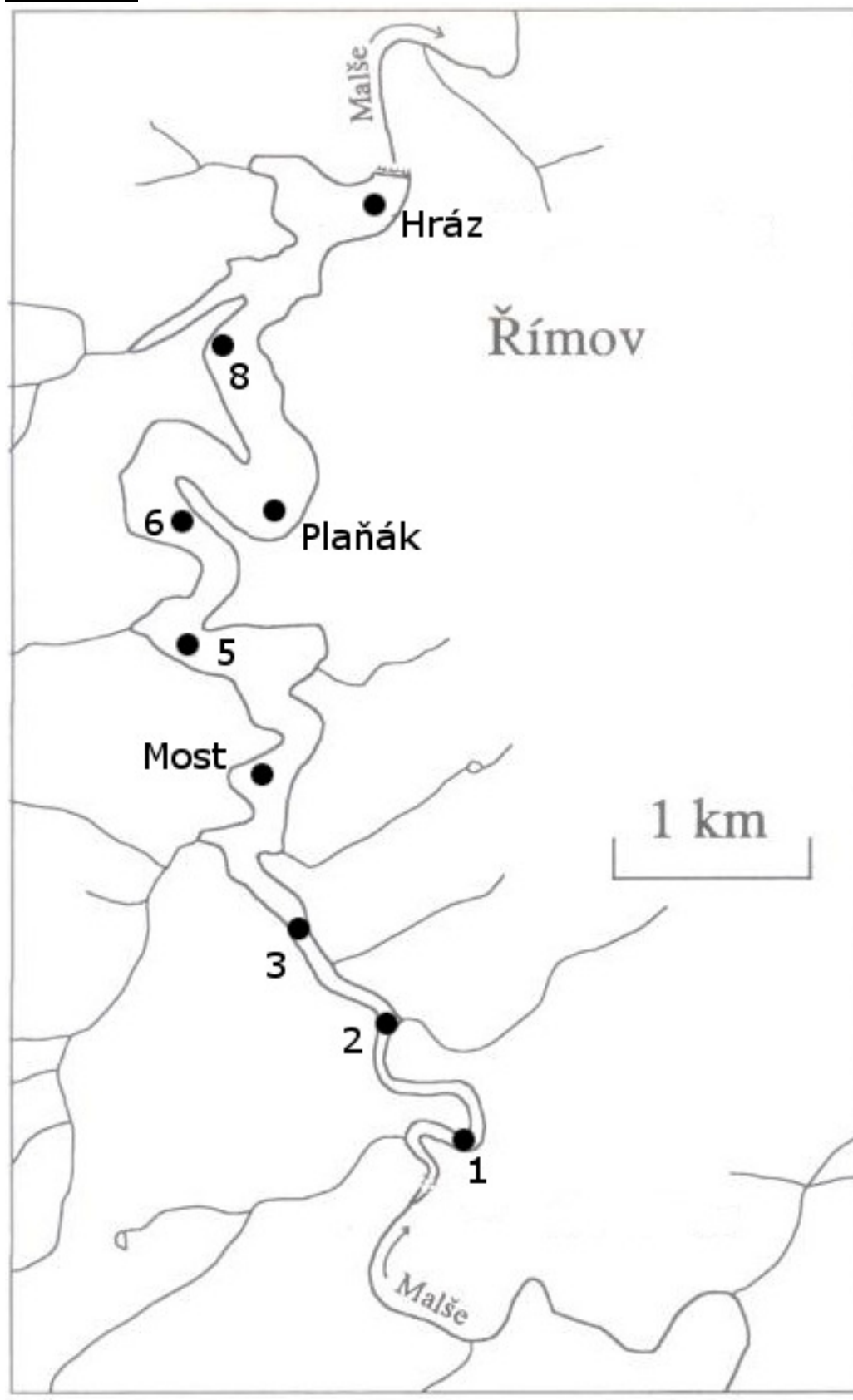
Wetzel, R. G., 2001. Limnology. Lake and river ecosystem. Academic Press, San Diego.

Znachor, P., E. Zapomělová, K. Řeháková, J. Nedoma & K. Šimek, 2008. The effect of extreme rainfall on summer succession and vertical distribution of phytoplankton in a lacustrine part of a eutrophic reservoir. *Aquatic Sciences* 70: 77–86.

8 Přílohy

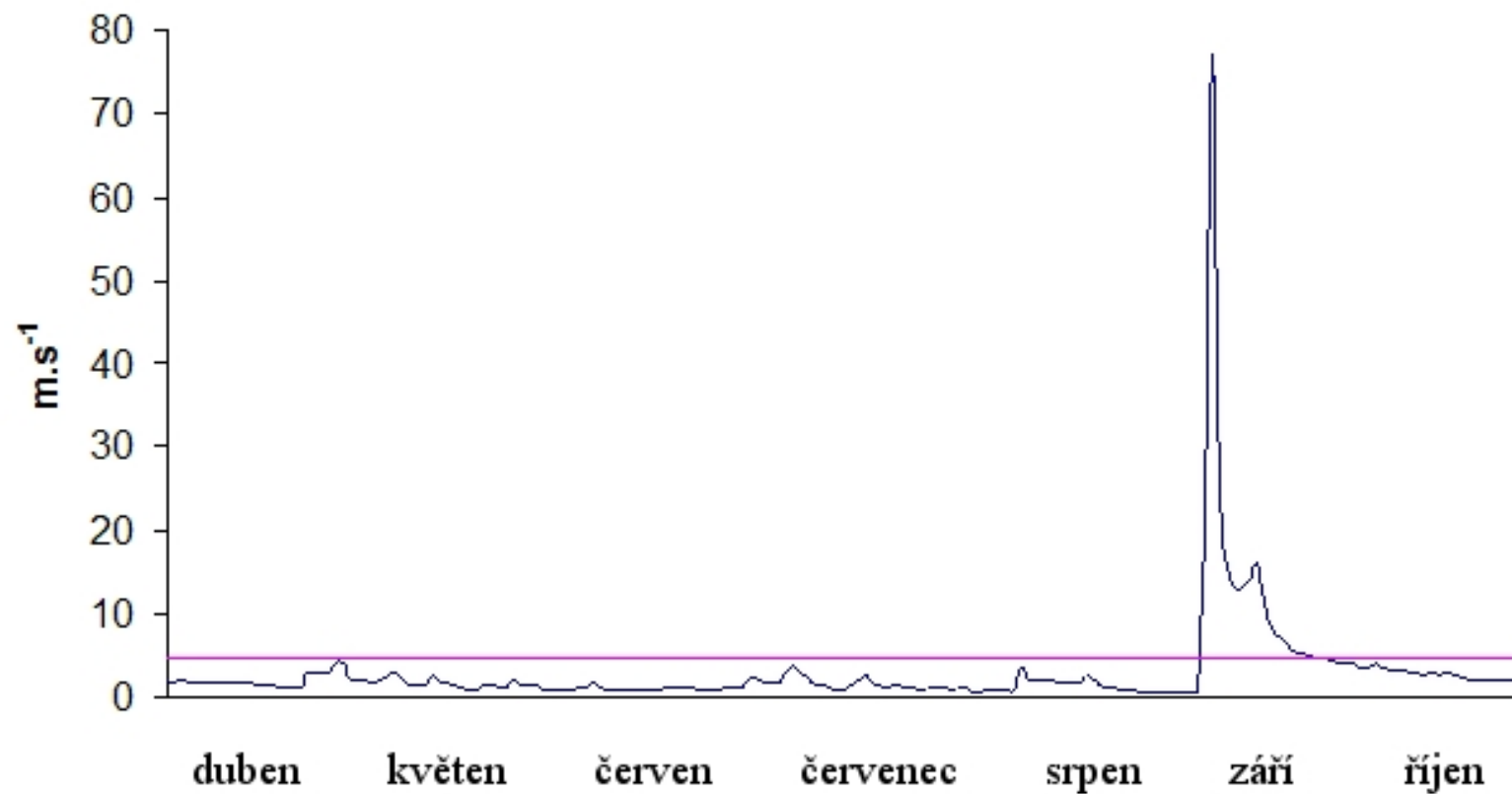
- 1. Mapka Říмова**
- 2. Sezónní vývoj hodnot průtoku**
- 3. Sezónní průběh měřených parametrů prostředí**
- 4. Sezónní vývoj teploty vody a stability stratifikace**
- 5. Sukcese fytoplanktonu v podélném profilu**
- 6. Časový posun v sukcesi**

Příloha 1:



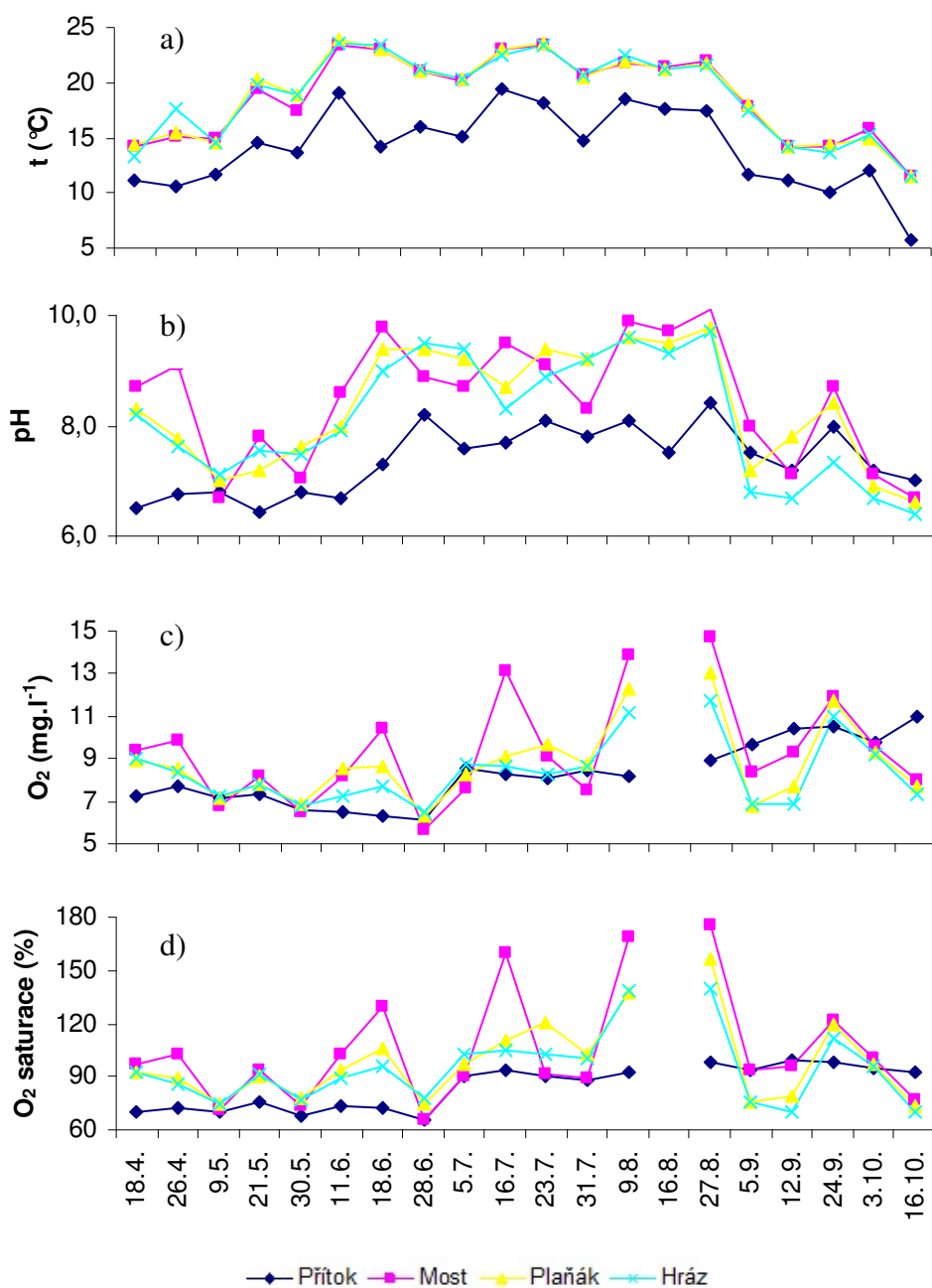
Příloha 1: Mapka vodní nádrže římov s vyznačenými odběrovými stanovišti

Příloha 2:



Příloha 2: Průběh průměrných denních hodnot průtoku Malše v profilu Pořešín (přítok do nádrže Římov) za sledovanou sezónu. Dlouhodobý průměrný průtok je znázorněn fialovou čarou.

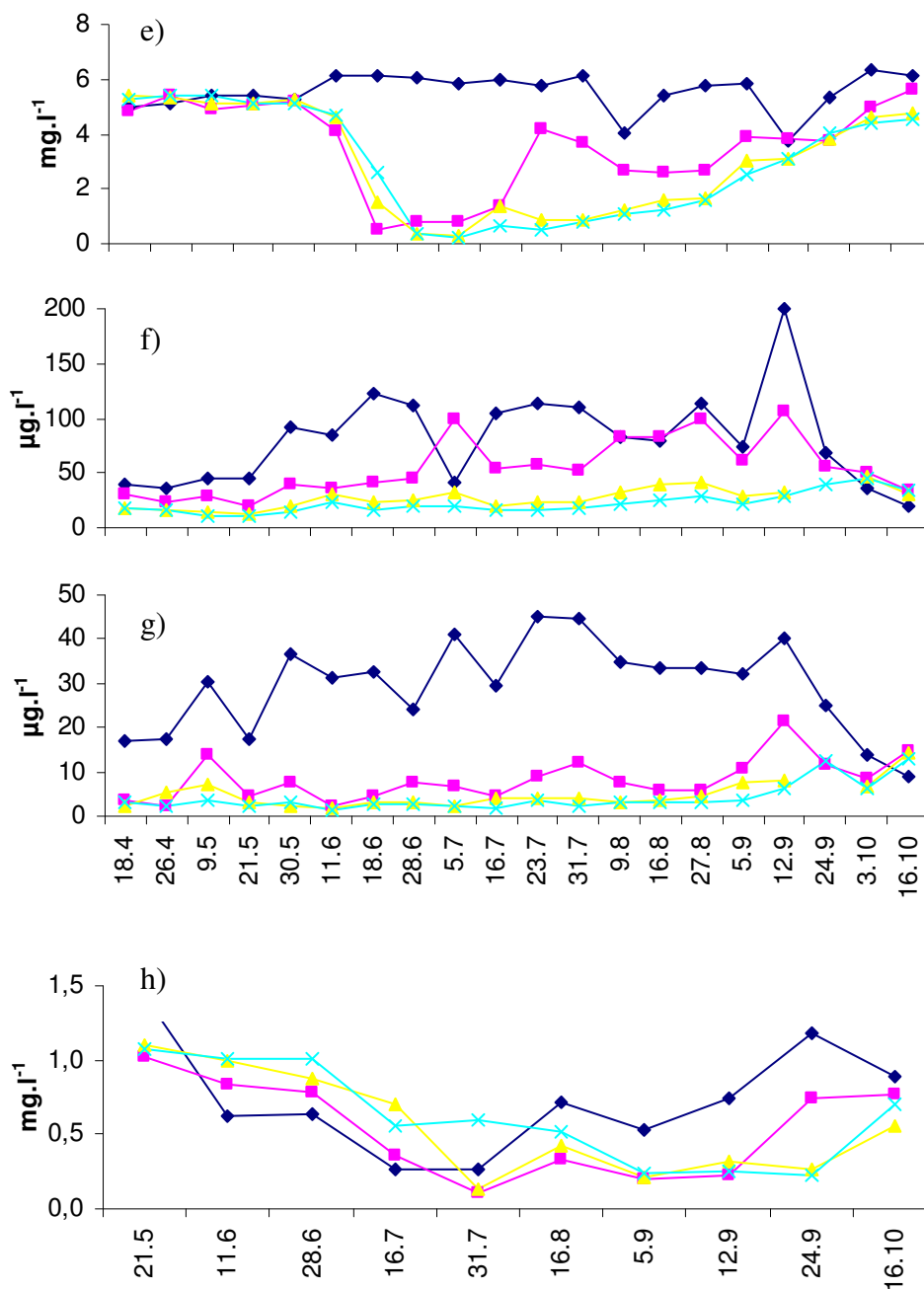
Příloha 3:



Příloha 3: Sezónní průběh měřených parametrů prostředí

a) teplota b) pH c) koncentrace rozpuštěného kyslíku d) saturace vody kyslíkem

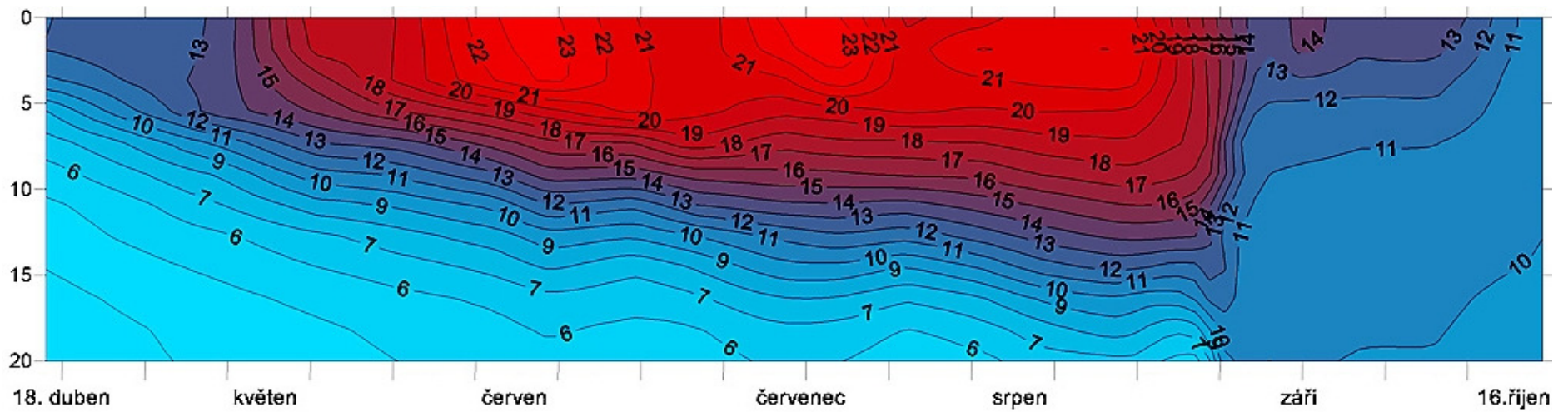
Příloha 3:



Příloha 3: Sezónní průběh měřených parametrů prostředí

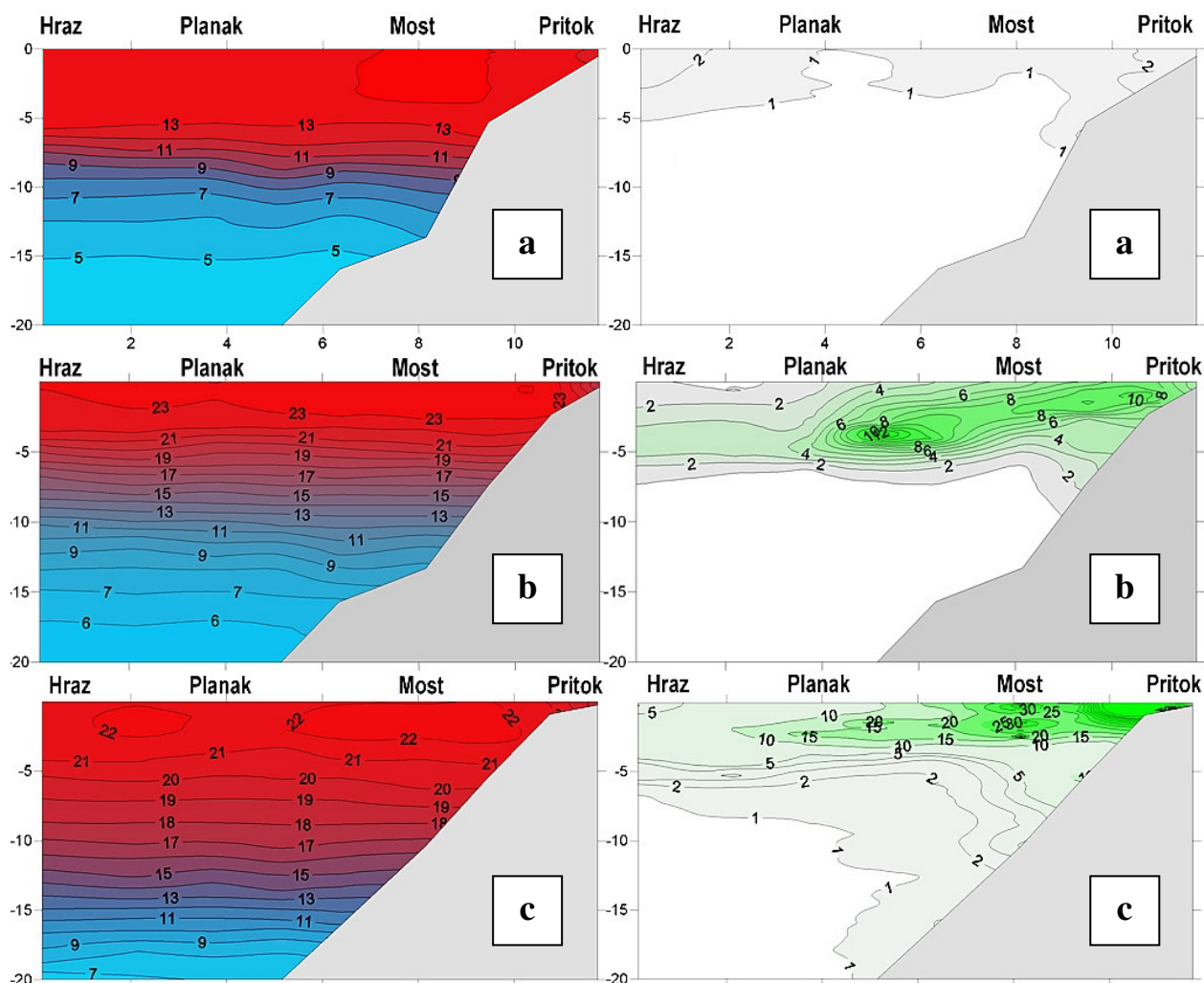
- e) koncentrace křemíku
- f) koncentrace celkového fosforu
- g) koncentrace rozpuštěného reaktivního fosforu
- h) koncentrace dusičnanů

Příloha 4:

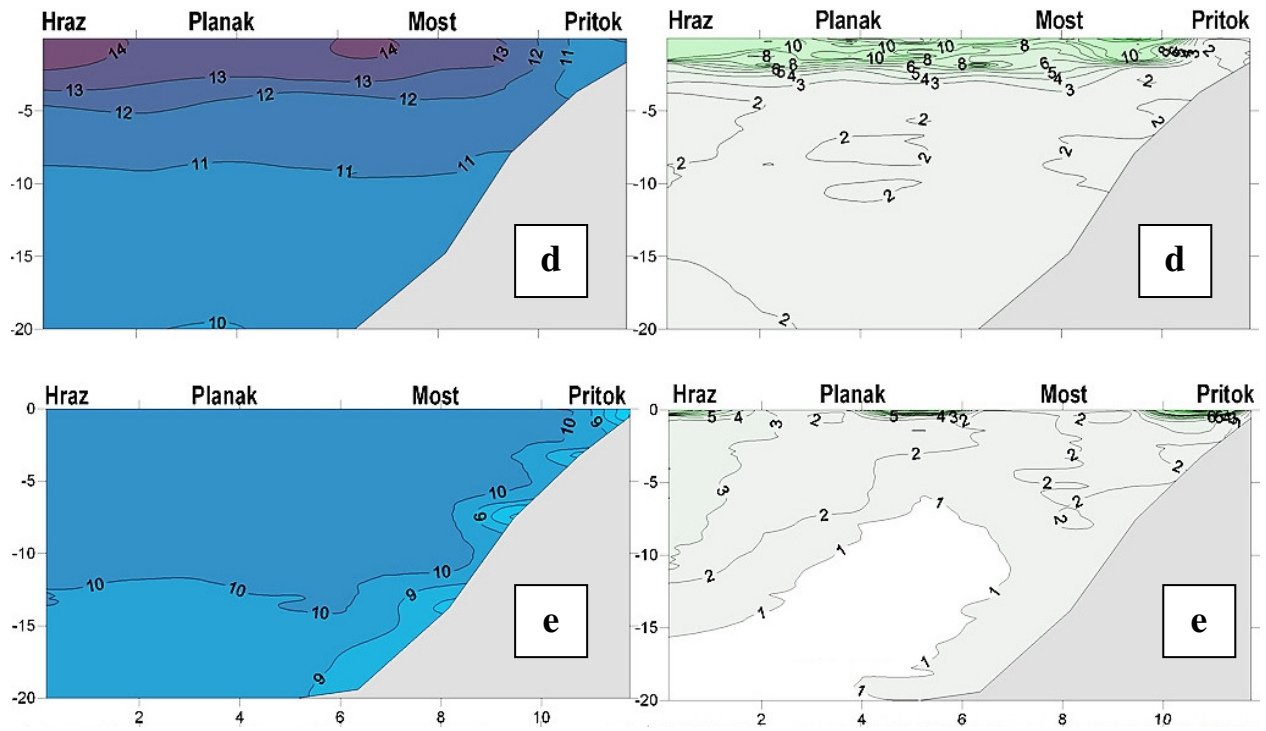


Příloha 4: Sezónní vývoj vertikálního profilu teploty v hrázové části nádrže Římov. Čísla v grafu označují teplotu ($^{\circ}\text{C}$), osa x vyjadřuje čas, na ose y je vynesena hloubka.

Příloha 5:



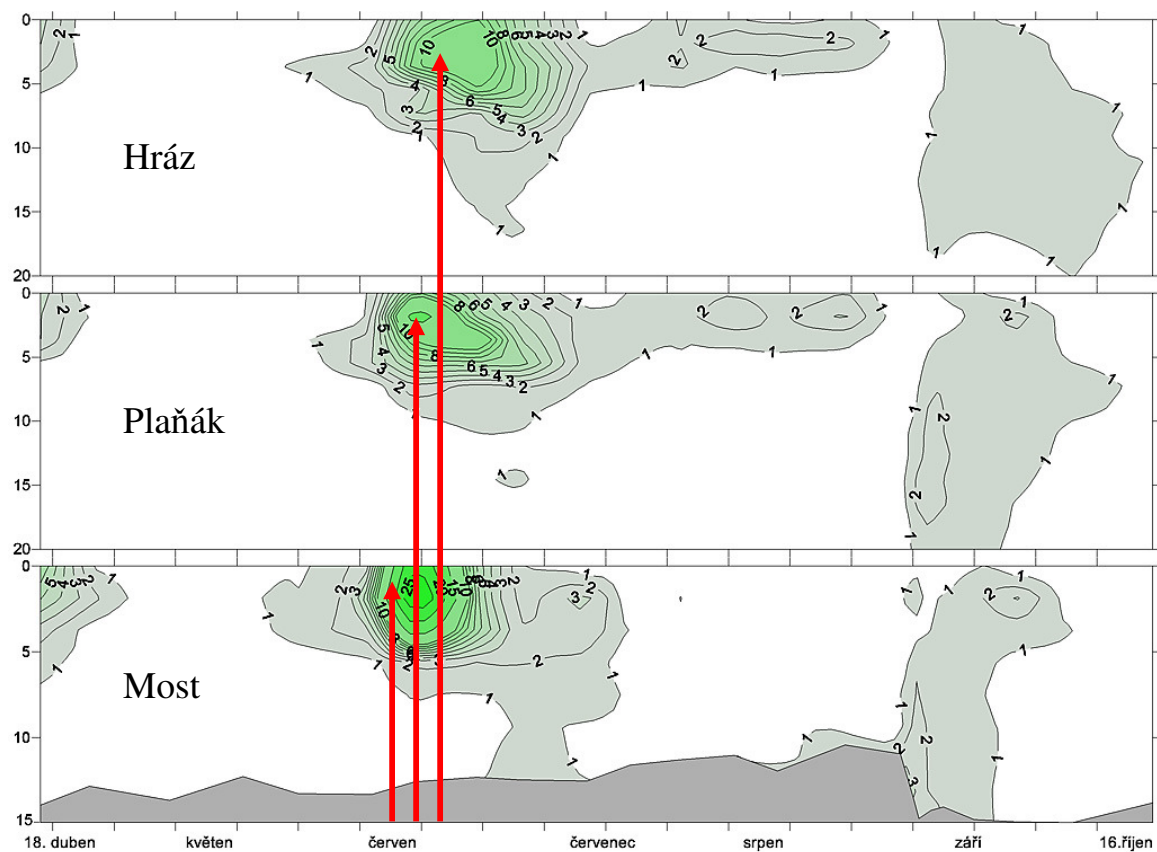
Příloha 5: Teplotní rozvrstvení (vlevo) a distribuce fytoplanktonu (vpravo) během sezóny. Čísla v grafu značí teplotu vodu (°C) nebo koncentraci chlorofylu a ($\mu\text{g.l}^{-1}$). Na ose x je vynesena vzdálenost od hráze (km) na ose y hloubka nádrže (m).
a) fáze „clear water“ v květnu b) rozvoj rozsivek v červnu
c) nástup sinic na konci července



Příloha 5: Teplotní rozvrstvení (vlevo) a distribuce fytoplanktonu (vpravo) během sezóny. Čísla v grafu značí teplotu vodu (°C) nebo koncentraci chlorofylu a ($\mu\text{g.l}^{-1}$). Na ose x je vynesena vzdálenost od hráze (km) na ose y hloubka nádrže (m).
 d) situace po povodni v září e) podzimní míchání v říjnu

Příloha 6:

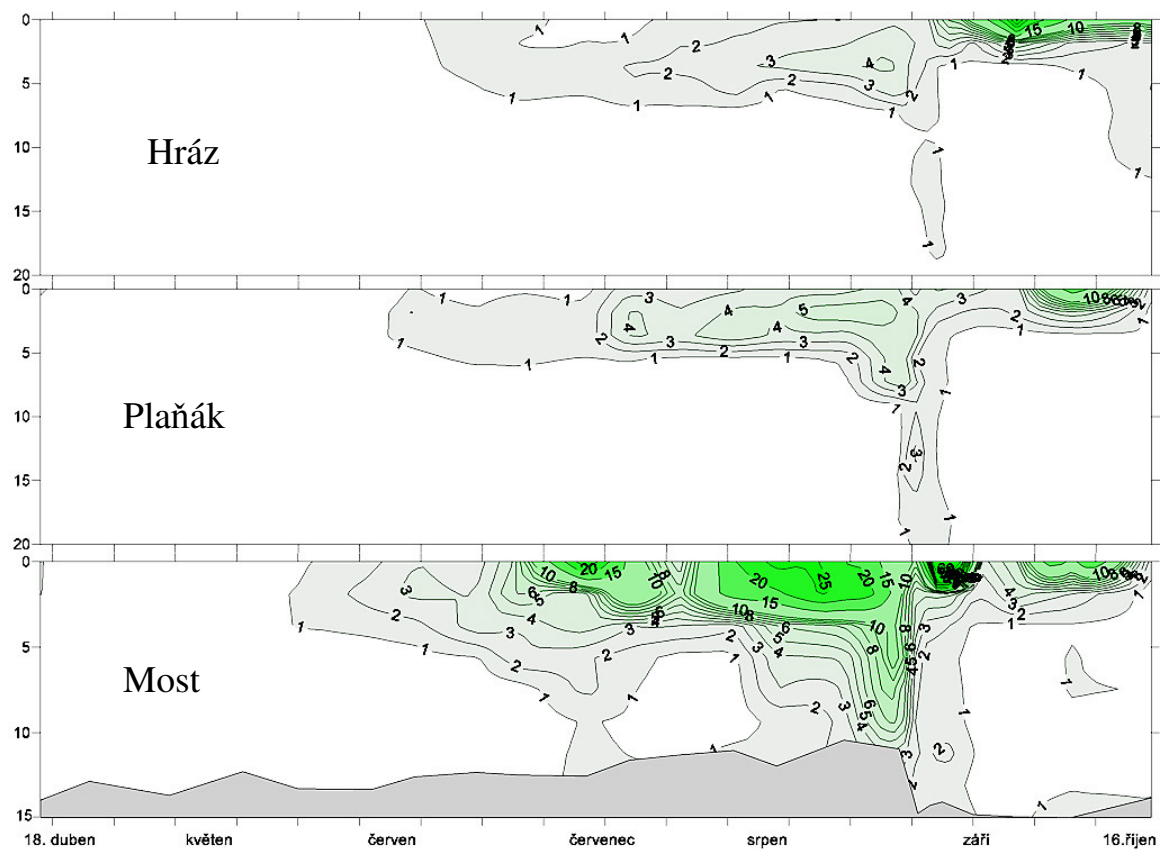
a)



Příloha 6a: Časový posun v sukcesi *Fragilaria crotonensis* (FS P)

Čísla v grafu znamenají naměřené hodnoty chlorofylu a ($\mu\text{g.l}^{-1}$). Na ose y je vynesena hloubka nádrže (m), osa x reprezentuje čas.

b)



Příloha 6b: Časový posun v sukcesi sinic (FS H1 + Lm)

Čísla v grafu znamenají naměřené hodnoty chlorofylu a ($\mu\text{g}\cdot\text{l}^{-1}$). Na ose y je vynesena hloubka nádrže (m), osa x reprezentuje čas.