

Hydrologické a hydrobiologické pomery Vysokých Tatier



Odborná štúdia k projektu OPVV 26220220087 „Vývoj ekologických metód pre kontrolu populácií vybraných druhov lesných škodcov v zraniteľných vysokohorských oblastiach Slovenska“



Scientica, s.r.o.

Hydrologické a hydrobiologické pomery Vysokých Tatier

Odborná štúdia k projektu OPVV 26220220087

„Vývoj ekologických metód pre kontrolu populácií vybraných druhov
lesných škodcov v zraniteľných vysokohorských oblastiach Slovenska“

Zhotoviteľ: Slovenská lesnícka spoločnosť, Banská Bystrica

Tatranská Lomnica, 2012



Európska únia

Európsky fond regionálneho rozvoja



Táto publikácia vznikla vďaka podpore v rámci Operačného programu Výskum a vývoj pre projekt: Vývoj ekologických metód pre kontrolu populácií vybraných druhov lesných škodcov v zraniteľných vysokohorských oblastiach Slovenska, kód ITMS: 26220220087, spolufinancovaný zo zdrojov Európskeho fondu regionálneho rozvoja.

„Podporujeme výskumné aktivity na Slovensku/Projekt je spolufinancovaný zo zdrojov EU“.

Obsah

Úvod	5
Hydrologické pomery	7
Krátka história poznávania bioty tatranských vôd	19
Flóra a fauna: Biodiverzita a biogeografia	23
Spoločenstvá potokov a jazier	26
Ohrozenie tatranských vôd	51
Acidifikácia a jej vplyv na vodné ekosystémy	51
Zotavovanie a obnova ekosystémov po acidifikácii	66
Klimatická zmena a jej možné následky	72
Literatúra	90

Úvod

Tatry sú úchvatné pohorie. Sú to naše Alpy v malom, vreckovom vydaní. Rozlohou a výškou za Alpami výrazne zaostávajú, ale pokiaľ ide o prírodné krásy, je v nich takmer všetko, čo možno nájsť v Alpách. Ich majestátny vzhľad sa dotkne každého, nech ich už pozoruje zdola z kotliny alebo z ústia niektorej z dolín, zhora zo sedla, či štítu. Iste, inak vníma tatranskú prírodu bežný turista, ktorý si sem prišiel oddýchnuť, inak horolezec, inak lesník a lesný robotník, inak biológ a ekológ a celkom inak pracovník cestovného ruchu. Každý z nich však vedome, možno podvedome cíti, že ide o výnimočné územie.

Tatry sú jedinečné pre svoj majestátny vzhľad, ktorý vznikol ako výsledok pôsobenia geologických síl za pomerne krátke obdobie štvrtohôr. Horský masív, ktoré vyzdvihli (a stále dvíhajú) tektonické procesy, následne modelovala veterná, vodná a glaciálna erózia. A boli to predovšetkým ľadovce, ktoré dali tomuto pohoriu jeho vzhľad. Reliéf Tatier nezodpovedá súčasným dominantným reliéfovým procesom. Je skutočne fosílny, pretože stále nesie zreteľné stopy po činnosti ľadovcov a klíme, ktorá prevládala počas zaľadnenia a žiadne procesy za posledných 8 000 – 10 000 rokov ich nedokázali prekryť a preformovať.

Jazerá alebo plesá sú neprehliadnuteľným svedectvom prítomnosti horských ľadovcov v Tatrách. Modré hladiny plies a valiaca sa spenená voda bystrín, na mnohých miestach prepadávajúca cez kaskády a vodopády, sú fenoménom bez ktorého si vysoko-horské doliny nie je možné predstaviť.

Pre prírodovedcov boli Tatry vždy atraktívnym miestom pre štúdium a plesá a potoky neboli výnimkou. Prví bádatelia začali zhromažďovať a publikovať údaje o flóre a faune tatranských vôd pred viac ako storočím. História hydrobiologických, resp. limnologických výskumov sa však začala písať len pred 50 rokmi a zahájil ju výskum Popradského plesa v roku 1961. Výskum bol motivovaný obavami o kvalitu jeho vody, ktorú znečisťovali odpadové vody z turistickej chaty, ktorá patrila k najnavštevovanejším v Tatrách. A treba poznamenať, že aj vďaka výsledkom tohto výskumu sa našlo vhodnejšie riešenie pre ich odvádzanie tak, aby priamo neovplyvňovali život v plese. Aj neskorší komplexný výskum rieky Belá mal za cieľ vyhodnotiť kvalitu jej vôd, pretože prudký rozvoj turistického ruchu v oblasti Podbanského predstavoval reálny zdroj ich znečistenia. Čoskoro však bolo identifikované iné, oveľa vážnejšie nebezpečenstvo, ktoré pôsobilo nadregionálne a v rôznom rozsahu postihlo všetky tatranské vody. Tým nebezpečenstvom bola ich acidifikácia ako dôsledok znečistenia atmosféry oxidmi síry a dusíka. Nová situácia vyvolala zvýšený záujem o štúdium plies situovaných nad hranicou lesa. Od začiatku 90. rokov minulého storočia až dodnes má tento výskum multidisciplinárny charakter a podieľajú sa na ňom okrem slovenských, českých a poľských odborníkov aj špecialisti z mnohých popredných európskych inštitúcií.

Za tie roky sledovania a výskumov sa pomyselná databáza vedomostí o organizmoch osídľujúcich tatranské vody významne rozrástla. Obsahuje údaje o druhoch prvýkrát popísaných práve z územia Tatier, o druhoch reliktných a endemických, údaje o štruktúre a rozšírení spoločenstiev vodných organizmov v závislosti od faktorov prostredia, o vplyve acidifikácie a možných dopadoch klimatickej zmeny na tieto citlivé ekosystémy, ale aj poznatky, ktoré odhaľujú skutočnosti o historickom vývoji jazier a ich povodí.

Táto publikácia sa pokúsila prostredníctvom najdôležitejších výstupov z výskumu opísať svet tatranských bystrín a ľadovcových jazier. Predstavuje ho nielen ako unikátnu klenotnicu živej prírody Slovenska, ale aj ako nesmierne krehký systém, ktorý aj napriek značnej odľahlosti od priamych vplyvov človeka, vážne ohrozili vplyvy znečistenia ovzdušia na konci 20. storočia a v súčasnosti môže byť postihnutý efektmi meniacej sa klímy a, bohužiaľ, lokálne aj bezohľadnou exploataciou prostredia v mene rozvoja turistického ruchu.

Hydrologické pomery

Územím Tatier prechádza hlavné európske rozvodie. Slovenská časť Západných Tatier a časť Vysokých Tatier patrí do úmoria Čierneho mora. Hlavnou zbernou riekou je Váh, do ktorého ústia západotatranské potoky priamo alebo prostredníctvom Oravy. Z vysokotatranských potokov patrí do čiernomorského úmoria povodie Belej a Bieleho Váhu. Väčšia časť Vysokých Tatier a Belianske Tatry patrí do baltského úmoria. Hlavnou riekou zberajúcou vody potokov z južnej a východnej časti pohoria je Poprad, zo severnej strany však Bialka (resp. Biaľka) odvádza vody priamo do Dunajca.

Dvojnásobné prehnutie hlavného hrebeňa Tatier spôsobilo vznik dvoch výrazných vyklenutí na južnej strane pohoria a jedného na severnej. Týmto vyklenutiam odpovedajú na opačnej strane vhlbenia. Geologické a geomorfologické pomery takto spôsobili vytvorenie dvoch zásadne odlišných typov povodí. V každom z troch vhlbení, jednom na juhu a dvoch na severe vznikli veľké povodia s rozsiahlou sieťou prítokov: povodie Belej, povodia Siwej a Kirovej Wody a povodia Bialky s Javorinkou (obr. 1). Naopak, na vyklenutiach vzniklo veľa úzkych povodí s jednoduchou, perovitou sieťou prítokov (obr. 2, 3). Priemerná hustota riečnej siete na slovenskej strane Západných a Východných Tatier je 1 km vodných tokov na 1 km² plochy. Situácia na poľskej strane je odlišná a osobitne to platí pre Západné Tatry, väčšina ktorých je na severnej strane budovaná karbonátovými horninami (vápence a dolomity). Riečna sieť má typické znaky krasu, s množstvom vyvieraciek a ponorných tokov súvisiacich s jaskynnými systémami. Podpovrchové prúdenie mení režim odtokov tým, že znižuje povrchový odtok a v obdobiach s nízkym úhrnom zrážok zostávajú mnohé časti týchto tokov bez vody (túto situáciu vystihujú názvy potokov – Suchy Potok, Sucha Woda). Priemerná hustota riečnej siete na karbonátovom podloží je nižšia, len 0,79 km na 1 km² (PAČL 2010).

Vysoký úhrn zrážok a nízky výpar spôsobujú vysoký odtok vody z povodí. Na hydrologicky vymedzenú plochu povodí v slovenskej časti Západných

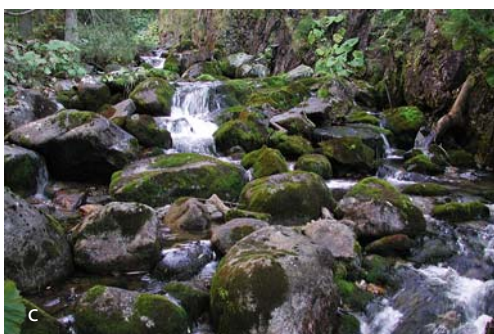
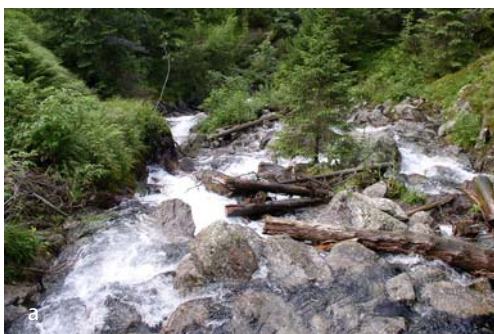


Obr. 1 Bialka v Bielovodskej doline a jej dva prítoky: a – Javorinka, b – Roztoka



Obr. 2 Ukážka tatranských tokov pretekajúcich v subalpínskom pásme: a – Mengusovský potok, b – Nefcerský potok, c – potok v Doline Pięczu Stawow Polskich, d – Studený potok

a Východných Tatier spadne v priemere 1 150 mm zrážok, z toho až 70 % odtečie a zvyšných 30 % sa väčšinou vyparí, na poľskej strane spadne až 1 450 mm zrážok a odtečie 76 %. V najvyšších polohách Tatier odteká z každého km² v priemere 50–60 litrov vody za sekundu (PAČL 1994). Množstvo odtečenej vody závisí aj od geologického podložia. Zatiaľ čo vo vyšších polohách na kryštaliniku odteká z celkového množstva spadnutých zrážok 70–90 %, v nižších polohách a na vápencoch je to 50–60 %. Najnižšie prietoky v tatranských potokoch sa vyskytujú vo februári. Je to dôsledok nízkych úhrnov zrážok v jeseni, ktoré majú vo vyšších polohách formu snehu a nemôžu doplniť zásoby podzemných vôd, na ktorých je v tomto období závislý prietok. Zásoby podzemných vôd sú na konci zimy takmer vyčerpané, a tak v podmienkach silných mrazov a snehových zrážok majú tatranské potoky najnižšie prietoky. Časovanie najvyšších prietokov sa odlišuje v závislosti od výšky povodí. V Západných Tatrách, ktoré sú nižšie než Vysoké, celkovo menšie zásoby snehu sa začnú topiť rýchlejšie a z nižších polôh povodia odtečú už v apríli, hlavné obdobie topenia a tým aj obdobie najvyšších prietokov pripadá potom na druhú polovicu mája. Potoky odtekajúce z Vysokých Tatier majú tiež prvé maximum prietokov v apríli, keď sa roztápa sneh v nižších polohách a podobne sa prejavuje stúpnutie prietokov aj v máji. Vďaka väčším zásobám snehu vo vysokých polohách sa druhé maximum prejavuje v júni, kedy sa topenie snehu kombinuje s dažďovými zrážkami. Počas vegetačného obdobia sú prietoky 2–5 krát vyššie než v iných obdobiach roka. Koncom leta a začiatkom jesene v dôsledku nízkych úhrnov zrážok, klesá prietok tak, že niektoré úseky potokov strácajú vodu. Často vysychajú ich horné časti odtekajúce z plies, keď sa po znížení hladiny nedostáva do odtoku voda. Prietok sa obnovuje až v nižších



Obr. 3 Ukážka tatranských tokov pretekajúcich v pásme lesa: a – Žabí potok, b – Svišťový potok, c – Medodolský potok

úsekoch vďaka prítokom. V tomto období však aj vo veľkých potokoch, akými sú napr. Tichý alebo Kôprový, preteká malý objem vody v podriečnom dne (hyporeáli) a koryto na určitom úseku zostáva suché.

Predchodcovia dnešných tatranských potokov modelovali reliéf pohoria už v mladších treťohorách. Vysokotatranské doliny vznikli pôvodne ako riečne doliny a až v štvrtohorách sa rozhodujúcim spôsobom začal na tvarovaní reliéfu



Obr. 4 Ukážka vodopádov vytvorených na potokoch pod ľadovcovými kotlami: a – vodopád pod Zmrzlým plesom v Ťažkej doline, b – vodopád Siklawia pod Dolinou Pięczu Stawow Polskich, c – vodopád pod skalným kotlom na Svišťovom potoku

uplatňovať ľadovec (LACIKA 2010). Predpokladá sa, že v tomto období trvajúcom asi 2 milióny rokov sa vyskytlo šesť (niektorí autori, LINDNER et al. 2003 uvádzajú až osem) epizód zaľadnenia Tatier. Počas ľadových dôb patrili vodné toky k menej významným exogénnym činiteľom, ktoré formovali súčasnú geomorfológiu Tatier. Ľad a voda premiestňovali materiál, ktorý sa uvoľňoval pri procesoch modelácie a ukladali ho vo forme kamenných sutí, výplavových vejárov, ľadovcových morén či kamenných morí na svahoch a na dne dolín a prebytočný materiál vynášali v podobe koncových morén a glacifluviálnych sedimentov ďaleko do predhoria. Súčasné toky dotvárali ráz vysokohorskej krajiny až po odznení poslednej, tzv. würmскеj, fázy zaľadnenia a v začiatkoch holocénu. Modelovali dná dolín rozrezávaním, odnášaním a opätovným ukladaním glacifluviálnych sedimentov a časť materiálu vynášali a hromadili v predpoliach Tatier v podobe plochých vejárov, na ktorých sa toky vetvili a divočili. Nepochybne už v tomto období boli oživené. Ich dolné úseky lemovali riedke porasty tundrovej vegetácie a v chránených častiach dolín smrekovcová tajga so smrekom, v ktorej mohli prežívať, a to dokonca aj počas posledného zaľadnenia, tiež listnaté dreviny (*Corylus avellana*, *Alnus glutinosa*, resp. *A. incana*, *Ulmus*, *Quercus*, *Fagus*, *Carpinus*, *Abies*, *Acer*, JANKOVSKÁ & POKORNÝ 2008). Iná situácia bola v horných úsekoch týchto tokov. Belavo zakalená voda vytekajúca z ľadovcov unášala materiál, odmrznutý a uvoľnený z permafrostu počas krátkeho leta. Prietok výrazne kolísal počas 24 hodín a maximálna teplota nepresahovala 4 °C. Nedostatok svetla a prítomnosť anorganických častíc bránila rozvoju nárastov rozsievok a machov na dne. Dnešné toky sledujú stupňovitú modeláciu dna dolín, ktorá pravdepodobne vznikla už pred zaľadnením a ľadovcová erózia ju len zvýraznila a vytvorila systém nad sebou rozmiestnených skalných stupňov, medzi ktorými je dno doliny plochejšie. Najvyššie sa vyskytujú pod ľadovcovými kotlami (obr. 4), v hlavnej doline ich býva niekoľko a typické sú na rozhraní medzi hlavnou a bočnými dolinami. Bočné doliny ústia do hlavných dolín vysoko nad ich dnom, sú akoby nad nimi zavesené. Odtoky z jazier a prítoky z bočných dolín takto prepádajú do hlavnej doliny cez vysoké skalné prahy a vytvárajú výrazné vodopády (obr. 5). Vodopády sa vyskytujú aj v hlavných dolinách. K väčším, ktoré prepádajú cez pomerne široké skalné prahy, patrí vodopád Skok a Velický vodopád, menších je viacero a vyskytujú sa na skalných stupňoch v potokoch (obr. 6).

Jazerá patria k najmladším stopám činnosti horských ľadovcov. V horných častiach dolín, kde bola zdrojová oblasť ľadovcov, nahromadená masa ľadu tlačila na podložie a vytvorila ľadovcové kotly, resp. kary. V poslednej fáze existencie ľadovcov sa tieto priehlbné postupne zaplňovali vodou z topiaceho sa ľadu a takto vznikali karové jazerá. V stupňovitom systéme karov tatranských dolín sa vytvorili najskôr jazerá v nižšie položených, postupne deglaciacia postihla aj tie v najvyššie položené, ktoré sú najmladšími plesami v Tatrách, keď sa posledné ľadovce roztopili asi pred 8 000 rokmi. Ku karovým jazerám patria napr. Veľké Hincovo, Nižné a Vyšné Terianske, Krivánske Zelené, Nižné a Vyšné Wahlenbergovo, Nižné a Vyšné Temnosmrečinské, Zmrzlé, Hrubé pleso, Okružle, Capie, Päť Spišských plies, Štvrté Roháčske (obr. 7). Steny jazernej panvy týchto jazier klesajú strmo nadol, preto ich plytká príbrežná časť je len veľmi slabo vytvorená. Pomaly tečúca masa ľadu dolinových ľadovcov, ktorá vymodelovala stredné úseky dolín do podoby trógov, tlačila pred sebou erodovaný materiál a uložila ho do koncového morénového valu. Po zániku ľadovca sa tieto valy stali prekážkou odtekajúcej vode, ktorá sa



Obr. 5 Ukážka vodopádov vytvorených na visutých prahoch bočných dolín: a – posledný stupeň sústavy Nefcerských vodopádov, tzv. Kmetov vodopád, b – časť Obrovského vodopádu na Malom Studenom potoku

tu začala hromadiť a vytvorila jazero. Takýto typ jazier sa označuje ako morénový. K typickým predstaviteľom takýchto plies patrí napr. Popradské, Velické, Zelené, Szontághovo (obr. 8). Sú v zásade plytšie s väčším rozsahom príbrežnej časti než karové jazerá. Väčšina jazier je prechodného typu (MARČEK 1971). Vznikli v karoch,



Obr. 6 Ukážka vodopádov vytvorených na skalných prahoch dolín: a – Velický vodopád vo Velickej doline, b – vodopád Skok v Mlynickej doline

ale neskôr boli dodatočne ešte zahradené morénou, napr. Žabie plesá v Mengusovskej doline, Dračie, Zamrznuté, Žabie Javorové, Zelené Javorové, Zelené Kačacie, Prvé, Druhé a Tretie Roháčske (obr. 9).

Hydrológia plies súvisí v značnej miere s ich polohou. Najvyššie položené plesá nemajú povrchový prítok a niekedy ani odtok. Takým je napr. Ladové pleso vo Veľkej Studenej doline, Zamrznuté, Žabie Javorové, Vyšné Wahlenbergovo. Z väčšiny týchto plies však voda odteka potokom, napr. Veľké Hincovo, Nižné Terianske, Batizovské, Vyšné Žabie bielovodské, Czarny Staw pod Rysami, Czarny Staw Polski. Nižšie položené plesá však prítok aj odtok spravidla majú (Morskie Oko, Wielki Staw Polski, Nižné Temnosmrečinské, Nižné Žabie bielovodské, Popradské, Zelené, Velické) (obr. 10, 11).



Obr. 7 Niekoľko typických karových plies:
a – Nižné Terianske pleso, b – Veľké Hincovo pleso,
c – Vyšné a Nižné Temnomrečinské pleso,
d – Okrúhle a Capie pleso, e – Päť Spišských plies,
f – Zelené Krivánske pleso, g – Štvrté Roháčske pleso

Osobitým príkladom genézy tatranských plies je Štrbské pleso (obr. 12). Uvádza sa, že ide o tzv. výtopiskové jazero, ktoré nevzniklo za morénou ľadovca z Mlynickej doliny (hoci sa to na prvý pohľad zdá), ale tak, že morénové nánosy prekryli asi 80 m hrubú kryhu tzv. mŕtveho ľadu, takže morénový materiál netvorí len samotný val, ale aj dno plesa (LUKNIŠ 1973, GREGOR & PAČL 2005). Podobný proces sa uplatnil aj pri vzniku Jamského plesa, ktoré vzniklo roztopením kryhy zosunutej z čela ľadovca z Važeckej doliny (RUBÍN et al. 1987).



Obr. 8 Ukážka morénových plies: a – Popradské pleso, b – Zelené pleso, c – Szontághovo pleso

Analýza sedimentov Štrbského plesa však ukázala, že jazero alebo prinajmenšom jeho väčšia časť vznikla v morénovej zníženine na pôvodnom oligotrofnom rašelinisku (RYBNÍČKOVÁ & RYBNÍČEK 2006). Rašelinové sedimenty sa prestali tvoriť niekedy okolo roku 1470. V tomto období zrejme narastajúca rašelina zastavila odtok vody cez morénu a depresia sa zaplnila vodou. Autori poukazujú na to, že ešte na mapovom liste prvého vojenského

mapovania z roku 1769 je pleso oveľa menšie a má iný tvar než dnes. Aj skutočnosť, že niekedy v polovici 19. storočia uvažovali štrbskí urbárnici o vypustení jazera, aby získali pasienky pre dobytok a ovce, svedčí to o tom, že pleso ani vtedy nemalo takú rozlohu ako dnes. A zdá sa, že táto generácia musela z ústneho podania poznať niekdajší rozsah súše i genézu postupného zaplavovania depresie.

Jedinými plesami na území Tatier, ktoré nesúvisia s činnosťou ľadovcov, sú dve malé Tiché plieska v Širokej doline. Obe majú krasový pôvod a vznikli v priehlinách, ktoré sa vytvorili po zrútení stropu jaskyne.

Ľadovcové jazerá patria z geologického hľadiska k javom s pomerne krátkym časom trvania. Pomerne rýchlo vznikli a rýchlo zanikajú. Morénových jazier bolo kedysi v Tatrách podstatne viac, ale mnohé zanikli v dôsledku porušenia tesnosti hradiacej morény, čo mohol zapríčiniť príval vody z povodia, náhly zosuv veľkého množstva materiálu z priľahlých svahov do jazera alebo aj postupná erózia morény činnosťou odtoku. Takýto osud postihol v minulosti aj pravdepodobne najväčšie tatranské pleso (niekedy sa označuje ako Studenovodské) v dolnej časti Studenej doliny na lokalite Christlová, morénu ktorého narušil Studený potok. Zostala po ňom priehľbeň vyplnená rašeliniskami o rozlohe asi 60 hektárov.

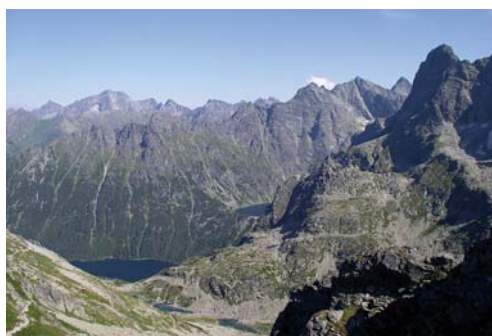
Jazerá vo vyšších polohách sú neustále zasypávané sutinovým materiálom. Aj keď je tento proces oveľa pomalší ako v minulých dobách, jednako je stále aktívny. Do niektorých jazier je materiál transportovaný lavínami zo strmých svahov a žlabov (Zmrzlé pleso, Ľadové pleso v doline Zlomísk, Dlhé vo Velickej doline). Do iných je prinášaný materiál z povodia prevažne silnými prítokmi, napr. Kolové pleso, Čierne Javorové pleso, Malé Žabie



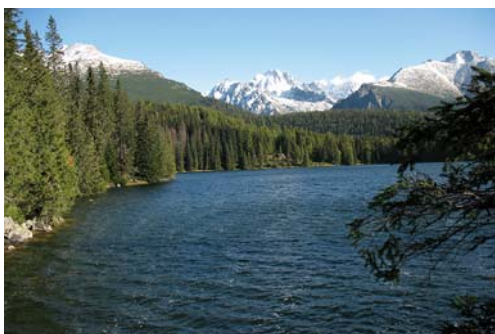
Obr. 9 Najvyšší počet plies v Tatrách patrí k prechodnému, karovo-morénovému, typu ľadovcových jazier: a – Žabie plesá v Mangusovskej doline, b – Dračie pleso, c – Zamrznuté pleso, d – Žabie Javorové pleso, e – Prvé Roháčske pleso

Obr. 10 Wielki, Czarny a Zadni Staw Polski v Doline Pięczu Stawow Polskich

Javorové (obr. 13). Odlišná je budúcnosť jazier v nižších polohách. Hromadia sa v nich zvyšky rastlín z povodia a z pobrežnej vegetácie, zarastajú rašeliníkom a makrovegetáciou a postupne sa menia na rašeliniská (napr. Slepé pleso alebo dve z Tomanových plies, Trojrohé, Malé Čierne, obr. 14).



Obr. 11 Czarny Staw pod Rysami a Morskie Oko (v popredí na vyvýšenej plošine sú Mnichowe Stawki)



Obr. 12 Štrbské pleso má komplikovanejšiu históriu vzniku než iné tatranské jazerá

Údaje o počte plies v Tatrách sa rôznia, z čoho vidieť, že názory autorov na to, čo pleso ešte je a čo už nie, boli a sú rozdielne. Hydroológ si snáď môže dovoliť nezahrnúť do celkového počtu plytké, rozmerni nevelké a často vysychajúce plieska. Z hľadiska ekologického však nie je možné opomenúť žiadne z nich. Malé pliesko, tak ako napokon každé jazero, nie je len depresia vyplnená vodou. Je to živý systém so špecifickými vlastnosťami a ekologickými procesmi a nemožno ho považovať



Obr. 13 Ukážka procesu zanášania tatranských jazier hrubým sutinovým materiálom zo strmých žlabov: a – Dlhé pleso vo Velickej doline, b – Ľadové pleso v doline Zlomísk, c – Zmrzlé pleso; alebo jemnejším materiálom transportovaným vodou: d – Malé Žabie Javorové pleso, e – Kolové pleso

za miniatúrny ekvivalent veľkého jazera. V týchto malých plieskach sa často vyskytujú zriedkavé alebo endemické druhy, preto predstavujú nenahraditeľný typ habitatov pre špecifickú faunu. Vďaka svojej malej hĺbke, ploche a povodiam sú extrémne citlivé na vonkajšie vplyvy globálneho, regionálneho aj lokálneho rozsahu, preto sú považované za systémy včasného varovania, resp. hliadkové systémy a sú ideálne pre dlhodobý monitoring (obr. 15). Ekologický alebo limnologický zoznam tatranských plies (vrátane poľskej časti) pozostáva zo 116 trvalých jazier s plochou väčšou ako 0,01 ha a 105 jazier často periodického charakteru s plochou menšou ako 0,01 ha na území Vysokých Tatier a z 22 trvalých s plochou väčšou ako 0,01 ha a 18 periodických jazier s plochou menšou ako 0,01 ha na území Západných Tatier. Menší počet plies v Západných Tatrách, ale tiež ich menšia veľkosť súvisia predovšetkým s orografickými pomermi tejto časti pohoria. Ladovce neboli veľké a ich modelačná činnosť menej výrazná, vzniklo tu teda menej morfológických foriem, ktoré boli podmienkou vytvorenia glaciálnych jazier. Podobne tiež západovýchodná orientácia hlavného hrebeňa mala významný vplyv v období vzniku jazier a samozrejme, uplatňuje sa aj v súčasnosti. Jazerá na severných svahoch ležia v nižšej nadmorskej výške, sú však väčšie a hlbšie, na ich povodia dopadá viac zrážok, ale menšie množstvo slnečného žiarenia.

Tatranské jazerá ležia na pomerne veľkom výškovom gradiente. Medzi najnižšie položeným Plieskom pod Zverovkou (973 m n. m.) a najvyššie položeným Baraním plieskom (2 207 m n. m.), resp. Modrým plesom (2 189 m n. m.) (obr. 16) je výškový rozdiel vyše 1 000 metrov. Gradient nadmorskej výšky je v horách úzko spätý so zmenami klímy,



Obr. 14 Niektoré plesá v nižších polohách sa zazemňujú a menia sa na rašeliniská: a – Trojrohé pleso, b – Tomanove pliesko, c – Malé Čierne pleso

predovšetkým teplotou a zrážkami. Tak, ako sa rozdiely v poveternostných podmienkach premietajú do pásmovitého usporiadania vegetácie a vytvorenia vegetačných stupňov, tak modifikujú aj mnohé vlastnosti vodných ekosystémov a tým aj ich oživenie. Základná klasifikácia tatranských vôd je založená na stupňovitosti vegetačného pokryvu a rozdeľuje ich na



Obr. 15 Veľkú skupinu tatranských plies tvoria rozmermi malé, plytké a niekedy vysychavé plieska. K takým patrí napr.: a – Hincove oko, b – Vyšné Rumanovo, c – Vyšné Žabie v Mengusovskej doline, d – Velické pliesko, e – Vyšné Kozie pleso

dve skupiny, pričom hranica lesa je najdôležitejším ekologickým predelom tak v prípade potokov, ako aj jazier (KRNO et al. 2010). Prevažná väčšina plies sa nachádza nad hranicou lesa (70% ich je v alpínskej a 19% v subalpínskej zóne) a len malá časť (11 %) sa zachovala v montánnej zóne (obr. 17).



Obr. 16 Najnižšie položené pleso v Tatrách je Pliesko pod Zverovkou označované tiež ako Maras (a); Baranie pliesko (b) je síce najvyššie položeným plesom v Tatrách, ale keďže je príliš malé a plytké, prvenstvo sa zvyčajne prisudzuje Modrému plesu (c)

Obr. 17 Najnižší počet plies sa v súčasnosti nachádza v pásme lesa. Najznámejšie z nich je Jamské pleso (a); Rakytovské plesá sú najnižšie položenými plesami (1 307 m n. m.) vo Vysokých Tatrách, ich povodie sa výrazne zmenilo po vetrovej kalamite v novembri 2004 (c, d)

Krátka história poznávania flóry a fauny tatranských vôd

Začiatky poznávania vodnej flóry a fauny siahajú do druhej polovice 19. storočia. Zvlášť jazerá púťali pozornosť prírodovedcov pre ich glaciálny pôvod, nízke teploty, krátke obdobie bez ľadu, nízky obsah živín, nenarušenosť, čo boli podmienky diametrálne odlišné od tých, ktorými sa vyznačovali jazerá v nížinách a kotlinách, a ktoré boli dovtedy predmetom ich štúdií. Zrejme prvým faunistickým záznamom bezstavovcov z tatranských vôd sú údaje o mäkkýšoch a dvojkrídlovcov od všestranného zoológa prof. M.S. Nowickeho (NOWICKI 1868). Systematický, skutočne limnologický, výskum však začal prácami A. Wierzejskeho (WIERZEJSKI 1881, 1882, 1883), ktorý preskúmal faunu 27 plies, pričom hlavným predmetom jeho záujmu bol zooplanktón, predovšetkým planktonické kôrovce. Prvý sa zmienil o výskyte žiabronôžky *Branchinecta paludosa* na území Tatier a popísal niekoľko, pre vedu nových, druhov planktonických kôrovcov. Výsledky jeho štúdií sú stále aktuálne a predstavujú nesmierne cenný zdroj informácií o pôvodnom zložení zooplanktonu tatranských plies. V jeho práci pokračovali A. Lityński a S. Minkiewicz; obaja študovali zooplankton (LITYŃSKI 1913, 1917, MINKIEWICZ 1917), MINKIEWICZ (1914) však podal do tých čias najobsiahlejší prehľad fauny tatranských jazier. Prešlo niekoľko desaťročí než sa objavili prvé štúdié zooplanktónu zamerané na sezónnu dynamiku, vertikálnu distribúciu (WOŹNICZKA 1965, WOŹNICZKA-STARZYKOWA 1966a, b), kvantitatívne parametre (KUBÍČEK & VLČKOVÁ 1954, ERTL 1963, ERTL & VRANOVSKÝ 1964, ERTL et al. 1965) a vplyvy najdôležitejších faktorov prostredia, vrátane introdukovaných populácií rýb, na distribúciu druhov (napr. GLIWICZ 1963, 1967; HRBÁČEK et al. 1974). Prelomovým obdobím v štúdiu bioty tatranských plies, nielen zooplanktónu, bola identifikácia vplyvov znečistenia ovzdušia na chemizmus vody v 80. rokoch minulého storočia (STUHLÍK et al. 1985). Štruktúra zooplanktónu a dynamika jeho vývoja od obdobia acidifikácie až po jeho obnovu je sledovaná kontinuálne na rozsiahlom súbore jazier od 90. rokov až dodnes. Detailnejší prehľad literatúry je v prácach SACHEROVÁ et al. (2006) a HOŘICKÁ et al. (2006).

Najstaršie publikované údaje o bentickej faune (okrem už spomínaného článku Nowickeho) sú v prácach VEJDOVSKÉHO (1884) a DADAYA (1897). Na konci 19. a začiatku 20. storočia pracovali v Tatrách entomológovia, ktorí sa zaslúžili o poznanie fauny vodného hmyzu. Tieto často veľmi cenné údaje sú však založené na odchytoch imág a poznámky k výskytu ich larválnych štádií chýbajú. Napríklad NOWICKI (1873a, b) popísal tri pre vedu nové druhy pakomárov, z ktorých len *Diamesa branickii* (v súčasnosti *Pseudodiamesa branickii*) je platným druhom. Vo výskume dvojkrídlovcov pokračoval krátko BOBEK (1890), ale vzhľadom k tomu, že obaja pracovali s imágami, z limnologického hľadiska sa o výskyte pakomárov v tatranských vodách nevedelo prakticky nič až do 60. rokov minulého storočia. Údaje o niektorých druhoch podeniiek, pošvatiiek, potočníkov a vážok uvádzajú napr. DZIĘDZIELEWICZ (1895), MOCSÁRY (1899), PONGRÁCZ (1914), FEKETE (1924), SCHOENEMUND (1930), BALTHASAR (1938). O prvé výskumy máloštetinavcov v tatranských vodách sa zaslúžili KOWALEWSKI (1914) a ČERNOSVITOV (1930), vrátane opisu pre vedu nových druhov (Kowalewski).

Začiatkom 30. rokov minulého storočia pracoval vo Vysokých Tatrách prof. S. Hrabě so svojím tímom. Získal rozsiahly materiál bentickej makrofauny zo 43 plies a 25

menších stojatých vôd na oboch stranách pohoria. Sám spracoval máloštetinavce (HRABĚ 1939a), ostatný materiál poskytol k dispozícii iným odborníkom. Tak napr. larvy potočníkov získal K. Mayer a larvy pakomárov prof. J. Zavřel, ktorí výsledky publikovali samostatne (MAYER 1939; ZAVŘEL 1935, 1937a, 1937b; ZAVŘEL & PAGAST 1935; GOWIN & ZAVŘEL 1944). Syntéza výsledkov tohto výskumu (HRABĚ 1939b, 1942), predovšetkým schéma distribúcie pakomárov a máloštetinavcov v závislosti od podmienok prostredia, sú stále nenahraditeľným zdrojom údajov o faune plies pred tým než boli postihnuté acidifikáciou. Približne v tom istom čase spracoval FUDAKOWSKI (1930) vážky, GIEYSZTOR (1937) ploskulice a STEFAŃSKI (1938) hlístovce (Nematoda) v plesách na poľskej strane. WISZNIIEWSKI (1936, 1938) študoval faunu vírnikov v piesčitých substrátoch a MADALIŃSKI (1961) v machoch niektorých poľských plies. Spoločenstvá vírnikov osídľujúcich machy v potokoch na slovenskej strane popísal KONIAR (1955, 1957). Neskôr a viacmenej z entomologického pohľadu bol podaný prehľad vážok na území Tatranského národného parku (TRPIŠ 1965).

Treba pripomenúť, že pozornosť bádateľov sa do tejto doby sústreďovala predovšetkým na vody Vysokých Tatier a Západné Tatry zostávali bokom záujmu. Túto medzeru v poznaní odstránil tím pracovníkov Prírodovedeckej fakulty Masarykovy university v Brne pod vedením prof. S. Hraběho, ktorý v roku 1951 preskúmal jazerá a potoky v Roháčskej a Jamníckej doline.

Šesťdesiate roky minulého storočia boli na obidvoch stranách Tatier v znamení riešenia komplexných limnologických projektov. Na Slovensku to bol tím okolo dr. M. Ertla z vtedajšieho Laboratória rybárstva a hydrobiológie, ktorý v rámci hydrobiologického výskumu Popradského plesa (JURIŠ et al. 1965) spracoval aj jeho bentickú faunu (ERTLOVÁ 1964). V 70. rokoch ten istý riešiteľský kolektív vykonal komplexný hydrobiologický výskum rieky Belej. Výsledkom bolo získanie prvých údajov o chemizme, biote a ekológii tejto ojedinelej ukážky vysokohorskej rieky na slovenskej strane Tatier (ERTL 1984a). Výskum bol motivovaný aj obavami o zhoršovanie kvality jej vody narastajúcim cestovným ruchom.

Začiatkom 60. rokov minulého storočia sa z iniciatívy prof. K. Starmacha začal výskum biocenóz potokov a jazier na poľskej strane Tatier, ktorý je rozsahom svojho záberu určite najkomplexnejší a pokiaľ ide o tečúce vody, doteraz nebol prekonaný. Zoobentos bol študovaný v plesách Morskie Oko, Wielki Staw (KOWNACKI & KOWNACKA 1965) a Wyżnie Mnichowe Stawki (KOWNACKA & KOWNACKI 1965a), ale hlavná pozornosť bola sústredená na výskum dvoch riečnych systémov, ktoré odvodňujú severnú časť Vysokých Tatier: Białka (s prítokmi Rybi Potok a Roztoka) a Sucha Woda. Riešila sa problematika distribúcie bentických organizmov (makrozoobentos a fytoobentos) pozdĺž vertikálneho gradientu (KOWNACKA & KOWNACKI 1965b, KAWECKA 1971, KOWNACKI 1971, KAWECKA et al. 1971, KOWNACKA & KOWNACKI 1972), vplyv ľadovej pokrývky (KOWNACKA & KOWNACKI 1968) a periodického vysychania častí tokov (KOWNACKI 1985), trofické vzťahy v spoločenstvách (KAWECKA et al. 1978). Okrem základného výskumu bol sledovaný aj vplyv znečistených vôd z turistických centier na biotu tokov (KOWNACKI 1977). Získané dáta v tomto období umožnili neskoršie vypracovanie modelu fungovania tatranského toku (KOWNACKI et al. 1993).

V 90. rokoch pokračoval výskum tečúcich vôd na slovenskej strane Tatier. V dvoch tokoch pretekajúcich v tej istej nadmorskej výške (Tomanov a Javorový potok), ale

s odlišnými teplotnými charakteristikami boli posudzované vplyvy teploty na spoločensvá bentickej makrofauny (BULÁNKOVÁ et al. 2001). Úsek Hincovho potoka vo výške 1480 m n. m. bol študovaný ekosystémovým prístupom s dôrazom na sekundárnu produkciu bentických bezstavovcov, predáciu rýb a celkový metabolizmus toku (KRNO et al. 2006).

Zatiaľ čo v Poľsku bol výskum bentickej fauny jazier prerušený na tri desaťročia, na Slovensku pokračoval od začiatku 80. rokov a opäť ako súčasť multidisciplinárneho projektu, na ktorom participovali popredné výskumné inštitúcie vtedajšieho Československa. Z tohto obdobia pochádza celý rad predovšetkým ekologicky orientovaných prác, ktoré hľadajú vzťahy medzi rozšírením zástupcov jednotlivých skupín makrozoobentosu a faktormi prostredia. ERTLÓVÁ (1987) spracovala pakomáre, KRNO (1988b) podenky a pošvatky, CHVOJKA (1992) potočníky, ŠPORKA (1992a,b) máloštetinavce, KODADA (1990) chrobáky. Rozsiahly súbor biologických dát na jednej strane a viacero charakteristík prostredia získaných v rámci týchto výskumov (teplota, chemické zloženie vody, substráty, množstvo detritu, atď.) umožnilo vypracovať typológiu tatranských jazier v období, keď v oblasti vrcholila acidifikácia (KRNO et al. 1986; KRNO 1991a,b). Od roku 1993 začali slovenskí, českí aj poľskí odborníci participovať na niekoľkých, na seba nadväzujúcich, medzinárodných a multidisciplinárnych projektoch (AL:PE, MOLAR, EMERGE) financovaných Európskou úniou, zameraných na výskum odľahlých jazier Európy (pozri ŠTEFKOVÁ & ŠPORKA 2001). Nepochybne aj toto bol impulz na prehĺbenie spolupráce a zintenzívnenie výskumu (treba však pripomenúť, že nielen výskumu bentickej makrofauny), ktorý pokračuje dodnes. Obsiahlejší prehľad prác publikovaných v tomto období uvádzajú napr. GALAS et al. (1996), BITUŠÍK et al. (2006).

Výsledkom poznávania flóry tatranských vôd tvorenou predovšetkým sinicami a riasami je neobyčajne rozsiahly zoznam zistených taxónov. Ak sa započítajú aj druhy zistené v takých biotopoch, ako sú snehové polia, vlhké povrchy skál a stromov a pôda, celkový zoznam obsahuje 1 641 druhov a variet patriacich do 297 rodov. Naša časť Tatier tak patrí k algologicky najlepšie preskúmaným územiám Slovenska (HINDÁK & KAWECKA 2010). K najstarším prácam, ktoré popisujú rozsievky tatranských plies patria WOŁOSZYŃSKA (1934), BÍLÝ (1941) a BÍLÝ & MARVAN (1959). Podrobnejšie údaje k histórii výskumu uvádzajú LHOTSKY (1971) a HINDÁK & KOVÁČIK (1993).

Spoločensvá bentických rias a siníc boli študované intenzívne od 60. rokov minulého storočia najmä v potokoch poľskej časti Tatier (KAWECKA 1971, 1980). Počas niekoľko desaťročí trvajúceho výskumu rias a siníc potokov na poľskej strane Vysokých Tatier bolo identifikovaných 751 taxónov, väčšinou rozsievok a zelených rias. V plesách na slovenskej strane bolo zaznamenaných okolo 140 druhov bentických rozsievok, (ŠTEFKOVÁ 2006), na poľskej strane dokonca 210 druhov (KAWECKA & GALAS 2003). Intenzívny výskum recentných a subfosílnych spoločensvá rozsievok súvisel so zapojením Slovenska a Poľska do už spomínaných medzinárodných projektov zameraných na štúdium odľahlých jazier Európy. Rozsievky, ako citlivé indikátory prostredia, hrajú kľúčovú úlohu v indikácii zmien chemizmu vody spojených s výkyvmi pH. V súvislosti s acidifikáciou boli sledované ich spoločensvá v paneurópskej štúdiu (CAMERON et al. 1999), neskôr aj v indikácii klimatických zmien (ŠPORKA et al. 2002; BITUŠÍK et al. 2009).

Planktonické spoločensvá siníc a rias neboli zďaleka tak intenzívne študované ako bentické. Prvá zmienka je síce už v práci MINKIEWICZA (1914), ale podrobnejšie údaje

sú až v prácach Juriš (1964), ERTL et al. (1965) a JURIŠ et al. (1965). Spoločenstvá planktonických rias a siníc v jazerách Tatier popísali JURIŠ & KOVÁČIK (1987) a neskôr, najmä v súvislosti s acidifikáciou (DARGOCKÁ et al. 1997, NEDBALOVÁ et al. 2006).

História výskumu ichtyofauny Tatier je prirodzene dlhšia než história výskumu rias, siníc a bezstavovcov a siaha až do 18. storočia (GROSSINGER 1794). Záznamy o rybách z tatranskej oblasti uložených v zbierkach maďarských múzeí publikoval MIHÁLYI (1954) a prehľad ichtyologických výskumov v tatranských vodách od ich prvopočiatkov zosumarizoval ŽITŇAN (1974). V svojej práci uvádza 26 druhov rýb a jeden druh mihule, pričom však zahrnul aj druhy zistené v podhorí Tatier aj v Pieninách. Značná pozornosť bola tradične venovaná nepôvodnej ichtyofaune Štrbského plesa (DYK 1958, BALON & ŽITŇAN 1964, HOLČÍK & NAGY 1986, KOŠČO & KOŠUTH 1999, MUŽÍK et al. 2004), menej populáciám pôvodných druhov (DYK 1938, BALLON 1964).

Prvé zmienky o ichtyofaune vôd na poľskej strane Tatier pochádzajú z polovice 19. storočia (ZAWADZKI 1840, PLATER 1852). Údaje o rybách v plesách uvádza aj MINKIEWICZ (1914). Neskoršie práce sa zameriavajú na introdukcie druhov a vplyv na pôvodné spoločenstvá (napr. PASCHALSKI 1951, ŽARNECKI 1955, MARKIEWICZ 1967, GLIWICZ 1963). V rámci výskumu tatranských tokov v 60. rokoch bol uskutočnený aj ichtyologický výskum (SOBOLEWSKI 1965, STARMACH 1982, 1983/1984). Prehľad o celej histórii výskumu ichtyofauny v Tatrách zhrnul WITKOWSKI (1996).

Flóra a fauna tatranských vôd: biodiverzita a biogeografia

Tatry majú, vďaka geografickej polohe, geologickej histórii i klimatickým a hydrologickým podmienkam, veľmi bohatú vodnú flóru a faunu. Súčasnú druhovú zloženie je výsledkom vplyvu doteraz posledného zaľadnenia, ktoré došlo definitívne pred zhruba 10 000 až 8 000 rokmi. Ale aj v súčasnosti pretrvávajú v niektorých vodných biotopoch podmienky veľmi podobné tým, ktoré panovali po ústupe ľadovcov.

Spoločenstvá organizmov osídľujúce tatranské vody musia byť adaptované na veľmi drsné podmienky charakterizované spravidla veľmi nízkymi teplotami, krátkym vegetačným obdobím, nedostatkom živín pre primárnych konzumentov (rastliny) a nedostatkom potravy pre konzumentov. Preto sú spoločenstvá tvorené nízkym počtom druhov s nízkym počtom jedincov, aj keď za určitých podmienok môžu byť populácie veľmi početné.

Druhové zloženie vodnej flóry a fauny pozostáva z typických prvkov vysokohorských jazier a potokov vysokých európskych pohorí (Alpy, Pyreneje) a v mnohom tiež pripomína flóru a faunu ďalekého severu. Charakteristická je významným podielom tzv. oligostenotermných (chladnomilných) druhov preferujúcich ultraoligotrofné až oligotrofné (na živiny chudobné) podmienky. Pre mnohé z nich je typický arktó – alpínsky alebo boreo – montánny typ rozšírenia. Areál takýchto druhov nie je súvislý (disjunkčný), jedna jeho časť je v arktických, resp. subarktických oblastiach alebo v pásme severskej tundry, druhá časť je južnejšie vo vysokých horách, kde stále pretrvávajú podmienky postglaciálnej klímy. Tieto druhy prenikli do Tatier v chladnom období štvrtohôr s postupujúcim ľadovcom a v súčasnosti sú pre nich Tatry „ostrovmi“ dvíhajúcimi sa nad okolitú krajinu, na ktorých prežívajú izolované od miest ich rozšírenia v severnej Európe. Tieto, všetko chladnomilné, severské druhy predstavujú glaciálne relikty, ktoré našli v poľadovej dobe útočisko (refúgium) vo vyšších chladnejších polohách alebo v studených plesách, rašeliniskách a prameňoch Tatier. Zo živočíchov je určite najznámejším glaciálnym reliktom cca 3–3,5 cm dlhý kôrovec žiabronôžka severská (*Branchinecta paludosa* (obr. 18), ale rovnaký pôvod majú aj menej známe máloštetinavce *Spirosperma ferox*, *Stylodrilus heringianus*, *Lumbriculus variegatus* a *Tatriella slovenica*, podenky *Leptophlebia vespertina*, *Ameletus inopinatus*, vážky *Aeshna subarctica*, *A. juncea*, *Somatochlora arctica*, *S. alpestris*, pošvatky *Arcynopteryx compacta*, *Capnopsis schilleri*, *Rhabdiopteryx alpina*, *Protonemura brevistyla*, *Leuctra armata*, potočníky *Glossosoma intermedium*, *Mollanodes tinctus*, *Drusus monticola*, *Acrophylax zerberus*, *Halesus rubricollis*, pakomár *Zalutschia tatrica* (KRNO et al. 2010).

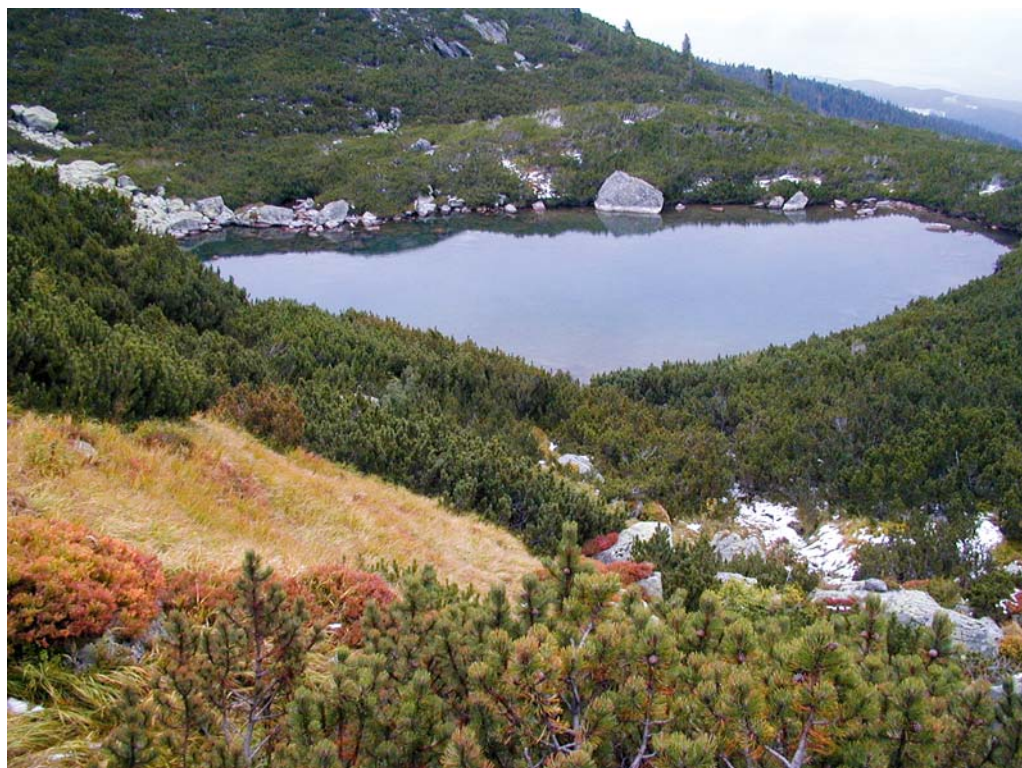
Za glaciálne relikty sa považujú aj vznášavky *Arctodiaptomus tatricus*, *Acanthodiaptomus denticornis* a *Mixodiaptomus tatricus*, cyklop *Cyclops abyssorum tatricus*, perločka *Daphnia lacustris* a pravdepodobne tiež tatranské populácie ďalšieho druhu perločky *Daphnia pulicaria* (HUDEC & ILLYOVÁ 2010). Najmenej 39 taxónov rozsievok s tzv. nordicko-alpínskym typom rozšírenia, napr. *Eucocconeis flexella*, *Fragilaria nanana*, *Frustulia rhomboides* var. *saxonica*, *Karayevia laterostrata*, *Naviculadicta schmassmannii*, *Neidium bisulcatum*, *Nitzschia alpina*, *Psammothidium subatomoides*, *Rossithidium petersenii*, možno takisto považovať za glaciálne relikty (HINDÁK & KAWECKA 2010).

Niektoré druhy prežili v Tatrách (podobne ako v Alpách, Pyrenejach a ďalších európskych pohoriach) obdobie zaľadnenia v refúgiách, ktoré predstavovali horské potoky a pramene s nízkou ale vyrovnanou teplotou, ktoré nepodľahli štvrtohornému zaľadneniu a vytvorili zvláštny bióm, tzv. dinodal, v zásade nezávislý od biómu, ku ktorému patrí celé územie (MALICKY 1983). V niektorých prípadoch môžu byť takéto druhy považované dokonca za treťohorné relikty. Takými sú napr. pakomáre *Diamesa steinboeckii*, *D. nowickiana* a *D. laticauda* (KOWNACKI 2010a).

Osobitosť vodnej flóry a fauny Tatier podčiarkuje skutočnosť, že sa tu vyskytujú aj endemity, teda druhy s obmedzeným biogeografickým výskytom. Len na tomto území sa vyskytujú *Rhitrogena podhalensis* (podenka), *Allogamus starmachi*, *Acrophylax sowai* (potočníky), *Tubifex montanus* a *Trichodrilus tatrensis* (máloštetinavce), *Procladius tatrensis*, *Micropsectra davigra* (pakomáre), ktoré možno považovať za stenoendemity.

Výlučne na vody územia Tatier sa viaže výskyt niektorých druhov rias, napr. panciernatiek (Dinophyceae) *Peridinium africanum* var. *remotum* f. *tatricum*, *P. africanum* var. *conjctum* f. *spinulosum*, *P. wierzejskii*, *Dinococcus bicornis*, *Woloszynskia tatrica*, *Gymnodinium limneticum*, chrysomonád *Pseudokephyrion tatricum*, *Mallomonas akromos* f. *tatrica*, *Chromulina spectabilis*, žltozelenej riasy *Rhizochloris tatrica* a rozsievky *Discostella tatrica*.

Len na Západné Karpaty sú viazané druhy *Nemoura monticola*, *Leuctra pusilla* (pošvatky), *Drusus carpathicus*, *Chaetopteryx polonica* (potočníky). Ďalšie druhy sa



Obr. 18 Žiabronôžka severská (*Branchinecta paludosa*) sa v súčasnosti v Tatrách vyskytuje len vo Vyšnom Furkotskom plese

považujú za endemity karpatských pohorí: *Rhithrogena loyolea carpathica*, *Rhithrogena circumtatica* (podenky), *Chloroperla kisi* (pošvatky) a *Apatania carpathica* (potočníky) a niektoré ďalšie sú svojim výskytom obmedzené na stredoeurópske pohoria, napr. pošvatky *Protonemura brevistyla*, *Leuctra rosinae*, potočníky *Drusus monticola*, *Drusus trifidus*, *Drusus discolor*, muška *Prosimulium latimucro* (KRNO 2006).

Značný počet druhov bolo popísaných z tatranských vôd vôbec po prvýkrát a mnoho z nich stále nesie druhové meno „taticus“, „tatica“, „tatrensis“, ktoré túto skutočnosť pripomína. K nim patrí napr. až 130 druhov a foriem siníc a rias. Zoznam živočíchov by síce neobsahoval toľko položiek, jednako na ukážku je uvedených len niekoľko príkladov, napr. perloučka *Alona montana*, vznášavka *Mixodiptomus taticus*, máloštetinavce *Cernosvitoviella tatrensis*, *Tubifex montanus*, *Tatriella slovenica*, pakomáre *Pseudodiamesa branickii*, *Syndiamesa serratosioi*, *Diamesa starmachi*, *Diamesa nowickiana*, *Zalutschia tatica*, *Micropsectra davigra*.

Aj tento stručný úvod je dobrým dôkazom toho, že tatranské vody majú vysokú biologickú i kultúrnu hodnotu a vyžadujú si čo najprísnejšiu ochranu a racionálny manažment. Na prvý pohľad by sa mohlo zdať, že biota tatranských vôd tak vzdialená od priamych ľudských zásahov a chránená legislatívou národného parku a v mnohých prípadoch spadajúca pod najprísnejší stupeň ochrany nemôže byť v ohrození. Opak je však pravdou, vodné ekosystémy Tatier sú v bezpečí len zdanlivo. Posledné desaťročia minulého storočia ukázali, akým devastujúcim spôsobom na biotu sa môžu prejaviť následky globálneho znečistenia ovzdušia. Lokálne bolo možné doložiť deštrukciu pôvodných spoločenstiev vplyvom odpadových vôd z horských chat a hotelov, vplyvom mechanických zásahov do potokov a introdukciou rýb do jazier. Populácie mnohých druhov, a platí to zvlášť pre glaciálne relikty alebo endemity, sú málopočetné a navyše obývajú len niektoré lokality, v ktorých nachádzajú podmienky vhodné pre ich vývin a rozmnožovanie. Aj malé zmeny prostredia môžu viesť k oslabeniu populácie a viesť k ich zániku. Situácia je o to vážnejšia, že náhradné populácie, z ktorých by sa populácie mohli obnoviť, buď neexistujú alebo sú od Tatier príliš vzdialené. Zvyšovanie teplôt, ktoré predpokladajú súčasné klimatické scenáre, by mohlo ohroziť existenciu pravdepodobne niekoľkých desiatok druhov. Nemožno však podceňovať ani lokálne vplyvy, pretože tlak vyvíjaný súčasným rozvojom cestovného ruchu na slovenskej strane Tatier postupuje veľmi rýchlo a nekontrolovateľne, bez ohľadu na požiadavky ochrany prírody.

Spoločenstvá tatranských vôd

Planktón

Voľnú vodu jazier osídľuje charakteristické spoločenstvo prevažne pasívne sa vznášajúcich organizmov, ktoré sa označuje termínom planktón. Ide o veľmi heterogénne zoskupenie pozostávajúce z viacerých taxonomických skupín: baktérií, rias, jednobunkovcov, živočíchov. V zásade sa rozdeľuje podľa taxonomických kritérií na bakterioplanktón, fytoplanktón a zooplanktón. Často sa ale vyčleňuje tzv. sieťový planktón, do ktorého patria väčšie formy zooplanktónu, ktorý je možné zachytiť štandardnými planktonickými sieťami.

Pre väčšinu vysokohorských plies je charakteristický nízky obsah živín, ktorý súvisí s geologickým zložením podložia, ktoré len pomaly zvetráva, veľkosťou povodia a tiež acidifikáciou. Fytoplanktón vysokohorských, oligotrofných jazier sa skladá celkovo z malého počtu druhov. Počtom taxónov prevládajú zelené riasy (Chlorophyta) a desmídie (Desmiales) z rodov *Closterium*, *Euastrum* a *Micrasterias*. Zvyčajne však početne dominujú panciernatky (Dinophyceae) najmä druhy z rodu *Peridinium*, spolu s nimi sa vyskytujú pre Tatry charakteristické druhy žltohnedých rias (Chrysophyceae): *Mallomonas akromos* f. *tatrica* a *Pseudokephyrion tatricum* (HINDÁK & KAWECKA 2010). Pre fytoplanktón vysoko položených tatranských plies sú typické rozsievky, napr. niektoré druhy rodov *Fragilaria*, *Diatoma*, *Aulacoseira*, *Achnantheidium minutissimum*, *Encyonema silesiacum*, *Tabellaria flocculosa*. Nielen kvalitatívne, ale aj kvantitatívne je fytoplanktón tatranských plies chudobný. V 90. rokoch minulého storočia nepresahovala koncentrácia chlorofylu-*a* (ako miery biomasy fytoplanktónu) 2 µg na liter v Malom Hincovom, Zelenom Krivánskom, Nižnom Žabom bielovodskom a v Nižnom a Vyšnom Temnosmrečinskom plese. Vyššie hodnoty koncentrácie chlorofylu-*a* sa pravidelne vyskytovali v dystrofnom Jamskom plese a silne acidifikovanom Starolesnianskom plese a sezónne aj v Ladovom plese (DARGOCKÁ et al. 1997).

Charakteristickým znakom fytoplanktónu je jeho výrazná sezónna dynamika. V tatranských jazerách nastáva jeho rozvoj po roztopení snahu a ľadu, ktorý niekoľko mesiacov pokrýval jazero a bránil prenikaniu svetla do vody. V Ladovom plese vo Veľkej Studenej doline (NEDBALOVÁ et al. 2006) narastá jeho biomasa veľmi rýchlo počas krátkeho obdobia. Hlavnými faktormi, ktoré riadia sezónnosť rozvoja fytoplanktónu sú, okrem dostatku svetla, živiny a nerozpustná organická hmota akumulovaná v snehu a ľade, ktoré sa rýchlo uvoľňujú do vodného stĺpca. Pre fytoplanktón sú typické zmeny priestorovej distribúcie. V mnohých horských jazerách sa dá sledovať jedno maximum pod tenkým priezračným ľadom a ďalšie vo väčších hĺbkach počas leta, pretože vysoká svetelná intenzita vo veľkých nadmorských výškach sa stáva inhibujúcim faktorom. Pozícia týchto maxím sa vertikálne mení podľa najvýhodnejších svetelných podmienok a koncentrácie živín pre rast jednotlivých druhov, uplatňujú sa však aj medzidruhové vzťahy. V Ladovom plese napr. *Plagioselmis lacustris* reaguje veľmi rýchlo na malé zvýšenie svetelnej intenzity po čiastočnom rozlamaní ľadu už v júni. Následné zníženie biomasy druhu sa dáva do súvislosti s konkurenciou s pomalšie rastúcimi druhmi rodu *Ochromonas* a *Cryptomonas* cf. *erosa*, ktoré však lepšie využívajú živiny v podmienkach dostatku svetla počas otvorenej hladiny (NEDBALOVÁ et al. 2006).

Zaujímavým a nápadným fenoménom Tatier (podobne ako aj iných horských a polárnych oblastí) je farebný sneh. Správy o jeho výskyte v Tatrách pochádzajú už z 18. storočia. Sfarbenie snehu spôsobuje rozmnoženie snežných rias. NEDBALOVÁ & STUHLÍK (2012) popísali sezónne zmeny snežných rias v snehu a ľade pokrývajúcim Ľadové pleso vo Veľkej Studenej doline v roku 2001. Červené sfarbenie snehu spôsobené druhom *Chlamydomonas cf. nivalis* sa objavilo v druhej polovici mája a celková biomasa rias narastala až do úplného roztopenia snehu v júli. V tomto období boli riasy zaznamenané aj vo vrstevnatom ľade, kam sa pravdepodobne dostali pasívne z topiaceho snehu. Vzhľadom na veľkú početnosť a bioamasu predstavujú bunky snežných rias uvoľňujúce sa pri topení snehu a ľadu do vodného stĺpca významný zdroj potravy pre zooplanktón.

Sieťový zooplanktón reprezentujú tri skupiny kôrovcov, ktorými sú perloočky (Cladocera), veslonôžky (Copepoda), vznášavky (Calanoida) a vírniky (Rotifera). Ich spoločenstvá sú druhovo chudobné a nízka je aj ich početnosť. Podľa posledných publikovaných informácií je z tatranských plies na slovenskej strane známych 36 druhov planktonických vírnikov, 28 druhov perloočiek a 11 druhov veslonôžok a vznášaviek (HUDEC & STUHLÍK 2002). Najrozšírenejším druhom s výskytom v takmer 90% plies je perloočka *Chydorus sphaericus*. V litorále väčších plies sa spoločne s ňou vyskytujú perloočky *Acroperus harpae*, *Alona affinis*, cyklopy *Acanthocyclops vernalis*, *Eucyclops serrulatus* a vírnik *Euchlanis dilatata* (HUDEC & ILLYOVÁ 2010). V pelagiáli sa vyskytujú zvyčajne dva druhy perloočiek, buď *Daphnia pulicaria* alebo *D. longispina* a vírnik *Keratella hiemalis*. V plytkých plesách sa vo voľnej vode vyskytujú aj litorálne druhy perloočiek a vznášavky. Prietochné plesá sú na zooplanktón ešte chudobnejšie. Charakteristická je prítomnosť výlučne litorálnych druhov a perloočky *Macrothrix hirsuticornis*, ktorá v iných typoch plies nežije. Osobité zloženie zooplanktonu je typické pre dystrofné plesá. Charakterizuje ho vyšší počet vírnikov s indikačnými druhmi *Microdon clavus* a *Polyarthra remata*, ako aj perloočky *Streblocerus serricaudatus* a *Acantholeberis curvirostris*.

K vzácnym druhom planktonických kôrovcov, ktoré sa vyskytujú len v malom počte plies patria napr. perloočky *Holopedium gibberum* (Nižné Žabie Bielovodské pleso), *Alona rectangula* (Vyšné Furkotské pleso), *Eurycercus lamellatus*, *Heterocope saliens* (len niekoľko plies na poľskej strane Tatier) (SACHEROVÁ et al. 2006). Aj napriek tomu, že planktonické kôrovce patria k najdlhšie a nepochybne najlepšie preštudovaným skupinám organizmov tatranských plies, je možné objaviť aj pre vedu celkom nové druhy, ako o tom svedčí popis druhu *Alona montana*, HUDEC 2010.

Bentos

Druhové zloženie a početnosť jedincov bentických organizmov v spoločenstvách sú odrazom celého radu lokálnych a globálnych faktorov prostredia. A pretože pre väčšinu druhov sú známe ich ekologické nároky, môže štruktúra spoločenstva alebo jeho časti indikovať prevládajúce podmienky prostredia, ktoré obýva. Preto je bentická flóra a fauna využívaná ako užitočný nástroj na sledovanie prirodzených alebo človekom vyvolaných zmien v ekosystémoch, a to nielen tých súčasných, ale aj minulých, keďže zvyšky niektorých skupín sa dobre zachovávajú v sedimentoch a prinášajú cenné informácie o historickom vývoji prostredia. O tom však bude pojednávané v ďalších častiach tejto práce.

Fytobentos

Diverzita fytobentosu tatranských plies je v porovnaní s fytoplanktónom oveľa vyššia. Kameňe litorálnej zóny sú porastené pestrým spoločenstvom jednobunkových a vláknitých siníc, rozsievok a vláknitých rias. Druhovo početné sú najmä rozsievky (*Bacillariophyceae*) a z nich rody *Cymbella*, *Achnanthes*, *Fragilaria* a *Navicula*. Najbežnejšími druhmi s výskytom takmer vo všetkých našich plesách sú *Achnanthes helvetica*, *A. minutissima*, *A. marginulata*, *A. subatomoides*, *Fragilaria capucina*, *F. pinnata*, *F. virescens*, *Cymbella minuta*, *Denticula tenuis*, *Pinnularia microstauron* a *Tabellaria flocculosa*.

Nárasty siníc dávajú kameňom v litorále farebný odtieň, ktorý mohol byť dôvodom pre pomenovanie plesa. Napríklad podľa tmavej farby stielok siníc napr. *Scopulonema polonicum* a *Chamaesiphon polonicus* boli nazvané Czarny Staw Gasienicowy a Czarny Staw pod Rysami, názov Czerwony Staw zas pochádza od červenkastej farby stielok sinice *Scopulonema aurantiacum* (HINDÁK & KAWECKA 2010). Osobitě je zastúpenie siníc a rias v dystrofných jazerách. V ich litorále sa vyskytuje napr. červená riasa *Batrachospermum vagum* a vláknitá zelená riasa *Binuclearia tectorum*, vo väčších hĺbkach na dne zas vzácna sinica *Oscillatoria komarovii* (HINDÁK & KAWECKA 2010).

Fytobentos tatranských plies tvoria aj lišajníky, hoci väčšina druhov porastajúcich skaly je pod vodou len určitú časť roka. K takýmto druhom v Tatrách patrí napr. *Polyblastia cruenta* a niektoré druhy kožnatiek rodu *Dermatocarpon* (KYSĚLOVÁ & BIELCZYK 2010). V dystrofných plesách (napr. Rakytovské a Smrekovické pleska, Jamské pleso, Malé Čierne Kežmarské a Trojrohé pleso) sú súčasťou fytobentosu v príbrežnej zóne aj rašeliníky rodu *Sphagnum* a čiastočne ponorené porasty ostríc (*Carex* spp.). Prítomnosť iných cievnatých rastlín na dne tatranských plies je výnimkou. V Druhom a Treťom Roháčskom plese sa vyskytuje ježohlav úzkolistý (*Sparganium angustifolium*). Malá populácia tohto druhu bola v posledných rokoch zaznamenaná aj v izolovanej zátoke Nižného Žabieho bielovodského plesa (DÍTĚ et al. 2004). Naopak, druh vymizol z oboch známych lokalít v poľskej časti Tatier (Nižni a Wyžni Staw Toporowy).

V rámci výskumu dvoch riečnych systémov, ktoré odvodňujú severnú časť Vysokých Tatier: Biaľka (s prítokmi Rybi Potok a Roztoka) a Sucha Woda (KAWECKA et al. 1971) bola študovaná aj distribúcia bentických spoločenstiev siníc a rias. Pre úseky potokov pretekajúcich alpínskym a subalpínskym stupňom (2 100–1 550 m n. m.) je charakteristické spoločenstvo, v ktorom dominovali sinice vytvárajúce tmavé porasty na kameňoch a z nich najmä druh *Chamaesiphon polonicus* miestami sprevádzaný druhmi ako napr. *Ammatoidea normanii*, *Scopulonema polonicum*, *Calothrix braunii*, *Coelodesmium wrangelii*, *Schizothrix lacustris*, *Phormidium uncinatum* a *P. innundatum*. Okrem nich je charakteristický výskyt zelených rias *Klebsormidium rivulare* a *K. flaccidium*. Vyskytujú sa aj rozsievky, najčastejšie *Cymbella ventricosa*, *Diatoma hiemale*, *D. mesodon*, *Navicula roteana*, *Gomphonema longiceps* var. *montanum* a druhy rodu *Achnanthes*, ale ich bioamasa je nízka. Dôvodom je vysychanie a vymrzanie týchto častí tokov počas zimy. V úsekoch potokov, ktoré pretekajú pásmom lesa (1 550–1 000 m n. m.) dominuje zlatistá riasa *Hydrurus foetidus* a sinica *Homoeothrix jantina* a spoločne s početnými rozsievkami vytvárajú charakteristické žltohnedé povlaky na kameňoch. Zasahujú sem aj niektoré druhy siníc z vyššie položených úsekov, jednako pre túto zónu sú charakteristické iné druhy, napr. *Chamaesiphon carpaticus*, *C. fuscus*, *Tolypothrix distorta* f. *penicillata*, *Calothrix fusca*. Zo zelených rias sa tu vyskytujú *Prasiola fluviatilis* a *Ulothrix zonata*,

tiež početné druhy desmídií a červené riasy *Lemanea fluviatilis* a *Chantransia pygmaea*. V spoločenstve rozsievok je pre tento úsek typický druh *Diatoma mesodon*, spoločne s ním sa vyskytujú druhy *Ceratoneis arcus*, *Achnantheidium minutissimum*, *Fragillaria capucina*, *Cocconeis placentula* var. *euglypta* a *Gomphonema pumilum*.

V úsekoch potokov pretekajúcich pásmom lesa v nadmorskej výške pod 1 000 m sú dominantnou zložkou fyto-bentosu rozsievky. Z nich dominujú *Diatoma vulgare*, *Cymbella affinis* a *Synedra ulna*. Významne je zastúpená tiež zelená riasa *Ulothrix zonata* (KAWECKA 1971).

Ukázalo sa, že spoločenstvá v niektorých potokoch popísané v 60. rokoch minulého storočia sa výrazne zmenili. V potoku Roztoka došlo v roku 2002 v dôsledku rozkolísaných prietokov a vplyvu znečistenia z chaty v Doline Pięczu Stawów Polskich k masovému rozvoju zelenej riasy *Klebsormidium flaccidum*, sinice *Phormidium uncinatum* a rozsievok *Fragillaria capucina*, *F. nanana* a spoločenstvo dopĺňali eutrofné druhy *Cyclotella pseudostelligera* a *Eolimna minima*. Na druhej strane, silne zmenené spoločenstvo, ktoré sa vyskytovalo v 70. rokoch v Rybom Potoku, keď do neho ústili splašky z chaty na Morskom Oku a v ktorom nechýbali druhy indikujúce eutrofiu až hypetrofiu (baktéria *Sphaerotilus natans*, huba *Leptomitus lacteus*), sa po výstavbe čističky odpadových vôd regenerovalo (HINDÁK & KAWECKA 2010).

Zoobentos

Živočíchym osídľujúce dno potokov a jazier predstavujú veľmi heterogénnu skupinu. Obsahuje zástupcov takmer všetkých veľkých taxonomických skupín. Tradične sú sem zaradované aj jednobunkovce (Protozoa), aj keď systematicky nepatria do živočíšnej ríše. Je prirodzené, že takúto diverzifikovanú skupinu nie je možné skúmať ako jednu funkčnú jednotku. Veľký počet druhov, rôznorodosť vývinových cyklov a ekologických nárokov, ale aj metód ich štúdia vyžaduje veľký počet špecialistov. Tí však často nie sú z rôznych dôvodov k dispozícii a často ani neexistujú, pretože sú obdobia, keď sa pre štúdium niektorej skupiny nenájde odborník aj celé desaťročia. A tak sa stáva, že niektoré skupiny stoja bokom záujmu, kým iné sú študované pomerne intenzívne. Na Slovensku má dlhoročnú tradíciu výskum tzv. makrozoobentosu, resp. bentickej makrofauny, čo sú bezstavovce veľkosti zhruba nad 1 mm. Ostatné skupiny bentických živočíchov, tzv. meiozoobentos, kam patria napr. brušnobrvice (*Gastrotricha*), pomalky (*Tardigrada*), vírniky (*Rotifera*), hlístovce (*Nematoda*), ale aj vodné roztoče (tzv. *Hydracarina*) neboli, a doteraz nie sú, ako celok študované dostatočne. Najviac informácií je k dispozícii o vírnikoch. Z poľskej strany je známych 58 druhov osídľujúcich machy a piesočnaté substráty jazier a potokov (BIELAŇSKA-GRAJNER 2010). Celkom ojedinelou je štúdia meiozoobentosu v intersticiálnych vodách Belej. VRANOVSKÝ (1979) tu našiel spoločenstvo, v ktorom dominovali Copepoda a „Archiannelida“ (*Troglochaetus beraneckii*). Z týchto dôvodov je pri opise bentických živočíchov tatranských pozornosť zameraná predovšetkým na makrozoobentos.

Aj makrozoobentos je heterogénna skupina a dá sa rozdeliť na dve zložky. Jednak sú to primárne vodné bezstavovce, ktoré žijú trvale vo vodnom prostredí (ploskulice, máloštetinatce, mäkkýše, kôrovce) a tvoria jeho permanentnú zložku. Do sladkých vôd prenikli z morského prostredia niekedy v prvej polovici prvohôr. Druhú, tzv. temporálnu zložku predstavuje vodný hmyz. Jeho larvy sú viazané na vodu, zatiaľ čo dospelce

(imága) sú terestrické. U niektorých skupín sú larvy vodné, ale kuklia sa na súši a imága sa opäť vracajú do vodného prostredia. Táto zložka prenikla do sladkých vôd zo súše, preto ich označujeme ako sekundárne hydrobionty. Jedna skupina vodného hmyzu (vážky, podenky, pošvatky) prešla do vodného prostredia už v priebehu starších prvohôr – karbónu, druhá (potočníky, dvojkrídlovce) podstatne neskôr, až na začiatku druhohôr, v triase.

Pre vodstvo Tatier sú charakteristické nasledovné skupiny bentickej makrofauny: ploskulice – trojčrevovky („Turbellaria“ – Tricladida), máloštetinavce (Oligochaeta), pijavice (Hirudinea), ulitníky (Gastropoda), lastúrniky (Bivalvia), rôznonožce (Amphipoda) z kôrovcov (Crustacea); vodný hmyz reprezentujú podenky (Ephemeroptera), vážky (Odonata), pošvatky (Plecoptera), strechatky (Megaloptera), sieťokrídlovce (Neuroptera), potočníky (Trichoptera), chrobáky (Coleoptera) a dvojkrídlovce (Diptera). Niektoré z týchto veľkých taxonomických skupín sú zastúpené len jedným, resp. niekoľkými druhmi, napr. z trojčrevoviek žije v prameňoch, potokoch a jazerách len *Crenobia alpina* (obr. 19), pijavice reprezentuje v niektorých plesách len druh *Erpobdella octoculata*, lastúrniky zas *Pisidium casertanum*, z ulitníkov boli zistené tri druhy (*Radix peregra*, *Galba truncatula*, *Ancylus fluvialis*) a podobne, tri druhy tiež z rôznonožcov (*Gammarus fossarum*, *G. balcanicus*, *Niphargus tatrensis*); z hmyzu sú jedným druhom (*Sialis lutaria*) zastúpené strechatky a sieťokrídlovce (*Osmylus fulvicephalus*) a druhovo početné nie sú ani vodné chrobáky a ani podenky.

Na druhej strane, niektoré skupiny hmyzu počtom druhov a často aj počtom ich jedincov tvoria jadro bentickej makrofauny jednotlivých typov vodných biotopov. Takouto skupinou sú nesporne pakomáre (Chironomidae). Na poľskej strane bolo doteraz zistených 142 druhov (KOWNACKI 2010a), len v plesách na slovenskej strane 64 druhov pakomárov (BITUŠÍK 2004), pričom v tejto štatistike nie sú zaradené niektoré rody alebo skupiny



Obr. 19 Ploskuľa (*Crenobia alpina*) je jediným zástupcom ploskúľ zo skupiny Tricladida v prameňoch, potokoch a jazerách Tatier

druhov. ktoré zatiaľ nie je možné spoľahlivo determinovať na druhovú úroveň. Dá sa predpokladať, že tatranské vody osídľuje prinajmenšom štvrtina druhového bohatstva z celkového počtu viac ako 370 druhov zaznamenaných na území Slovenska (obr. 20, 21). Pokiaľ ide o ďalšie významné skupiny bentickej makrofauny, v súčasnosti je známych z vôd slovenskej strany Tatier viac ako 30 druhov podeniiek, vyše 60 druhov pošvatiek a viac ako 70 druhov potočníkov (KRNO et al. 2010). Len v plesách na slovenskej strane bolo doteraz zistených 25 druhov máloštetinavcov, avšak počet druhov osídľujúcich všetky typy vôd (vrátane podzemných) na poľskej strane Tatier je viac ako dvakrát vyšší – 59 druhov (DUMNICKA & GALAS 2010). Najnovšími výskumami bolo doložených 54 druhov vodných chrobákov, ďalších o 20 druhoch však existujú literárne údaje (ČIAMPOROVÁ-ZAŤOVIČOVÁ & ČIAMPOR 2011).

O celkovom druhovom bohatstve makrozoobentosu v tatranských vodách si možno urobiť obraz zo zoznamu vytvoreného pre poľskú časť Tatier, ktorý obsahuje 738 druhov (Kownacki 2010b). Stále je však reálne objavenie nových druhov nielen pre územie Tatier, ale aj pre vedu, ako o tom svedčí relatívne nedávny opis nového druhu pakomára *Micropsectra davigra* (GIŁKA & ABRAMCZUK 2006).

Výskum makrozoobentosu tatranských potokov od 60.–70. rokov minulého storočia je založený na ekologických základoch. Vychádza sa z toho, že organizmy tečúcich vôd sú ovplyvňované radom abiotických faktorov, ako sú teplota, prietok, substrát, živiny a pH a z biotických treba spomenúť predovšetkým kvalitu a kvantitu potravných zdrojov. V prípade vysokohorských systémov sú riadiacimi faktormi predovšetkým abiotické premenné, preto hlavným motívom týchto štúdií bolo hľadanie súvislostí medzi



Obr. 20 Larvy pakomárov rodu *Micropsectra* vytvárajúce dlhé, valcovité schránky z detritu sú v litoráloch niektorých plies veľmi početné

faktormi prostredia a charakteristikami spoločenstiev. Veľmi atraktívnou témou bola identifikácia jednotlivých, na seba nadväzujúcich zón toku od jeho prameňa až po ústie, ktoré vďaka viac-menej rovnakému pôsobeniu faktorov prostredia osídľujú určité, definovateľné biocenózy.

V potokoch na poľskej strane Vysokých Tatier boli identifikované hlavné spoločenstvá bentickej makrofauny rozšírené v pozdĺžnom profile tokov pozdĺž gradientu meniacej sa nadmorskej výšky, teploty, spádu, charakteru substrátu a potravných zdrojov (KAWECKA et al. 1971). Vzhľadom k tomu, že pakomáre predstavujú dominantnú zložku makrozoobentosu sledovaných potokov (počtom jedincov dosahujú 40–90 % celkovej abundancie makrozoobentosu) a v najvyššie položených úsekoch sú jedinými predstaviteľmi bentickej makrofauny, klasifikácia tokov v značnej miere vychádza práve zo schémy ich distribúcie (KOWNACKI 1971). Táto klasifikácia tatranských potokov na poľskej strane Vysokých Tatier na základe zoskupení pakomárov bola generalizovaná a bolo možné ju porovnať s potokmi na severe a vo vysokých pohoriach Európy (KOWNACKI & KOWNACKA 1971, KOWNACKA & KOWNACKI 1972, KAWECKA et al. 1978, KOWNACKI 2008).

V extrémnych podmienkach potokov vytekajúcich zo snehových polí vo výškach nad 2 000 m boli v Tatrách identifikované druhovo chudobné spoločenstvá, zložené len z lariev pakomárov *Diamesa steinboeckii*, *D. nowickiana* a *D. latitarsis*. Tieto úseky potokov (na základe štúdia Mnichoweho potoka) označil KOWNACKI (2008) ako kryál, konkrétne jeho vyššiu zónu, tzv. metakryál a spoločenstvo ako metakryon. Tieto spoločenstvá sa podobajú spoločenstvám ľadovcových potokov subarktických oblastí a iných



Obr. 21 Dospelé pakomáre po tom, ako sa vyslobodia z kukly a opustia vodné prostredie, sedia chvíľku na hladine, kým im neuschnú krídla

vysoký pohorí (Alpy, Kaukaz). Táto podobnosť je pozoruhodná, pretože pravé ľadovcové potoky sa od tatranských líšia nestabilným dnom a korytom, nevyrovnanými prietokmi aj počas dňa, veľkým množstvom unášaných suspendovaných častíc, s čím súvisí ich charakteristický mliečny zákal. Takéto alebo veľmi podobné spoločenstvo sa vyskytovalo v tatranských potokoch vytekajúcich z ľadovcov a postupne zanikalo s ústupom zaľadnenia. Predpokladá sa, že posledné zvyšky týchto reliktných spoločenstiev sa ešte zachovali aj iných v potokoch centrálnej časti Vysokých Tatier vo výškach nad 1 900–2 000 m, ale doterajší výskum to zatiaľ nepotvrdil.

HAMERLÍK (2008) našiel v teplotne veľmi stabilnom prítoku Nižného Terianskeho plesa (obr. 22) s maximálnou letnou teplotou 5 °C prekvapivo vysoký počet taxónov. V spoločenstve vysoko dominovali pakomáre podčelade Diamesinae (hlavne druhy rodu *Diamesa*) rovnako ako v kryáli, ale veľmi početné boli aj niektoré ďalšie druhy (*Parorthocladius* sp., *Eukiefferiella* spp.), charakteristické pre alpínske potoky, ktoré nemajú súvis s ľadovcom. Z 13 taxónov pakomárov považovaných za charakteristické pre rôzne zóny kryálu, patrilo 12 medzi najpočetnejšie aj v prítoku Nižného Terianskeho plesa.

Rod *Diamesa* je najlepšie prispôsobený na existenciu v drsných podmienkach prostredia a vysoký podiel jej zástupcov (cca 65 %) v spoločenstve dobre indikuje ľadovcové potoky. Predpokladá sa, že dominancia druhov rodu *Diamesa* v nestabilnom a extrémnom prostredí je zapríčinená neprítomnosťou konkurentov. V stabilnejšom prostredí však môže byť eliminovaná medzidruhovou kompetíciou s tzv. „neskorými



Obr. 22 Krátky prítok do Nižného Terianskeho plesa osídľuje spoločenstvo extrémne chladnomilných druhov, v ktorom prevládajú larvy pakomárov rodu *Diamesa*

kolonizátormi“ napr. druhmi rodu *Tvetenia* a *Eukiefferiella*. V dôsledku predpokladaného zvyšovania teploty ovzdušia môžu tieto druhy prenikať do vyššie položených úsekov osídlených larvami Diamesinae a vytesniť ich zo spoločenstva.

Spoločenstvo nižšieho úseku kryálu, tzv. hypokryon, charakteristické prítomnosťou lariev *Diamesa* a vysokým podielom lariev muškovitých (Simuliidae) nemusí byť vyvinuté vždy a metakryon vtedy prechádza priamo do rithronu. Takéto spoločenstvo bolo identifikované v nižších úsekoch potokov na poľskej strane vo výškach 1 900 m n. m. Okrem lariev rodu *Diamesa* tu prevládajú larvy pakomárov *Parorthocladius nudipennis* a vyskytujú sa aj jedince z čeľadí Simuliidae (*Prosimulium* sp.), Blephariceridae, Tipulidae, tiež larvy pošvatiek *Leuctra* sp., potočníkov *Drusus monticola* a ploskuľa *Crenobia alpina*, ale ešte vždy chýbajú podenky.

V Tatrách bol hypokryon identifikovaný len čiastočne a zatiaľ v len v jednom potoku a ani rozsiahlejšie štúdie na väčšom súbore tokov ho nepotvrdili. HAMERLÍK et al. (2006) skúmali bentickú makrofaunu v 11 prítokoch a 16 odtokoch devätnástich tatranských plies. Napriek očakávaniam sa nepodarilo dokázať významnejšiu úlohu druhov filtrujúcich častice detritu (larvy Simuliidae) v odtokoch jazier. Spoločenstvá prítokov vo výškach nad 2 000 m n. m. boli zložené len z máloštetinavcov a lariev pakomárov, čím sa preukazuje líšili od prítokov v nižších polohách. Taxonomické zloženie spoločenstiev odtokov pripomínalo spoločenstvá litorálov príslušných plies a odtoky subalpínskych plies boli druhovo i početne bohatšie než odtoky plies alpínskej zóny. Tiež sa zistilo, že druhové bohatstvo podeniak, pošvatiek a potočníkov bolo vyššie v potokoch odtekajúcich z väčších plies (nad 5 ha).

Zistilo sa tiež (KOWNACKI 2008), že napriek rovnako nízkym a celoročne stabilným teplotám je fauna prameňov odlišná od kryonu. Diverzita a abundancia druhov je vyššia, vyskytuje sa tu vyšší počet druhov pakomárov aj z počelade Orthoclaadiinae (*Pararichocladius skirwithensis*, *Parorthocladius nudipennis*, *Eukiefferiella minor*, *Orthocladius* (*Euorthocladius*) sp.), pošvatky *Protonemura* a aj podenky *Baetis*.

Vo výškach 1 550–1 000 m n. m. sa bentické spoločenstvo výrazne mení. Skladá sa z väčšieho počtu druhov a aj ich početnosť je už oveľa vyššia. Dominujú v ňom pakomáre *Eukiefferiella minor* a *Parorthocladius nudipennis* a podenky *Baetis alpinus* a *Rhithrogena loyolaea*, vyskytujú sa pošvatky *Protonemura brevistyla*, *Isoperla sudetica*, *Capnia vidua*, potočníky z čeľadí Limnephilidae a Rhyacophilidae (*Rhyacophila glareosa*), larvy chrobákov z rodu *Elmis*, ploskuľa *Crenobia alpina*. V úsekoch tokov, ktoré periodicky vysychajú sa hneď po obnovení prietoku masovo vyskytujú larvy *Eukiefferiella cyanea* a *Diamesa* sp., v období trvalého prietoku prevládali larvy *Baetis alpinus*, v jeseni zas *Diamesa latitarsis*.

Úseky potokov v pásme lesa (1 500–1 000 m) osídľuje bohaté spoločenstvo počtom druhov i počtom jedincov. Indikačnými druhmi tejto zóny sú podenky *Baetis alpinus* a *Rhithrogena loyolaea* a pakomáre *Parorthocladius nudipennis* a *Orthocladius rivicola*. Zistilo sa, že kým prvý druh dominuje v potokoch na vápencových substrátoch, druhý v tokoch na granitovom podloží. V úsekoch potokov vo výškach okolo 1 550 m, ktoré sú v blízkosti prameňov, a teda ich teplota sa mení len v malom rozsahu, prevládajú v spoločenstvách larvy pakomárov *Eukiefferiella minor*. Okrem už spomínaných druhov podeniak sa tu vyskytujú tiež *Capnia vidua* (Plecoptera), *Rhyacophila tristis* (Trichoptera) a larvy chrobákov rodu *Elmis*.

Tretie, druhovo i početne veľmi bohaté spoločenstvo, bolo identifikované v úsekoch potokov pretekajúcich v pásme lesa pod 1 000 m n. m. Početne dominujú larvy pakomárov a muškovitých, na rozdiel od predchádzajúcich úsekov počtom druhov je bohatšia fauna podeniiek, pošvatiek a potočníkov. Predovšetkým na základe výskytu a početnosti pakomárov bolo možné tento úsek rozdeliť na tri podzóny. Zónu podhorských potokov v nadmorskej výške 1 000–850 m charakterizuje dominancia druhu *Orthocladius rivicola*, významne sú zastúpené *Eukiefferiella minor* group a *Tvetenia bavarica* group. V nižšej podzóne (850–700 m n. m.) sa zvyšuje podiel *Orthocladius thienemanni*, vyskytuje sa *Cricotopus*, *Orthocladius rivulorum* a *Eukiefferiella cyanea*. Podzóna podhorskej rieky (700–500 m n. m.) je charakterizovaná dominanciou *Orthocladius thienemanni*.

Na slovenskej strane Tatier KRNO (1987) vyhodnotil distribúciu spoločenstiev bentickej makrofauny pozdĺž vertikálneho gradientu podmienok prostredia na potokoch horného povodia Váhu a medzi sledovanými lokalitami boli aj niektoré toky Západných a Vysokých Tatier. Na rozdiel od poľskej časti Tatier neboli študované horné úseky tokov pretekajúce alpínskym pásmom vo výškach okolo 2 000 m n. m. a pozornosť bola sústredená na tri skupiny makrozoobentosu: podenky, pošvatky a potočníky.

Úseky sledovaných potokov pretekajúcich územím Tatier boli charakterizované podľa biocenotickej klasifikácie ako epiritrál, pre ktorý sú typické druhy: *Baetis alpinus* (podenky), *Protonemura nimborum*, *Leuctra autumnalis*, *Isoperla sudetica* (pošvatky) a *Allogamus uncatus* (potočníky). V zoskupeniach jeho hornej časti (1 800–1 500 m n. m.) dominujú *Protonemura brevistyla*, *Leuctra pusilla*, *L. rosinae* (pošvatky), *Drusus monticola* a *Potamophylax millenii* (potočníky). V tejto časti sa vyskytuje zoskupenie tvorené druhmi *Rhitrogena loyolea*, *Leuctra armata*, *Capnia vidua* a *Wormaldia occipitalis* predstavujúce akýsi prechod k nasledujúcemu zoskupeniu. Pre strednú časť epiritrálu vymedzenú výškami 1 550–900 m sú charakteristické epiritrálne druhy (epiritrobionty): podenka *Baetis melanonyx*, pošvatka *Perlodes intricata* a potočníky *Rhyacophila polonica*, *Apatania* sp., *Drusus annulatus* a *Lithax niger*. Dolnú časť epiritrálu (1 150–800 m n. m.) indikovali druhy: *Rhitrogena hybrida* (podenky), *Brachyptera seticornis*, *B. starmachi*, *Perla maxima* (pošvatky), *Drusus biguttatus* a *Ecclisopteryx madida* (potočníky). Do tejto schémy začlenil Chvojka (1992) ďalšie druhy potočníkov: pre hornú časť epiritrálu druhy rodov *Allogamus* a *Acrophylax*, *Rhyacophila glareosa*, *R. fasciata*, *R. vulgaris*, *Philopotamus ludificatus*, ale zistil tu aj *Rhyacophila philopotamoides*, *Chaetopteryx polonica*. Toto zoskupenie zodpovedalo skupine, ktorou SZCZESNY (1986) charakterizoval potoky na poľskej strane Tatier vo výškach nad 1 300 m n. m. Podobne aj v nižšej zóne ritrálu zistil (opäť v zhode so schémou pre poľské potoky) aj ďalšie druhy, napr. *Rhyacophila tristis*, *Drusus discolor*, *Melampophylax nepos*, *Psilopteryx psorosa*, *Chaetopteryx gopsis maclachlani*, *Pseudopsilopteryx zimmeri*.

Teplota je kľúčový faktorov, ktorý ovplyvňuje metabolizmus, rast, reprodukciu a časovanie vylietania imág a tým aj taxonomické zloženie a početnosť jedincov v bentických spoločenstvách potokov. Detailná štúdia vykonaná na úsekoch dvoch potokov pretekajúcich blízko seba, ktoré mali odlišný teplotný režim mala dať odpoveď na otázku, do akej miery sa premietajú rozdiely v teplote do štruktúry spoločenstiev (BULÁNKOVÁ et al. 2001). Predmetom výskumu boli úseky Tomanovho a potoka v Javorovom žľabe v Západných Tatrách v nadmorskej výške 1 300 m. Zatiaľ čo Tomanov potok vyteká z plesa, potok v Javorovom žľabe pramení v krasovej oblasti Červených vrchov a na rozdiel od

Tomanovho potoka má celoročne pomerne stálu a nízku teplotu. Rozdiel medzi nameranými maximami bol takmer 8 °C (6,3 versus 14,2 °C). V súlade s očakávaním, v potoku v Javorovom žľabe bol zistený vyšší podiel oligostenotermných druhov (napr. pošvatky *Protonemura brevistyla*, *Leuctra rosinae*, *L. pusilla*, *Capnia vidua*, *Arcynopteryx compacta*, potočníky *Apatania fimbriata*, *Acrophylax vernalis*, *Psilopteryx psorosa*, dvojkridlovce *Savtshenkia cheethami*, *Berdeniella helvetica*). V druhovom inventári Tomanovho potoka bol zaznamenaný vyšší podiel druhov podeniiek (*Electrogena lateralis*, *Rhitrogena iridina*, *Baetis melanonyx*, *Rhitrogena podhalensis*), ktoré všeobecne vyžadujú pre svoj vývin vyššie teploty. Tiež aj niektoré druhy pošvatiek, potočníkov a pakomárov boli skôr mezostenotermné. Celkovo bolo možné skonštatovať, že spoločenstvá úseku potoka v Javorovom žľabe pripomínali svojim zložením prechod medzi krenálom (prameňom) a hornou časťou ritrálu s vyšším zastúpením vysokohorských a endemických druhov. Na zložení spoločenstiev úseku Tomanovho potoka sa podieľali epiritrálové druhy typické skôr pre podhorské toky.

Na získanie predstavy o tom, aká je dynamika ekosystémov tatranských potokov boli vykonané komplexnejšie ekologické štúdie. Jednou z nich bol výskum horného úseku Czarneho Potoka, ktorý vyteká z Czarneho Stawu v Gąsienicowej doline (obr. 23). Jeho cieľom bolo zistiť, aký je vplyv odtekajúcej vody z jazera na dynamiku dôležitých charakteristík systému vrátane prísunu partikulovanej organickej hmoty (KOWNACKI et al. 1997).

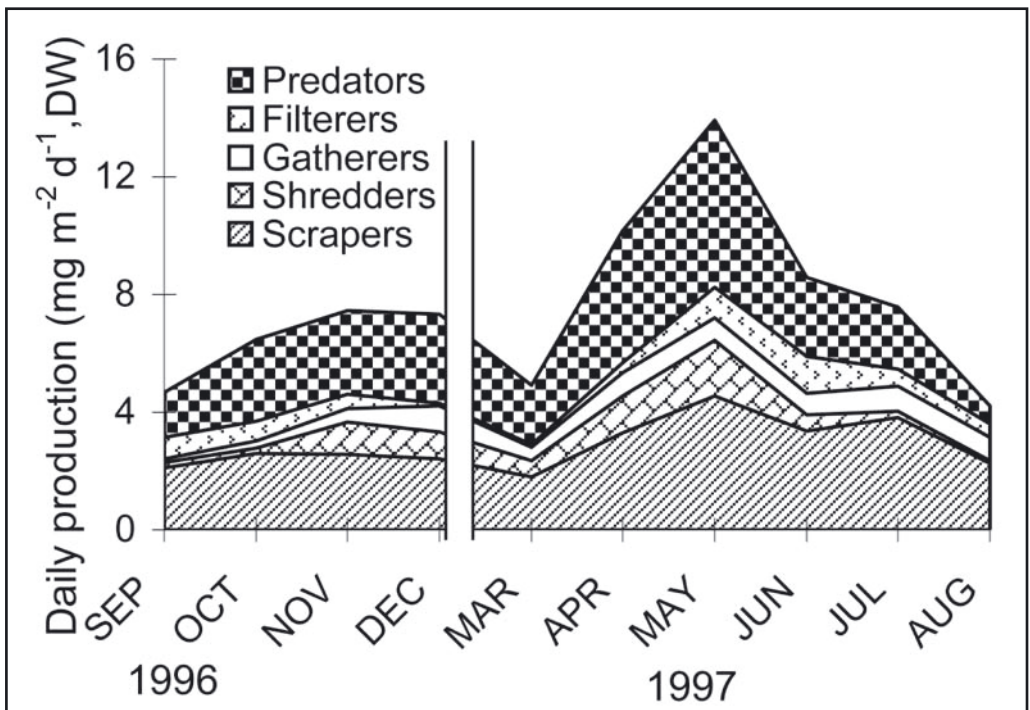
Czarny Potok odteká z plesa vo výške 1 620 m n. m. a po asi 1,5 km sa vlieva do Suchej Wody. Výskum sa uskutočnil na jeho hornom úseku, ktorý vysychá na konci leta



Obr. 23 Czarny Staw Gąsienicowy. V zálive na pravej strane v pozadí vyteká z neho Czarny Potok

a tiež v zime, keď jazero zamrzne. Jazero ovplyvňuje chemizmus a množstvo nerozpustenej organickej hmoty, ktoré môže slúžiť ako potravný zdroj pre benthické živočíchy. Periodické vysychanie a vymrzanie toku bolo kľúčovým faktorom, ktorý ovplyvňoval štruktúru a dynamiku spoločenstiev. Tieto podmienky nie sú vhodné pre permanentnú zložku fauny, ani pre druhy s ročným a dlhším vývinovým cyklom. Po obnovení prietoku v júni boli dominantnou zložkou makrozoobentosu larvy muškovitých, ktoré filtrujú transportovanú jemnú organickú hmotu. Populácia však nebola príliš početná vzhľadom na celkovo malé množstvo tejto frakcie vyplavovanej z jazera. V júli však v spoločenstve dominoval algofágny máloštetinavec *Nais variabilis*, početnosť ktorého súvisela s rozvojom perifytických rias, najmä *Klebsormidium rivulare*. Predpokladá sa, že populácia *N. variabilis* nie je schopná prežiť vysychanie a vymrzanie koryta a každoročne sa obnovuje driftujúcimi jedincami z litorálu jazera. Do odtoku sú splavované takisto larvy niektorých druhov pakomárov, napr. *Heterotrissocladius marcidus*, *Paratanytarusus austriacus*, *Diamesa* sp. V neskorej jeseni sa objavili v spoločenstve mladé instary lariev pakomárov, ktoré sa vyliahli z vajíčok nakladených samičkami prilietavajúcich aj zo vzdialenejších miest.

Doteraz najobsiahlejšia ekologická štúdia vzhľadom k počtu hodnotených premenných a počtu taxonomických skupín v biocenóze bola zameraná na hodnotenie energetiky vysokohorského toku s dôrazom na potravné zdroje, funkčnú organizáciu spoločenstiev a vplyv predácie rýb na bezstavovce (KRNO et al. 2004).

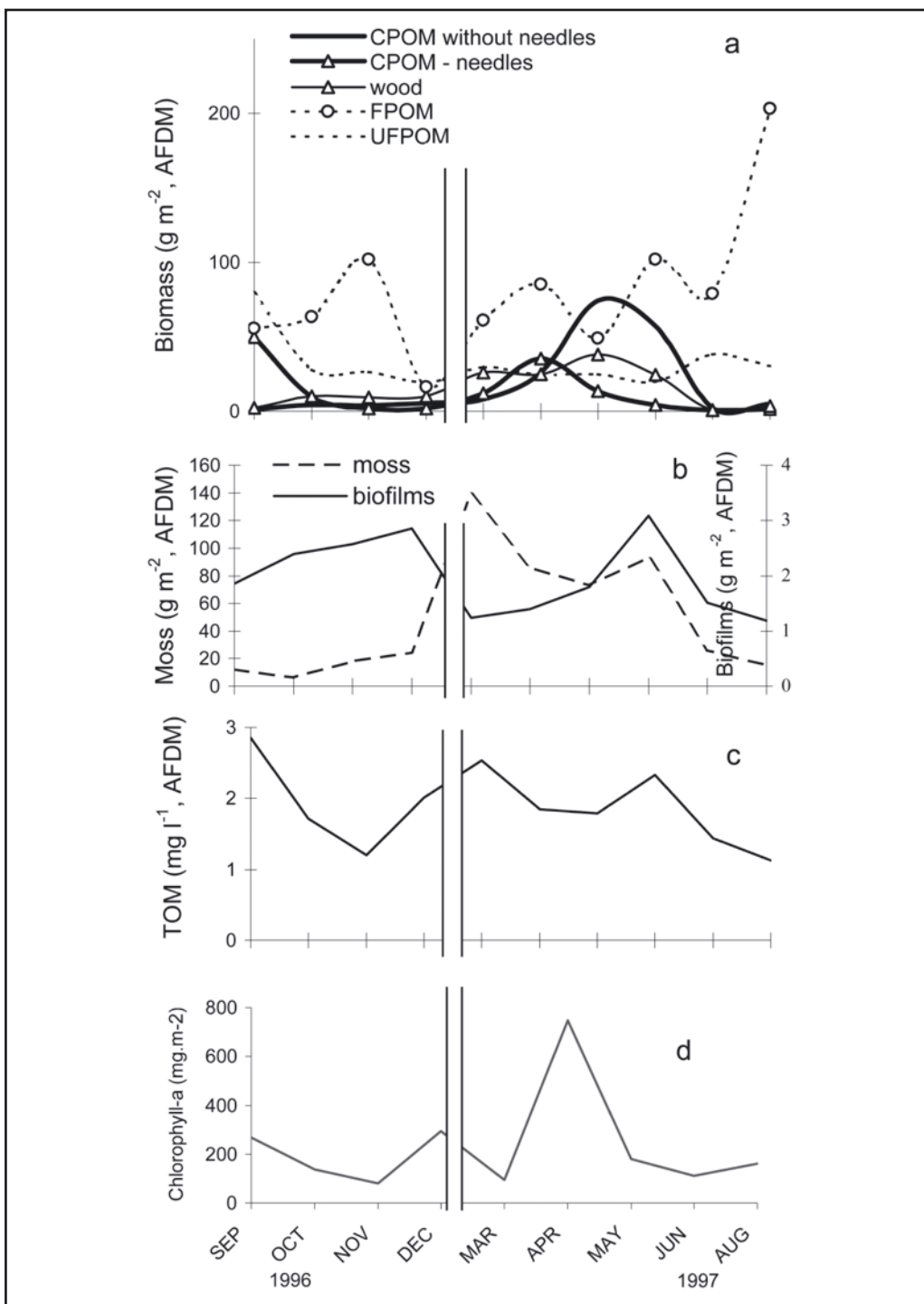


Obr. 24 Sezónna dynamika produkcie jednotlivých potravných skupín bentickej makrofauny v Hincovom potoku. Vysvetlivky: predators – predátory, filterers – filtrátory, gatherers – zberače, shredders – drviče, scrapers – zoškrabávače (KRNO et al. 2006)

Miestom výskumu bol úsek Hincovho potoka s prevažne balvanitým dnom, a letnou teplotou nepresahujúcou 7,5 °C pretekajúci porastmi kosodreviny vo výške 1480 m n. m. Podľa zastúpenia trofických funkčných skupín bol úsek hodnotený ako autotrofný systém, v ktorom majú konzumenti primárnej produkcie prevahu nad detritofágmi (Obr. 24). Základy trofickej siete závisia teda od rias a siníc vytvárajúcich nárasty na kameňoch – perifyton. Biomasa perifytonu vykazovala dva vrcholy, jeden na jar súvisiaci s vyššou dostupnosťou svetla a fosforu, druhý v zime v období nízkych prietokov a stabilizovaného dna. Obsah chlorofylu v perifytone bol najvyšší v apríli (obr. 25). Množstvo hrubej organickej hmoty a dreva sa zvyšovalo v období vysokých prietokov po roztopení snehu na jar, zatiaľ čo jemnejšie frakcie prevládali v lete a množstvo transportovanej organickej hmoty bolo viac-menej stabilné po celý rok (obr. 25). V rámci výskumu sa hodnotila aj štruktúra mikrozoobentosu a meiozoobentosu. Abundancia jednobunkovcov (nálevníky – Infusoria a meňavkovce – Mastigophora), ale i drobných mnohobunkovcov (vírniky – Rotifera, hlístovce – Nematoda) bola nízka. Lokálne zvýšenie početnosti nálevníkov nad 100 jedincov v 1 ml vody bolo zaznamenané v nárastoch machov a súviselo s degradáciou organického materiálu v jesenných mesiacoch. Celková produkcia bentickej makrofauny bola veľmi nízka v porovnaní s horskými, resp. podhorskými tokmi (2,4 g sušiny na m²). Zistila sa len veľmi nízka produkcia filtrátorov suspenzie, čo zodpovedá ultraoligotrofným podmienkam toku. Produkcia makrofauny klesala pri narastajúcej teplote, čo bolo v protiklade s výsledkami dosiahnutými v porovnateľných biotopoch. Toto zistenie vysvetľovala pomerne vysoká abundancia pstruha potočného (cca 200 jedincov na 1 km dĺžky toku) a jeho zvýšený predačný tlak na makrozoobentos pri vyššej teplote vody.

Neskoršie DERKA & SVITOK (2007) vyhodnotili životné cykly a odhadli skundárnu produkciu 5 druhov podeniiek, ktoré sa vyskytovali na sledovanom úseku Hincovho potoka: *Ameletus inopinatus*, *Baetis alpinus*, *Electrogena lateralis*, *Rhithrogena loyolaea*, *R. iridina*. Priemerná hustota lariev podeniiek bola 703 jedincov na m², biomasa 135,9 mg sušiny na m² a produkcia bola odhadnutá na 386,3 mg sušiny na m² za rok. Najpočetnejším druhom bol *Baetis alpinus*, zatiaľ čo druh *Rhithrogena loyolaea* vykazoval najvyššiu produkciu. Rast *B. alpinus* bol ovplyvnený teplotou vody, ale rast *R. loyolaea* viac fotoperiódou než iným sledovanými faktormi.

Napokon je potrebné zmieniť sa o výskume rieky Belej, ktorý prebiehal v rokoch 1974–1979 a bol motivovaný obavami o zhoršenie kvality vody a narušenie prostredia narastajúcim cestovným ruchom v oblasti medzi Podbanským a Pribylinou. Belá predstavuje na slovenskej strane Tatier ojedinelú ukážku vysokohorskej rieky a jej výskum priniesol okrem aplikačných výstupov rad cenných údajov o štruktúre bentických spoločenstiev siníc a rias, mikro-, meio- a makrozoobentosu (ERTL 1984a). Fyzikálno-chemické analýzy vody (TOMAJKO 1984), druhové zloženie sledovaných skupín bentických organizmov a využitie ich indikačných charakteristík umožnilo klasifikovať kvalitu vody ako xenosapróbnu až oligosapróbnu. Lokálne bol však identifikovaný vplyv znečistenia odpadovými vodami pod väčšími rekreačnými objektmi a celkovo bol zaregistrovaný trend zhoršovania kvality vody už počas obdobia výskumu. Na 23 km dlhom úseku medzi vznikom Belej na sútoku Tichého a Kôprového potoka (950 m n. m.) a jej ústím do Váhu (cca 700 m n. m.) bolo identifikovaných 95 taxónov siníc a rias. Najpočetnejšie boli zastúpené *Chloroglea microcystoides* (sinice), *Hydrurus foetidus* (žltohnedé



Obr. 25 Sezónna dynamika niektorých biotických premenných v Hincovom potoku: a) nerozpustená organická hmota (CPOM – hrubá frakcia, > 1 mm; FPOM – jemná frakcia, 1 mm – 50 μm ; UFPOM – ultrajemná frakcia, 50 – 1 μm); b) machy a perifyton; c) transportovaná organická hmota; d) obsah chlorofylu v perifytone (KRNO et al. 2006)

riasy) a z rozsievok druhy *Achnanthes minutuissima*, *Ceratoneis arcus*, *Diatoma hiemale* a *Cymbella ventricosa*. Z mikrozoobentosu boli sledované len meňavky, z ktorých dominovali druhy z čeľadi Hartmanellidae a Vahlkampfiidae, ich početnosť však bola veľmi nízka (ERTL 1984b). Celkovo bolo zistených 11 druhov vírnikov, vo všetkých habitatoch, ale najmä v nárastoch rias a machov dominovali *Proales theodora* a niekoľko druhov zo skupiny Bdelloidea. V spoločenstve osídľujúcom intersticiálne vody boli vírniky málo početné. Meiobentos tohto prostredia tvorili hlavne plazivky (Harpacticoida) a cyklopy (Cyclopoida), predovšetkým druhy *Parastenocaris phreatica*, *Arcticocamptus cuspidatus* a *Diacyclops languidoides* (VRANOVSKÝ 1984). Fauna máloštetinavcov bola chudobná a pozostávala z 8 druhov, z ktorých sa pravidelne vyskytovali *Propappus volki* a v hornom úseku aj *Haplotaxis gordioides*. Menej často sa vyskytovali druhy *Stylodrilus heringianus*, *Rhynchelmis vagensis*, *Nais elinguis* a *N. communis*. Na celom profile rieky bolo druhové zloženie spoločenstva viac-menej zhodné (ŠPORKA 1984). Naproti tomu, v rámci podeniak a pošvatiek boli zhodne vyčlenené spoločenstvá zodpovedajúce podmienkam hornej časti toku (od 880 m n. m. až pod sútok Tichého a Kôprového potoka – 940 m n. m.) a dolnej časti toku Belej (od 880 m po sútok s Váhom – 680 m). V spoločensťve vyššie položeného úseku dominovali *Rhitrogena iridina* a *R. hybrida* (podenky) a *Protonemura montana*, resp. *Rhabdiopteryx alpina* a *Isoperla buresi* (pošvatky), v nižšie položenom úseku to bolo zase spoločenstvo, kde dominovali podenky *Rhitrogena hercynia* a *Baetis sinaicus* a pošvatky *Isoperla oxylepis*, *Protonemura hrabei*, *Leuctra aurita* a *L. mortoni*. Diferenciačnými, t.j. len na tomto úseku sa vyskytujúcimi druhmi, boli pošvatky *Taeniopteryx auberti*, *Nemoura fulviceps* a *Chloroperla tripunctata* (DEVÁN 1984, KRNO 1984).

Celkovo bolo zaznamenaných 53 taxónov pakomárov (ERTLOVÁ 1984). Pravidelne a v najväčšej abundancii sa vyskytovali larvy druhov *Orthocladius rivicola*, *O. thienemanni*, *O. frigidus*, *Diamesa* sp., *Eukiefferiella minor* a *Parorthocladius nudipennis*. Kvalitatívna štruktúra zoskupení na jednotlivých profiloch toku bola rovnaká. Pre hlavné habitaty boli identifikované charakteristické zoskupenia druhov. Na kameňoch v silnom prúde dominovali larvy *Eukiefferiella minor*, menej početné boli *Parorthocladius nudipennis*, *Cardiocladius capucinus*, *Diamesa* sp., *Boreoheptagyia* sp., typickým druhom pre tento habitat bola *Eukiefferiella cyanea*. Na kameňoch s porastami machov tiež prevládali larvy *E. minor*, ale veľmi početné boli aj *O. rivicola*, *O. thienemanni*, *O. frigidus* a *P. nudipennis*. V menšej početnosti, ale pravidelne sa vyskytovali larvy *Cricotopus* spp. Vlákňité nárasty riasy *Hydrurus foetidus* vytvárali veľmi priaznivý habitat pre larvy pakomárov, zvlášť pre rod *Diamesa*. V sedimentoch detritu sa masovo vyskytovali *Diamesa* sp. a *Pseudodiamesa branickii* a *Micropsectra* sp. Menej početné boli *Heterotrissocladius marcidus*, *Prodiamesa olivacea* a *Parametriocnemus* spp. Najchudobnejšie zoskupenie bolo identifikované v nánosoch jemného piesku. Tu sa vyskytovali psammoreofilné druhy rodu *Polypedilum* a *Rheocricotopus*.

JEDLIČKA (1984) zistil v Belej 9 druhov muškovitých (Simuliidae). Spoločenstvo, ktorého dominantnými a najčastejšími sa vyskytujúcimi druhmi boli *Simulium argenteostriatum* a *Odagmia argyreata*, bolo typické pre celý úsek toku a významne sa odlišovalo od spoločenstiev prítokov Belej.

Priemerná abundancia bentickej makrofauny za roky 1974–1976 dosiahla hodnotu 3 178 jedincov na m² a biomasa 10,8 g (formalínová hmotnosť) na m². Rozdiely

v hodnotách oboch parametrov či už medzi rokmi alebo jednotlivými obdobiami roka boli spôsobené jednak dynamikou vylietania imág, jednak častými a výraznými zmenami hydrologického režimu rieky (NAGY & ERTLOVÁ 1984).

Súčasný výskum tečúcich vôd Tatier je zameraný na riešenie problémov súvisiacich s klimatickými zmenami a dopadom veternej kalamity na dolné časti povodí niektorých tatranských tokov. Všeobecne sa vie, že biota tokov vo vysokých polohách je veľmi citlivým indikátorom zmien prostredia. Reaguje na celý rad faktorov, ktoré môžu nastať, resp. sa už prejavujú pri otepľovaní klímy: zníženie prietoku z topiacich sa snehov, nižšia koncentrácia suspendovaného materiálu, vyššia teplota vody, zmeny pH a konduktivity. Takéto zmeny môžu zásadne modifikovať pôvodnú štruktúru najcennejších spoločenstiev horných úsekov tokov. Chladnomilné druhy budú nahradené teplomilnými, dôjde k zmene dĺžky vývinu a telesných rozmerov hydrobiontov, zmení sa produktivita ekosystému a štruktúra potravných gíld.

Prebiehajúci projekt „Formovanie vodnej a príbrežnej bioty v horských ekosystémoch v podmienkach klimatických zmien a ich katastrofických prejavov“ sa sústreďuje na malé alpínske potoky, pri ktorých je predpoklad najväčšieho ohrozenia bioty klimatickou zmenou, ale aj na malé toky pretekajúce cez územie postihnuté veternou kalamitou. Jeho cieľom je získať exaktné dáta o altitudinálnej teplotnej zonácii, zachytiť súčasnú taxonomickú štruktúru bentických spoločenstiev v pozdĺžnom gradiente, ktorý zároveň predstavuje aj teplotný gradient, vytypovať organizmy, ktoré najcitlivejšie reagujú na zmeny teploty a prietokov a ktoré by mohli byť využívané ako indikátory klimatických zmien, zistiť tiež, ako sa v štruktúre bioty horských potokov prejavil účinok veternej kalamity, zistiť mieru ich reziliencie a prípadnej schopnosti zachovávať izolované, nenarušené enklávy. A napokon, zo získaných dát o teplote vody pozdĺž výškového gradientu navrhnuť prvotný model, ktorý by umožnil získať obraz o teplotnom gradiente v horských a vysokohorských tokoch. Dosiahnuté výsledky budú cenným podkladom pre ďalšie sledovania dynamiky týchto citlivých ekosystémov.

Súčasťou tohto projektu bolo aj hodnotenie riečnej morfológie vybraných pôvodných (Tomanov, Zelený, potok v Javorovom žlabe, Veľký Šum) ako aj narušených tokov (Hromadná voda, Velický (obr. 26), Batizovský, Poprad.) metódou RHS (River Habitat Survey). Táto metóda poskytuje informácie o riečnej štruktúre, charaktere vegetácie a využití krajiny v blízkosti toku v snahe stanoviť prírodnú hodnotu tokov. Bola vypracovaná a otestovaná na viac ako 4 600 úsekoch tokov vo Veľkej Británii a Írsku, v posledných rokoch aj na tokoch v iných európskych krajinách vrátane Slovenska v rámci projektu STAR (STANDARDIZATION OF RIVER CLASSIFICATION). Cieľom bolo vypracovať štandardnú metodiku, ktorá pri rešpektovaní regionálnych osobitostí bude kompatibilná s požiadavkami európskej Smernice o hodnotení kvality vôd (European Water Framework). Údaje získané metodikou RHS je možné spolu s dátami o chemizme vody a hydrologických pomeroch využiť na posúdenie ich vplyvu nielen na bentickú faunu bezstavovcov, ale aj na vodné makrofyty, ryby, semiakvatické cicavce a vtáky viazané na toky a ich bezprostredné okolie. V júni 2010 boli touto metódou hodnotené úseky tokov Javorinka, Biela voda, Zadná Tichá a Roztoka medzinárodným tímom vedeným Paulom Ravenom (RAVEN et al. 2010). Výsledky tohto prieskumu by mali prispieť k identifikácii a ochrane najcennejších, prírode blízkych, úsekov tokov a k zachovaniu priaznivého stavu riek určeného Smernicou o biotopoch.

Bentická makrofauna tatranských jazier bola predmetom niekoľko desaťročí trvajúceho výskumu. Už HRABĚ (1939 a,b; 1942) získal dostatok dát na to, aby načrtnol schému zmien štruktúry jazerných bentických spoločenstiev v závislosti od nadmorskej výšky a s ňou sa meniacej teploty vody, ale aj hĺbky a obsahu kyslíka na dne. Od neho pochádza delenie tatranských jazier na jazerá „procladiové“ a jazerá „stylodrilové“ pomenované podľa dominantných druhov makrozoobentosu, ktorými sú larvy pakomárov a máloštetinavce. V hlbokých častiach jazier, ktoré sa označujú ako profundál sú spomedzi makrozoobentosu, s výnimkou hlístovcov (Nematoda), jedinými obyvateľmi dna. HRABĚ (1942) si všimol, že v niektorých jazerách od litorálu až do najväčších hĺbok sa vyskytuje máloštetinavec *Stylodrilus heringianus* a chýbajú tu larvy pakomára *Procladius* sp. V iných jazerách sa *Stylodrilus* vyskytoval len pri brehu, v hlbokých častiach prevládali larvy *Procladius*, aj keď v niektorých plesách boli početnejšie larvy rodu *Micropsectra* (= *Lauterbornia*). V „stylodrilových“ plesách boli tiež v hlbších častiach larvy rodu *Pseudodiamesa* (= *Trichotomesa*). K „stylodrilovým“ jazerám patrili Vyšné Wahlenbergovo, Pusté, Prostredné Sivé, Vyšné a Stredné Zbojnícke, Dlhé vo Veľkej Studenej doline, k „procladiovým“ zas Capie, Nižné Wahlenbergovo, Päť Spišských plies, Veľké a Malé Hincovo, Nižné Terianske, Žabie Mebgusovské plesá, Vyšné Temnosmrečinské. Hrabě si všimol, že antagonizmus medzi *Stylodrilus* a *Procladius* sa prejavuje aj v ďalších, nižšie položených jazerách a nazdával sa, že tieto rozdiely vo faune plies sú podmienené



Obr. 26 Veľký potok nad Cestou Slobody. Voda je po prehánke zakalená časticami erodovanými z odlesnených svahov v povodí

rôznym množstvom rozpusteného kyslíka na dne, čo zas súvisí s množstvom sedimentovanej organickej hmoty.

Nasledujúca podrobná analýza bentickej fauny tatranských plies bola vykonaná až o polstoročie neskôr. KRNO (1991a,b) zosumarizoval údaje o bentickej faune tatranských plies a podal dovtedy najkomplexnejšiu typológiu, resp. klasifikáciu založenú na charakteristikách makrozoobentosu. Táto klasifikácia bola založená na dátach získaných v rámci široko koncipovaného limnologického výskumu tatranských vôd prebiehajúceho v 80. rokoch minulého storočia (KRNO et al. 1986, ERTLOVÁ 1987, KRNO 1988a, KRNO 1988b). Vytvorená klasifikácia bola založená na dátach z 51 plies na slovenskej strane Vysokých Tatier. Hodnotené boli kvalitatívne, kvantitatívne (abundancia a biomasa) i štrukturálne znaky (diverzita, ekvitabilita) spoločenstiev litorálneho bentosu, indikačné vlastnosti druhov a do úvahy boli brané aj premenné prostredia (morfometria nádrže, teplota a pH vody). Plesá boli rozdelené do 3 základných kategórií, pričom hlavným deliacim kritériom bola nadmorská výška a teplota: alpínske, subalpínske a dystrofné. Každá kategória bola ešte ďalej delená do 3 až 6 podkategórií, kde veľmi dôležitým kritériom bol stupeň acidifikácie a stupeň trofie. Na základe štruktúry dominancie bolo vyčlenených 11 charakteristických zoskupení litorálnej makrofauny. Charakteristickým druhmi vyskytujúcimi sa v rôznych typoch jazier sú euryéčne druhy *Nemurella pictetii* a *Chaetopteryx sahlbergi*, podobne vo všetkých typoch subalpínskych a alpínskych jazier sa vyskytujú vodné chrobáky *Agabus solieri* a *Hydroporus incognitus*. Druhy ako *Ameletus inopinatus*, *Apatania fimbriata*, *Drusus trifidus*, *Capnia vidua*, *Acrophylax* spp., *Arcynopteryx compacta* sú dominantné, resp. subdominantné v alpínskych a subalpínskych neacidifikovaných plesách. Pošvatka *Diura bicaudata* je charakteristická pre subalpínske, neacidifikované plesá, ďalšie dva druhy *Nemoura cinerea* a *Leuctra nigra* zas pre oligotrofné subalpínske a mezotrofné horské plesá. V silne prietočných alpínskych plesách sú typické *Leuctra rosinae*, *Drusus monticola* a *Melampophylax nepos*, v prietočných subalpínskych *Baetis subalpinus*, *Leuctra armata*, *L. pusilla*, *Isoperla sudetica*, *Siphonoperla neglecta*, *Agabus melanarius*, *Haliplus fluviaticolis*, *Dicranota* sp., *Orimargula alpigena*. V dystrofných plesách s prirodzene nízkym pH všeobecne dominujú *Sialis lutaria*, *Agabus bipustulatus*, *Hydroporus palustris*, *Limnephilus coenosus*, len pre dystrofné plesá v pásme lesa sú typické *Leptophlebia vespertina*, *Aeshna juncea*, *Somatochlora metalica*, *Acilius sulcatus*, *Haliplus lineaticollis*, *Limnephilus rhombicus*, *Melannodes tinctus*, *Oligotricha striata*. Napokon v mezotrofných plesách (Popradské, resp. Štrbské a Nové Štrbské) sú typické *Caenis lactuosa*, *Siphonurus lacustris*, *Pyrrhosoma nymphula*, *Platambus maculatus*, *Agrypnia* spp., *Halesus digitatus*, *Mystacides azurea*, *Polycentropus maculatus*.

Osobitne boli na základe litorálnej fauny klasifikované západotatranské plesá (KRNO 1991b), pričom sa tiež vychádzalo z rozsiahleho súboru dát (ŠPORKA 1992a, b) pochádzajúcich z 13 plies. Podobne, ako v prípade vysokotatranských, riadiacimi faktormi, ktoré determinujú zmeny v spoločenstvách, sú teplota vody a pH. Zhruba tretina identifikovaných druhov bola zhodná s faunou plies Vysokých Tatier. Vyčlenené boli dve skupiny plies: dystrofné a subalpínske so 4 podskupinami, kde opäť kľúčovým faktorom bolo znížené pH v dôsledku acidifikácie. Nižné Bystré, Opáľové plesko a Ťatliakovo pleso predstavovali v rámci subalpínskych plies veľmi heterogénnu skupinu. Posledné dve sú zásobované prameňmi, čo výrazne ovplyvňuje ich teplotu, takže sa v nich vyskytovala chladnomilnejšia fauna než vo vyššie položených plesách, ktorá je typická

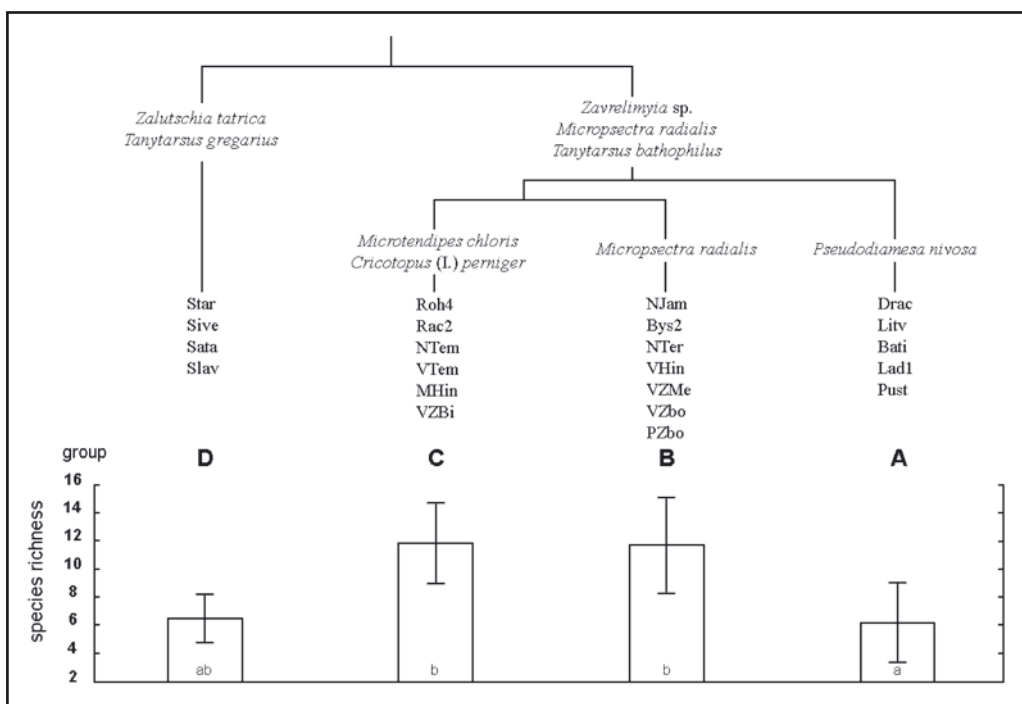
skôr pre studené vysokohorské pramene a potoky, napr. *Leuctra rosinae*, *Capnia vidua*, *Arcynopteryx compacta*, *Drusus monticola*, *Psilopteryx psorosa*, *Pseudodiamesa branickii* (KRNO 1991b, BITUŠÍK 1997). Inak druhový inventár dystrofných a subalpínskych plies bol viac-menej zhodný s tým, ktorý bol zistený v plesách Vysokých Tatier.

Výskum bentickej fauny tatranských jazier sa zintenzívnil v 90. rokoch minulého a začiatkom tohto storočia, keď bol súčasťou už spomínaných medzinárodných projektov a v súčasnosti pokračuje v rámci projektov národných. Za ten čas boli získané rozsiahle súbory dát nielen o litorálnej bentickej faune, ale aj o chemizme vody a to umožnilo dať do súvislosti charakteristiky spoločenstiev celkovo 49 plies na oboch stranách Tatier s celým radom fyzikálno-chemických parametrov vody, morfometriou jazier a typom povodí. Takto bolo možné porovnávať medzi sebou jazerá nielen v rámci regiónu, ale aj v rámci iných horských oblastí Európy (CATALAN et al. 2009, KERNAN et al. 2009, FJELLHEIM et al. 2009). Medzi druhy, ktoré sa v tatranských jazerách vyskytovali s najvyššou frekvenciou a často aj vo vysokej početnosti boli pakomáre *Heterotrissocladius marcidus*, *Micropsectra* spp. (z nich *M. radialis* je najčastejším druhom alpínskych jazier Európy) a *Corynoneura* spp., máloštetinavce *Nais variabilis*, *Cernosvitoviella atrata* (slovenská strana), *C. tatrensis* (poľská strana) a tiež ploskuľa *Crenobia alpina* (GALAS 2010).

Keď KRNO et al. (2006) analyzovali vzťahy medzi spoločenstvami bentickej makrofauny a faktormi prostredia zo 45 tatranských plies získaných v roku 2000, použili veľký súbor chemických, fyzikálnych a trofických premenných doplnených o charakteristiky povodia. Pätnásť z nich malo preukazný vplyv na kvalitatívno-kvantitatívne a štrukturálne charakteristiky spoločenstiev, pričom pH, teplota vody, obsah celkového fosforu boli identifikované ako najdôležitejšie. Významné boli tiež obsah vápnika, rozpusteného uhlíka, prítomnosť odtoku, dĺžka trvania ľadovej pokrývky, prítomnosť rýb a veľkosť jazera. Korelácia medzi faktormi prostredia a zložením spoločenstiev umožnila vyčlenenie niekoľkých typov jazier, ktoré sa v zásade zhodovali a s klasifikáciou vytvorenou na základe údajov získaných pred 20 rokmi (KRNO 1991a, b) s výnimkou kategórie dystrofných jazier, ktoré v roku 2000 neboli sledované. Efekt meniacej sa teploty vody v závislosti od nadmorskej výšky, s ktorým súvisí aj dĺžka trvania ľadovej pokrývky, režim miešania vody, primárna produkcia, a teda trofia jazera, bol kľúčovým faktorom riadiacim zloženie spoločenstiev. Vyššie položené neacidifikované alpínske jazerá boli charakterizované spoločenstvami s vysokým indexom diverzity a vysokým podielom lariet pakomárov. Charakteristickými druhmi boli *Haplotaxis gordioides*, *Arcynopteryx compacta*, *Leuctra rosinae*, *Allogamus* spp. a *Pseudodiamesa nivosa*. Najbohatšie boli spoločenstvá neacidifikovaných subalpínskych jazier a to s ohľadom tak na počet čeladi, rodov i druhov, typický bol vysoký podiel podeniiek, pošvatiek a potočnikov. Indikačnými druhmi takýchto spoločenstiev boli *Diura bicaudata*, *Pedicia rivosa*, *Eukiefferiella* spp., *Micropsectra* spp. a *Zavrelimyia* sp.

Pretrvávajúce veľmi nízke pH vody v silne okyslených malých plesách ešte stále selektovalo výrazne odlišné spoločenstvá s vysokou dominanciou lariet pakomárov. Charakteristickými druhmi týchto spoločenstiev boli *Sialis lutaria*, *Limnephilus coenosus*, *Zalutschia tatrlica*. Avšak aj pretrvávajúca mierna acidifikácia či už alpínskych alebo subalpínskych plies spôsobovala, že ich spoločenstvá boli druhovo chudobnejšie a menej diverzifikované ako v neacidifikovaných plesách.

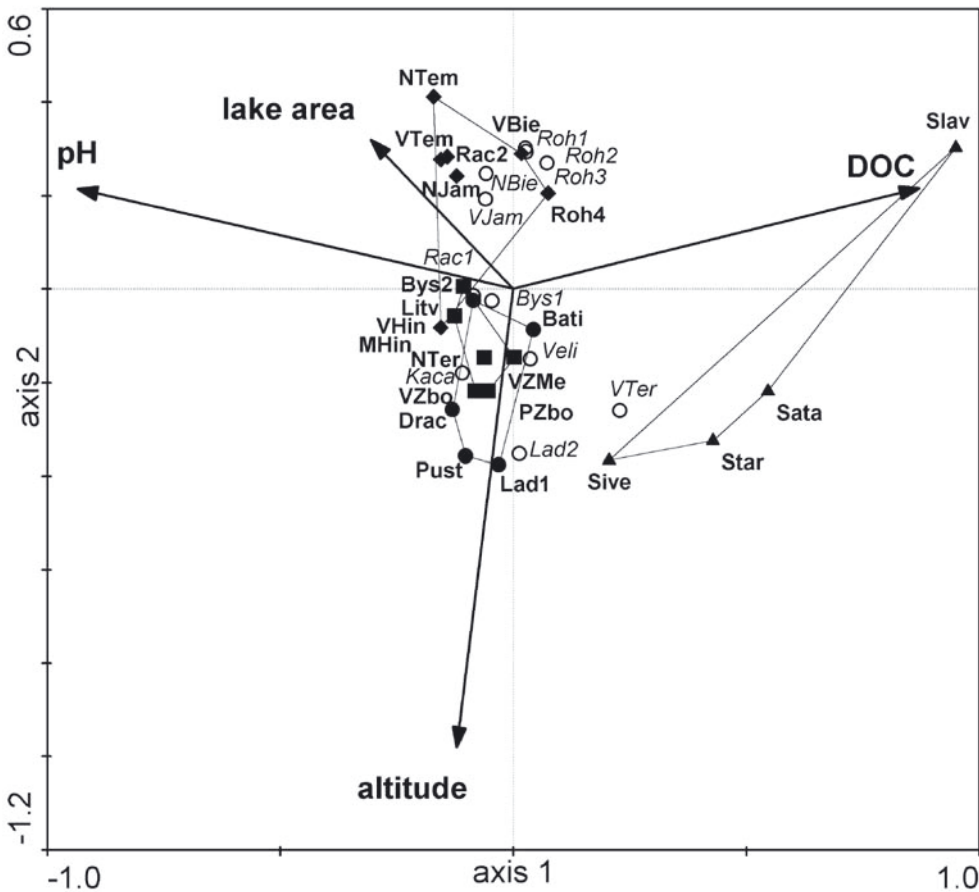
Odlišný prístup k hodnoteniu, resp. klasifikácii tatranských jazier použili BITUŠÍK et al. (2006). Hodnotili zoskupenia pakomárov 33 plies na slovenskej strane Tatier na základe zberov exúvií ich kukiel z hladiny v rokoch 2000–2002. Táto metóda zachytáva teoreticky všetky druhy vyskytujúce sa v jazere, teda nielen v litorále. Aj táto analýza údajov odčlenila zoskupenie druhov charakteristické pre acidifikované plesá od ostatných. V rámci neacidifikovaných plies mali odlišné druhové zloženie alpínske plesá vo výškach nad 2 000 m n. m. zatiaľ čo subalpínske a nižšie položené alpínske plesá mali vzájomne podobnejšiu skladbu druhov (obr. 27). Ako hlavné faktory ovplyvňujúce zloženie zoskupení pakomárov boli identifikované nadmorská výška, pH, množstvo rozpusteného uhlíka a veľkosť jazera (obr. 28). Opäť sa teda, ako napokon vo všetkých limnologických štúdiách vykonávaných vo vysokých horách, potvrdila kľúčová úloha výškového gradientu, s ktorým je spojená nielen teplota vody, ale aj vegetácia v povodí, čo spätne ovplyvňuje množstvo živín v jazere. Acidifikačný stres sa ukázal ako faktor, ktorého vplyv prevyšuje aj pôsobenie iných environmetálnych podmienok: zoskupenia pakomárov si boli taxonomicky podobné bez ohľadu na to, v akej nadmorskej výške sa



Obr. 27 Klasifikácia TWINSPLAN 22 tatranských jazier na základe kvalitatívnych údajov (prítomnosť/nepítomnosť druhu) pakomárov. Pri každom delení sú uvedené indikačné druhy. Stĺpce označujú priemerné druhové bohatstvo v každom type jazier. D – silne acidifikované plesá, B – subalpínske plesá, B – alpínske plesá pod 2000 m, A – alpínske plesá nad 2000 m (Bati – Batizovské pleso, Bys2 – Vyšné Bystré, Drac – Dračie, Lad1 – Ľadové vo Veľkej Studenej doline, Litv – Litvorové, MHin – Malé Hincovo, NJam – Nižné Jamnícke, NTem – Nižné Temnosmrečinské, NTer – Nižné Terianske, Pust – Pusté, PZbo – Prostredné Zbojnícke, Rac2 – Vyšné Račkovo, Roh4 – Štvrté Roháčske, Sata – Satanie, Sive – Prostredné Sivé, Slav – Slavkovské, Star – Starolesnianske, VBie – Vyšné Žabie Bielovodské, VHin – Veľké Hincovo, VTem – Vyšné Temnosmrečinské, VZbo – Vyšné Zbojnícke, VZMe – Veľké Žabie v Mengusovskej doline) (BITUŠÍK et al. 2006)

nachádzali. Z morfometrických premenných sa len veľkosť jazera ukázala ako faktor významne spojený so štruktúrou zoskupení. Relatívne veľké plesá majú rozsiahlejší litorál s väčším množstvom habitatov, teda ich osídľuje väčší počet druhov než jazerá malé.

Celkom ojedinelým počinom sú ekologické štúdie zamerané na časovo-priestorovú dynamiku spoločenstiev tatranských plies. TÁTOSOVÁ & STUHLÍK (2006) sledovali profundálne spoločenstvo Ľadového plesa vo Veľkej Studenej doline. Vzorky odoberali sedem krát od decembra 2000 do októbra 2001 z hĺbky 15–18 m a zaznamenali len 4 druhy, z ktorých výrazne dominoval druh *Micropsectra radialis*. Početnosť lariev na m² sa sezónne menila (od 0 do 5 927 lariev na m²) a bola kontrolovaná režimom cirkulácie a stratifikácie vody v jazere a s ním spojeným množstvom potravy, ktoré sa dostávalo na dno profundálu a obsahom rozpusteného kyslíka. V decembri, keď bolo pleso zamrznuté



Obr. 28 CCA ordinácia 22 jazier založená na kvalitatívnych dátach pakomárov. ● – plesá skupiny A, ■ – plesá skupiny B, ◆ – plesá skupiny C, ▲ – plesá skupiny D. Do ordináčného priestoru sú premietnuté aj centroidy plies (označené ○ a kurzívou), ku ktorým neboli dostupné environmentálne dáta (VTer – Vyšné Terianske, Roh2 – Druhé Roháčske, Roh3 – Tretie Roháčske, Veli – Velické, Kaca – Kačacie, Lad2 – Ľadové v Zlomiskovej doline, Bys1 – Vyšné (menšie) Bystré, NBie – Nižné Žabie Bielovodské, Rac1 – Račkove, Roh1 – Prvé Roháčske, VJam – Vyšné Jamnícke (ostatné skratky ako na obr. 27) (BRTUŠÍK et al. 2006)

a na ľad ešte nenapadol sneh, došlo, vďaka dobrým svetelným podmienkam, k rozvoju fytoplanktónu v hĺbke asi 8 m (tento jav je v horských jazierách vcelku bežný). Sedimentácia odumretej biomasy a jej následný rozklad spôsobil deficit kyslíka na dne, na čo reagovali larvy pakomárov migráciou do menších hĺbok s dostatočne prekysličenou vodou. Pri topení ľadu a snehu sa dostávalo do jazera viac organickej hmoty a následné premiešanie vody zlepšilo kyslíkové pomery na dne. Početnosť lariev sa začala postupne zvyšovať spätnou migráciou lariev do väčších hĺbok a maximum dosiahla na konci septembra, keď sa populácia skladala z lariev novej generácie. Dostatok údajov počas roka umožnil rekonštruovať dĺžku vývinového cyklu u *Micropsectra radialis* a *Pseudodiamesa nivosa*. V podmienkach tohto vysoko položeného alpínskeho plesa mali oba druhy jednu generáciu za rok.

Najnovším trendom vo výskume bentickej makrofauny tatranských jazier je štúdium genetickej diverzity jednotlivých druhov. ČIAMPOROVÁ & ČIAMPOR (2011) zistili u dvoch najrozšírenejších a najhojnejších druhov chrobákov v tatranských plesách: *Agabus bipustulatus* a *Agabus guttatus* 7, resp. 8 haplotypov. V rámci oboch druhov sa vyskytoval vždy jeden dominantný haplotyp rozšírený na celom sledovanom území, ktorý zrejme predstavoval pôvodnú populáciu v oblasti Tatier. Najvyššia diverzita haplotypov druhu *A. bipustulatus* bola zaznamenaná vo východnej časti Vysokých Tatier, kde jazera poskytujú pestršie a vhodnejšie podmienky pre život.

Táto pilotná štúdia však ukázala, že pre detailnejšie poznanie populačnej genetiky bentických bezstavovcov tatranských plies bude potrebné analyzovať ďalšie vzorky a markery. Oblasť Tatier je veľmi dôležitá pre druhovú a genetickú diverzitu v rámci Karpát a takto zamerané štúdie by mali prispieť k poznaniu šírenia druhov a ich refúgií a tak aj k ochrane týchto jedinečných ekosystémov a ich biodiverzity.

Súčasťou spoločenstiev tatranských potokov a jazier sú tiež ryby. Ich druhové zloženie a rozšírenie však v mnohých prípadoch nie je prirodzené a je výsledkom ľudských aktivít. Akokoľvek sú tieto činnosti popisované často ako dôsledok „plánovitého zarybňovania“, či módnych trendov (ZONTÁG & KOT 2010), všetky tieto „dobré“ úmysly sú z ekologického a ochranárskeho hľadiska negatívnym zásahom do pôvodných spoločenstiev. Na jednej strane výstavba priehrad na Wisle a Dunajci zabránila migráciám lososa atlantického (*Salmo salar*) a pstruha morského (*Salmo trutta*), ktoré v minulosti pravidelne tiahli z Baltického mora cez Wislu do Dunajca, Popradu a ich prítokov. Na strane druhej, pôvodné druhy boli vysádzané na miesta, kde sa predtým nevyskytovali a navyše, do tatranských vôd boli introdukované nepôvodné druhy rýb.

Prostredie tatranských potokov a celkom ojedinele jazier je málo vhodné pre život a rozmnožovanie väčšiny druhov rýb. Nízke teploty, výrazné zmeny v prítokoch a nedostatok potravy patria k tým najvýznamnejším. Migrácie rýb do vyšších úsekov potokov alebo do plies sú blokované veľkým spádom, prítomnosťou skalných prahov a vodopádov a napokon aj faktom, že mnohé plesá nemajú odtok a sú izolované od tečúcich vôd v povodí. Len v jedinom prípade mohla populácia pstruha potočného dosiahnuť prirodzene jazero, a to je prípad Popradského plesa (obr. 29). V súčasnosti sa vo potokoch Tatier (bez úsekov v kotlinách) vyskytujú 4 pôvodné druhy: pstruh potočný (*Salmo trutta*), hlaváč pásoplutvý (*Cottus poecilopus*), čerebľa pestrá (*Phoxinus phoxinus*) a lipieť tymiánový (*Thymallus thymallus*) (ZONTÁG & KOT 2010). Od polovice 19. storočia (BOHUŠ 2005) začalo pomerne rozsiahle zarybňovanie tatranských plies

pstruhom potočným. Tak sa dostali ryby do Velického, Skalnatého, Veľkého Hincovho, Spišských a Roháčskych plies. Na poľskej strane bol okrem pstruha potočného vypustený do Morského Oka a do Czarnego Stawu Gasienicowego aj sivoň americký (*Salvelinus fontinalis*) a jazerná forma pstruha (*Salmo trutta* morpha *lacustris*) pôvodom z alpských jazier. Do Jamníckych, Račkových a Bystrých plies bol spolu so pstruhom vysadený aj hlaváč pásoplutvý ako jeho prirodzená potrava (obr. 30). Pstruh bol vysádzaný aj do horného úsekov potokov, kde by sa prirodzene nedostal, napr. do Studeného potoka nad Starolesnianskou poľanou. Na slovenskej strane Tatier sa začali vysádzať do jazier a potokov sivoň americký a pstruh dúhový (*Oncorhynchus mykiss*) až od začiatku 20. storočia. Oba druhy sa dostali do Štrbského plesa, ale ŠIMEK (1965) ich uvádza aj z jedného z Jamníckych plies a pstruh dúhový bol vysadený koncom 50. rokov minulého storočia aj v Jamníckom potoku nižšie v doline. Sivoň americký sa dnes vyskytuje len v niektorých plesách na poľskej strane Tatier: Zielony, Litworowy, Czarny v Gąsienicowej doline a Czarny, Wielki a Przedni v Doline Pięczu Stawow Polskich (obr. 31). Pstruh dúhový žije v potokoch v podhorí Tatier a populácie sú udržiavané umelým zarybňovaním.

Celkom osobitou kapitolou je zarybňovanie Štrbského plesa, ktoré už vzhľadom na jeho pôvod a absenciu povrchového odtoku nemalo prirodzenú ichtyofaunu. Okrem vyššie uvedených dvoch druhov a pstruha potočného sem bol koncom 20. rokov minulého storočia zámerne vypustený síh maréna (*Coregonus maraena*), zlatá forma jalca



Obr. 29 Pstruh potočný (*Salmo trutta*) z Popradského plesa, kde sa populácia tohto druhu vyskytuje prirodzene



Obr. 30 Jamnické plesá (a) a Račkove plesá (b) osídľuje populácia hlaváča pásoplutvého (*Cottus poecilopus*), ktorý tu bol vysadený spoločne so pstruhom ako jeho potrava



Obr. 31 Sivoň americký (*Salvelinus fontinalis*) (a) z Czarneho Stawu v Doline Pięczu Stawow Polskich (b)

tmavého (*Leuciscus idus* ab. *orfnus*), jazerná forma pstruha (v súčasnosti sa už v plese nevyskytuje) a koncom 80. a začiatkom 90. rokov hlaváčka podunajská (*Hucho hucho*). Okrem týchto druhov sú tu ďalšie, pôvod ktorých nie je celkom jasný. Niektoré sem boli zavlečené zrejme nedopatrením spolu s násadami iných druhov, napr. ovsienka striebristá (*Leucaspis delineatus*), ktorá však z jazera postupne vymizla, ďalšie unikli zrejme ako nástrahové rybky pri love lososovitých rýb: ostriež zelenkastý (*Perca fluviatilis*), plotica červenooká (*Rutilus rutilus*) a pri štuke severnej (*Esox lucius*) je najpravdepodobnejšie zámerné, ilegálne vysadenie.

Väčšina introdukcií skončila neúspešne, jednako nepôvodné populácie rýb zostali vo Veľkom Hincovom plese (pstruh potočný) a vo viacerých plesách Západných Tatier – Račkove, Jamnicke, Bystré (hlaváč pásoplutvý). Po introdukciách rýb do horských jazier dochádza k zmenám v štruktúre zooplanktónu aj zoobentosu a k celkovej zmene trofickej štruktúry systému, čo môže ovplyvňovať trofiu jazera. Ryby sa prednostne zameriavajú na veľké zložky potravy a eliminujú rozmerovo väčšie bezstavovce, veľké druhy perloočiek z voľnej vody, poďenky, pošvatky a potočníky z dna. Za jednu z možných príčin vyhynutia žiabronôžky severskej (*Branchinecta paludosa*) aj z posledného



Obr. 32 Dwoisty Staw v Gąsienicowej dolinie bol poslednou lokalitou žiabronôžky severskej (*Branchinecta paludosa*) na poľskej strane Tatier. Od 60. rokov minulého storočia druh z tohto plesa vymizol



Obr. 33 Pohľad na časť plies v Gąsienicowej doline: v pozadí Zielony Staw, vpredu Kurtkowiec, vľavo Czerwone Stawki

plesá na poľskej strane Tatier (Dwoisty Staw Gąsienicowy) (obr. 32) sa považuje preniknutie jedincov pstruha aj do tohto plesa v časech intenzívneho zarybňovania plies v Gąsienicowej doline (KOWNACKI & ZUREK 1996, KOWNACKI et al. 2002) (obr. 33). Intradukcia sivoňa amerického do Zieloneho Stawu ovplyvnila štruktúru planktonických spoločenstiev nielen znížením počtosti rodu *Daphnia*, ale pravdepodobne zapríčinila tiež úplné vymiznutie veľkého litorálneho druhu *Eurycercus lamellatus*, ako to dokladá subfosilný záznam v sedimentoch plesa (GAŚSIOROWSKI & SIENKIEWICZ 2010).

V stratigrafickom zázname z Veľkého Hincovho plesa sa však vplyv populácie pstruha na štruktúru paleospoločenstiev pakomárov nepodarilo doložiť (KUBOVČÍK 2012). Vo veľkých jazerách a pri nízkej populačnej hustote rýb nemusí byť predačný tlak zvlášť nápadný. V prípade pakomárov je interpretácia o to ťažšia, že ak sú hlavným zdrojom potravy pstruha kukly pakomárov a terestrický hmyz napadaný na hladinu, vplyv konzumácie lariev nie je v sedimentačnom zázname vôbec viditeľný. Faktom však je, že o veľkosti populácie pstruha vo Veľkom Hincovom plese a jeho potravnnej ekológii nie sú v súčasnosti žiadne údaje. To isté platí aj o populáciách hlaváča pásoplutvého v západotatranských plesách. Ich vplyv na bentickú makrofaunu je však zrejmy. KRNO et al. (2006) ukázali, že prítomnosť rýb je jednou z biologických premenných, ktorá koreluje so štruktúrou bentickej fauny tatranských jazier. Selektívna predácia hlaváča pásoplutvého na veľké druhy makrozoobentosu spôsobuje, že bentická makrofauna takýchto jazier je tvorená predovšetkým drobnými larvami pakomárov a máloštetinavcami. Dôsledkom chýbajúcich algofágov sú riasami nadmerne porastené kamene v litorále, čo je znak taký nápadný, že si ho všimne aj bežný návštevník Tatier.

Ohrozenie tatranských vôd

Acidifikácia a jej vplyv na vodné ekosystémy

Keď v roku 1852 R. Angus Smith použil po prvýkrát termín „kyslý dážď“ („acid rain“) v súvislosti s deštrukciou historických pamiatok v Manchestri, sotva mohol tušiť, že o približne 130 rokov neskôr sa „kyslý dážď“ stane problémom, ktorým sa budú zaoberať tisícky odborníkov na celom svete, ba čo viac stane sa predmetom mimoriadneho ekonomického a politického významu. Už R.A. Smith spájal kyslé zrážky so znečisteným ovzduším, ale podozrenia zo škodlivého účinku plynov z dymiacich komínov pribúdali len pozvoľne a nebola im venovaná žiadna mimoriadna pozornosť. A tak sa za prelom v odhalení účinkov kyslého dažďa všeobecne považuje až článok Svante Odéna publikovaný v roku 1967 v štokholmskom denníku *Dagens Nyheter*. Odén v ňom celkom jasne poukázal na to, že kyslé dažde vznikajú činnosťou človeka, že polutanty obsahujúce síru a dusík sú účinkom vetra transportované na veľké vzdialenosti a že ekologickými dôsledkami môže byť zmena chemizmu jazier, pokles počtu rýb, vyplavovanie toxických kovov z pôdy do tokov a jazier, spomalenie rastu stromov a poškodzovanie materiálov.

Antropogénna acidifikácia pôdy a vôd kulminovala v Strednej Európe koncom 80. rokov minulého storočia a jej príčiny na našom území nie sú príliš starého dáta. Odhaduje sa, že okolo roku 1850 boli emisie SO_2 na území Čiech a Slovenska nízke (asi 6 kg S na hektár za rok) a pochádzali najmä zo spaľovania dreva pri výrobe dreveného uhlia a z tavenia rúd s obsahom síry a podobne nevýznamné bolo aj znečistenie ovzdušia oxidmi dusíka (KOPÁČEK et al. 2001). Spaľovanie hnedého uhlia sa stalo významným zdrojom SO_2 v 80. rokoch 19. storočia, trend zvyšovanie emisií oxidov síry a dusíka bol však relatívne pomalý a ustálený až do roku 1950. Obdobie veľkých spoločensko-ekonomických premien v povojnovom období spojené s rozvojom ťažkého priemyslu a nárastom spotreby energie založenej na spaľovaní hnedého uhlia viedlo k prudkému zvýšeniu emisií, ktoré dosiahlo historické maximum v 80. rokoch (125 kg S, resp. 25 kg N na hektár za rok). V tomto období predstavovalo bývalé Československo významný zdroj oxidov S a N v Európe emitovaných z bodových zdrojov, ktoré sa väčšinou nachádzali na území neslávne známeho tzv. Čierneho trojuholníka a predstavovali ho predovšetkým tepelné elektrárne. Trend antropogénnych emisií amoniaku sa odvíjal, na rozdiel od emisií oxidov S a N, od poľnohospodárskej produkcie. V období od 1850 do 1960 bol hlavným zdrojom chov hovädzieho dobytku a ošípaných, po roku 1960 sa stalo významnou časťou emisií aplikovanie dusíkatých hnojív, ktoré vyvrcholilo v polovici 80. rokov minulého storočia (KOPÁČEK & VESELÝ 2005).

Hodnotenie vplyvu kyslých zrážok na vody nie je možné bez pochopenia ich vplyvu na pôdy v povodiach. Pôdy majú schopnosť udržiavať vyvážené hodnoty pH vďaka prítomnosti tzv. bázičných katiónov, ku ktorým patrí predovšetkým vápnik (Ca) a horčík (Mg), v menšej miere draslík (K) a sodík (Na). Tieto ióny sú schopné neutralizovať kyseliny obsiahnuté v zrážkach, avšak pri reakcii s nimi sú nenávratne vyplavované z pôdy do podzemných alebo povrchových vôd. Zdrojom bázičných katiónov je zvetrávanie hornín a ich zásoby sa tvoria tisíce rokov, v podstate od skončenia posledného zaľadnenia. Čím viac ich je v pôdach, tým sú odolnejšie a môžu dlhšie odolávať kyslej depozícii.

Povodia vo vysokých nadmorských výškach majú malú zásobu veľmi plytkých pôd a po- kiaľ sú situované na kyslých horninách, a to je prípad väčšiny tatranských povodií, obsa- hujú prirodzene málo bázických kationov. Kombinácia s veľmi chladnou klímou, ktorá spomaľuje zvetrávanie hornín a vysokým úhrnom zrážok je príčinou toho, že práve na týchto územiach sa acidifikácia prejavuje najskôr a najvýraznejšie. Sprievodným javom acidifikácie pôd a následne aj vôd je toxické pôsobenie hliníka. Hliník sa v horninách a pôdach vyskytuje celkom bežne vo forme nerozpustných (a netoxických) zlúčenín. Pri poklese pH sa hliník veľmi rýchlo rozpúšťa a je prijímaný organizmami, kde pôsobí ako bunkový jed. Spôsobuje fyziologické problémy na membránach koreňového systému, blokuje príjem horčíka a po odtečení do vôd je rovnako toxický pre ryby a mnohé druhy bezstavovcov.

Následky acidifikácie tatranských jazier boli identifikované a popísané začiatkom 80. rokov minulého storočia (STUHLÍK et al. 1985a). Autori vyhodnotili v rokoch 1981–1983 súbor 268 lokalít, ktorými boli okrem jazier tiež ich prítoky a odtoky, potoky, pramene, vlhké skalné steny a rašeliniská. Získané hodnoty pH, alkalinity a vodivosti a biologické dáta predstavovali v tom čase prvý rozsiahly súbor exaktných meraní, ktoré mali a stále majú nesmierny význam ako referenčné údaje pre ďalšie výskumy. V sied- mich plesách (Štrbské, Popradské, Veľké Hincovo, Ladové vo Veľkej Studenej doline, Vyšné Furkotské, Vyšné Wahlenbergovo a Jamské) boli vykonané detailnejšie analýzy koncentrácie hlavných iónov. Porovnaním so staršími dostupnými údajmi z Hincových plies (Ertl et al. 1965) a Popradského plesa (ERTL 1965, JURÍŠ et al. 1965), ako aj údajmi z plies na poľskej strane Tatier (STANGENBERG 1938, BOMBOWNA 1965) zistili výrazný nárast koncentrácie NO_3^- a SO_4^{2-} a súčasne zníženie podielu HCO_3^- .

Významným záverom z týchto výskumov bolo zistenie, že v stredoeurópskej oblasti sa na okyslení vôd okrem síranu významne (asi 40 %) podieľa aj dusičnan (STUHLÍK et al. 1985b). Odhadovaný pokles alkalinity a zníženie pomeru hydrouhličitanu k sume vápnika a horčíka, resp. len vápnika samotného bol nepochybným dôkazom acidifikácie. Prudké zvýšenie koncentrácie síranu a nitrátu signalizovalo, že acidifikácia je spôsobe- ná predovšetkým prísunom iónov silných kyselín (sírovej a dusičnej) zo zrážok. Všetky skúmané lokality rozdelili podľa hodnôt alkalinity do 4 skupín: i) vody acidifikované (alkalita $< 20 \mu\text{ekv} \cdot \text{l}^{-1}$), ii) vody ohrozené acidifikáciou (20–100), iii) vody doteraz neo- hrozené acidifikáciou (100–500), iv) vody vo vápencovej časti Tatier (> 500).

Táto klasifikácia na základe hodnôt alkalinity doplnené o hodnoty pH a množstva vápnika (Ca^{2+}) sa pri hodnotení stupňa acidifikácie tatranských vôd používa dodnes. Na základe ďalších výskumov bol len upravený rozsah hodnôt a z hodnotenia boli vylúčené alkalické vody z vápencových častí Tatier a dystrofné vody, kyslosť ktorých spôsobujú prevažne humínové látky (tab. 1). Uvedené hodnoty platia však pre jazerá ležiace nad hranicou lesa, u lesných jazier sa uplatňuje vplyv humínových zlúčenín.

Tab. 1 Klasifikácia jazier na území Tatier na základe hodnôt pH, alkalinity a koncentrácie vápnika v období vrcholiacej acidifikácie v 80.– 90. rokoch 20. storočia (Fott et al. 1994)

stupeň acidifikácie jezera	pH	alkalinita ($\mu\text{ekv} \cdot \text{l}^{-1}$)	Ca^{2+} ($\mu\text{ekv} \cdot \text{l}^{-1}$)
neacidifikované	$> 6,2$	> 25	> 100
acidifikované	5,2–6,2	0–25	50–100
silno acidifikované	$< 5,2$	< 0	< 50



Obr. 34 Malé a plytké plesá závislé na zrážkovej vode boli acidifikáciou postihnuté najviac: Slavkovské (a), Starolesnianske (b), Vyšné Satanie plesko (c), Vyšné Sesterské pleso (d), Vyšné Terianske pleso (e)

Z 268 lokalít malo 198 (74 %) alkalinitu nižšiu než $100 \mu\text{ekv}\cdot\text{l}^{-1}$ a 95 lokalít (35 %) dokonca nižšiu než $20 \mu\text{ekv}\cdot\text{l}^{-1}$ (z toho len 5 % boli rašelinné vody s prirodzene nízkou alkalinitou). Zo 132 sledovaných jazier a malých stojatých vôd bolo až 86 % s alkalinitou nižšou ako $100 \mu\text{ekv}\cdot\text{l}^{-1}$, pričom takmer polovicu nich (42 %) bolo možno hodnotiť ako acidifikované. V prípade potokov až u 60 % bola zaznamenaná alkalinita nižšia ako $100 \mu\text{ekv}\cdot\text{l}^{-1}$, pričom 21 % z nich bolo možné považovať

vať za acidifikované. Vo všetkých typoch vôd však došlo k zvýšeniu koncentrácie SO_4^{2-} a poklesu pôvodných hodnôt alkalinity.

Acidifikácia postihla vody prakticky vo všetkých dolinách žulovej časti Tatier, ale jej dôsledky sa prejavili len tam, kde hodnota alkalinity pred acidifikáciou (závisí predovšetkým na koncentrácii iónov vápnika, resp. sumy vápnika a horčíka vo vode) nezabezpečovala dostatočnú pufracnú kapacitu vody. Hodnoty pôvodnej alkalinity ovplyvňuje predovšetkým geologické zloženie podložia v povodí. Pravdepodobne vyššie zastúpenie metamorfovaných mylonitov, ktoré rýchlejšie podliehajú zvetrávaniu, ovplyvňovalo vyššie hodnoty alkalinity a pH niektorých plies (Malé Hincovo, Dračie, Zmrzlé, Ťažké, Žabie Javorové a obe Temnosmrečinské). Druhým faktorom významne ovplyvňujúcim citlivosť jazera k acidifikácii bola veľkosť povodia a doba zdržania vody. Najviac acidifikovanými v tom čase boli malé a plytké plesá s malými povodiami závislé na zrážkovej vode (napr. Malé Batizovské, Slavkovské, Starolesnianske, Vyšné Kozie pleso, Satanie plieska, Sesterské plesá, Vyšné Strelecké plesá, Hrubé plesá) (obr. 34).

V rokoch 1981–1990 pracoval v Tatrách tím slovenských hydrobiológov pod vedením dr. Ertla a neskôr dr. Vranovského zameraný na štúdium ekológie tatranských jazier. Výsledky štúdia chemizmu vody 52 jazier vo Vysokých Tatrách poukázali na zhodu meraní vykonaných tímom dr. Stuchlíka začiatkom 80. rokov (TOMAJKA 1996). Súčasne však naznačili, že v druhom období výskumu (1986–1990) sa priemerné hodnoty



Obr. 35 Vyšné Jamnícke pleso, ako jediné zo západotatranských plies, nieslo v 80. rokoch minulého storočia zreteľné znaky acidifikácie

pH znížili o 0,2, čo svedčilo o pokračujúcom procese acidifikácie. Podľa nameraných hodnôt alkalinity bolo 15 z 52 plies klasifikovaných ako acidifikované (Vyšné Terianske, Vyšné Wahlenbergovo, Nižné Wahlenbergovo, Nižné Rumanovo, Capie, Slavkovské, Starolesnianske, Nižné Sesterské, Prostredné Sivé, Modré, Velké Spišské, Prostredné Spišské, Dolné Spišské, Zelené, Kačacie), u ďalších piatich však nízke hodnoty alkalinity súviseli s dystrofnými podmienkami týchto jazier (obe Rakytovské, Jamské, Trojrohé, Malé Čierne).

V rokoch 1988–1990 sa uskutočnili vôbec prvé analýzy chemického zloženia vôd 13 jazier v Západných Tatrách (TOMAJKÁ 1992). Podľa hodnôt alkalinity boli dve plesá hodnotené ako acidifikované (Vyšné Jamnícke (obr. 35) a Zelené pliesko pod Zverovkou – v tomto prípade však ide o dystrofné podmienky) a tri ako neacidifikované (Opálové, Ťatliakovo a Prvé Roháčske). Ostatné plesá (Vyšné a Nižné Bystré, Nižné Jamnícke, Vyšné a Malé Račkove, Druhé, Tretie a Štvrté Roháčske) boli klasifikované ako ohrozené acidifikáciou.

Ťhyn rýb bol najviditeľnejším a najviac medializovaným efektom acidifikácie riek a jazier. V mnohých prípadoch však išlo o poslednú biologickú zmenu v celom ekosystéme, pretože vtedy už boli postihnuté aj ostatné, menej nápadné zložky celého systému.

Vplyvy acidifikácie na organizmy možno rozdeliť na priame a nepriame. Priame efekty sú spojené s toxickým účinkami zvyšovania koncentrácie H^+ , toxických kovov, zvlášť zlúčenín hliníka, a ďalších zlúčenín, ktoré môžu presahovať limity tolerancie citlivých druhov. Výsledkom je mortalita alebo subletálny stres, ktorý sa prejavuje ako poruchy v reprodukcii, spomalenie rastu, zníženie príjmu potravy, zníženie rýchlosti respirácie, prežívania. V tečúcich vodách je dôsledkom nárast tzv. katastrofického driftu, keď je vodou transportované enormné množstvo bentických živočíchov.

Nepriame vplyvy sú väčšinou spojené s narušením, resp. modifikovaním potravných vzťahov, najčastejšie v systéme predátor – korisť, ale ovplyvňované sú aj potravné zdroje spásáčov, resp. zoškrabávačov. Iným nepriamym efektom meniacim rovnováhu v sladkovodných spoločenstvách je zvyšovanie parazitácie a znižovanie celkového zdravotného stavu.

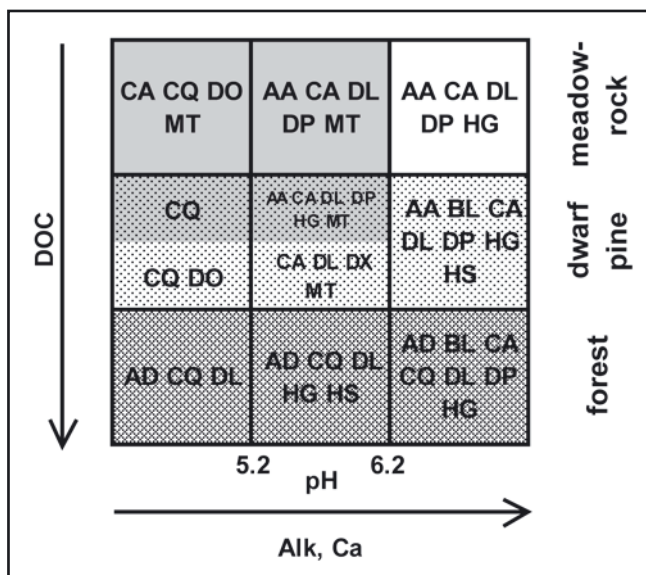
Skupinou, na ktorej bolo možné najlepšie demonštrovať vplyv acidifikácie na biotickú zložku ekosystémov tatranských jazier je zooplanktón. O druhovom zložení zooplanktónu existuje totiž veľké množstvo starších údajov publikovaných ešte pred nástupom acidifikácie, a tak bolo možné vysvetliť stav, ktorý tu bol zistený koncom 70. a začiatkom 80. rokov. Pri porovnávaní výskytu štyroch dominantných a súčasne nápadných a dobre identifikovateľných druhov kôrovcového zooplanktonu obývajúcich voľnú vodu (pelagiál): *Arctodiaptomus alpinus*, *Cyclops abyssorum taticus*, *Mixodiaptomus taticus* a *Daphnia pulicaria*, o rozšírení ktorých boli k dispozícii spoľahlivé údaje z minulosti, boli zistené prekvapujúce skutočnosti (STUHLÍK et al. 1985a). Ukázalo sa, že v acidifikovaných plesách pôvodné druhy zooplanktónu úplne vymizli s výnimkou ojedinelého výskytu *Chydorus sphaericus* a v silne acidifikovaných bolo spoločenstvo tvorené len nenáročnými litorálnymi druhmi *Chydorus sphaericus* a *Acanthocyclops vernalis*, ktoré sa vyskytovali aj vo voľnej vode.

Na rozdiel od pelagických druhov, litorálne perloočky vymizli úplne aj z jazier, ktoré neboli acidifikované (s výnimkou už spomenutého druhu *Chydorus sphaericus*). Dôvodom je zrejme odlišnosť prostredí, ktoré osídľujú obe spoločenstvá. Pelagiál má

väčší objem a zooplankton má možnosť presunúť sa do vrstiev vody s priaznivejšími podmienkami, ako sú napr. pH, obsah kyslíka, množstvo potravy. Z plytkého litorálu nemajú špecializované druhy možnosť úniku a sezónne poklesy hodnôt pH môžu mať pre ne fatálne následky (SACHEROVÁ et al. 2006). Druh *Chydorus sphaericus* je jednak odolný voči nízke- mu pH, jednak je schopný prechádzať aj do voľnej vody a tak sa vyhnúť nepriaznivým podmienkam v litoráli.

Dlhodobé zmeny v zložení zooplanktónu tatranských jazier sú dobre viditeľné na obr. 36. Jazerá sú rozdelené na základe vegetačných stupňov, čo sa súčasne premieta do odlišného teplotného režimu a koncentrácie rozpusteného organického uhlíka (DOC) a podľa hodnôt pH (resp. alkalinity a koncentrácie vápnika) zaznamenaných v 80. a 90. rokoch minulého storočia. Šrafované oblasti vyznačujú jazerá vyššieho subalpínskeho a alpínskeho pásma, v ktorých došlo v dôsledku acidifikácie k vymiznutiu pôvodných druhov zooplanktónu. Do analýzy neboli zahrnuté jazerá, v ktorých sa zooplanktón prirodzene nevyskytoval ani pred acidifikáciou. Na rekonštrukciu druhového zloženia v minulosti boli použité nasledovné zdroje: MINKIEWICZ (1914, 1917), KUBÍČEK & VLČKOVÁ (1954), HRBÁČEK et al. (1974), BRTEK (1977), STUHLÍK et al. (1985a), FOTT et al. (1994), VRANOVSKÝ et al. (1994) a STUHLÍK et al. (nepublikované údaje).

V porovnaní s inými acidifikovanými jazernými oblasťami sveta bol efekt acidifikácie na zooplanktón oveľa drastickejší. V jazerách Škandinávie a Kanady došlo v dôsledku acidifikácie k zníženiu počtu druhov a nahradeniu druhov citlivých druhmi tolerantnými k nízkym hodnotám pH. Úplné vymiznutie planktónu sa však stalo tatranským fenoménom a vysvetlenie jeho príčin bolo výzvou pre ďalší výskum. Kvantitatívne štúdie planktónu vo všetkých troch kategóriách jazier ukázali, že vymiznutie zooplanktónu z acidifikovaných jazier nespôsobil ani tak pH (5,1–6,1), ale ďalšia oligotrofizácia,



Obr. 36 Rozšírenie dominantných druhov kôrovcového planktónu v tatranských jazerách v období pred acidifikáciou a zmeny vyvolané acidifikáciou.

Jazerá sú rozdelené vodorovne podľa dominantného typu povodia a koncentrácie rozpusteného organického uhlíka (DOC) a zvisle podľa hodnôt pH vody, resp. alkalinity a obsahu vápnika nameraných v 80.–90. rokoch 20. storočia. Tieňovaná plocha označuje acidifikované (pH 5,2–6,2) a silne acidifikované (pH < 5,2) plesá, z ktorých vymizli pôvodné druhy zooplanktónu v dôsledku acidifikácie

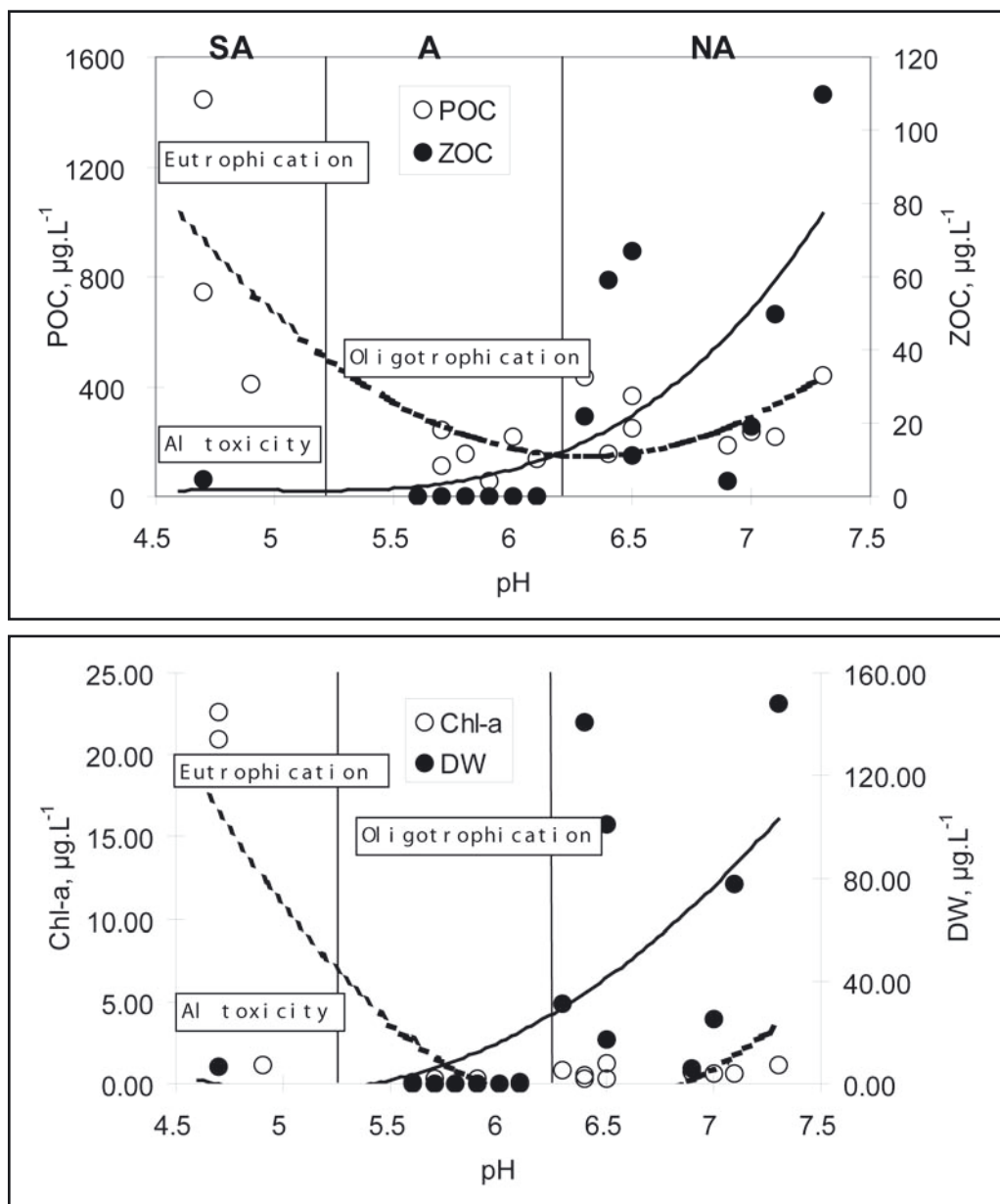
(AA – *Arctodiaptomus alpinus*, AD – *Acanthodiptomus denticornis*, CA – *Cyclops abyssorum*, CQ – *Ceriodaphnia quadrangula*, DL – *Daphnia longispina*, DO – *Daphnia obtusa*, DP – *Daphnia „pulicaria“*, DX – *Daphnia pulex*, HG – *Holopedium gibberum*, HS – *Heterocope saliens*, MT – *Mixodiptomus tatricus*) (HOŘICKÁ et al. 2006)

ktorá neumožnila rozvoj fytoplanktónu ako potravného zdroja pre zooplanktón a jeho vyhynutie v dôsledku dlhodobého nedostatku potravy. Proces acidifikáciou vyvolanej oligotrofizácie týchto jazier možno považovať za kľúčový mechanizmus ovplyvňujúci štruktúru planktonických spoločenstiev. V silne acidifikovaných jazerách dosahovalo druhovo chudobné spoločenstvo vo voľnej vode len veľmi nízku biomasu, naproti tomu biomasa fytoplanktónu tu bola veľmi vysoká (až o dva rády vyššia než v neacidifikovaných jazerách) a to sa odrazilo aj na priehľadnosti vody. Zatiaľ čo priehľadnosť v acidifikovaných jazerách bežne prevyšovala v tom čase 10 m, v silne acidifikovaných jazerách nedosahovala väčšinou ani 2 metre. Rozvoj zooplanktónu tu teda nebol kontrolovaný množstvom potravy, ktorej bol dostatok, ale pravdepodobne vysokou koncentráciou hliníka a ťažkých kovov.

Produktivitu tatranských jazier určuje koncentrácia celkového fosforu (TP). Na jeho množstvo v jazere má dominantný vplyv typ vegetácie a množstvo pôdy v povodí. Koncentrácia TP klesá za prirodzených podmienok od zalesnených povodí s vyvinutými pôdami smerom k skalnatým s malými plochami plytkých pôd. Acidifikácia však výrazne modifikovala túto závislosť v jazerách nad pásmom lesa (FOTT et al. 1992, 1994, KOPÁČEK & STUHLÍK 1994). V acidifikovaných jazerách bola koncentrácia celkového fosforu, ale aj chlorofylu-*a*, celkového organického uhlíka a celkového organického dusíka najnižšia, naopak v silne acidifikovaných jazerách najvyššia, vyššia ako v jazerách neacidifikovaných (DARGOCKÁ et al. 1997, FOTT et al. 1999). Vysvetlenie ďalšej oligotrofizácie sa opiera o schopnosť hliníka vyzrážať fosfor a organické látky z roztoku pri hodnotách pH 5–6 (VYHNÁLEK et al. 1994). Proces vzniku eutrofných podmienok v silne acidifikovaných jazerách nie je jednoznačne vysvetlený. Predpokladá sa však (KOPÁČEK et al. 2000), že vysoká koncentrácia fosforu, chlorofylu-*a* a rozpusteného organického uhlíka môže skôr súvisieť s charakterom povodia než s procesom acidifikácie. Povodia silne acidifikovaných jazier majú vyšší podiel lúk, teda aj lepšie vyvinuté pôdy, z ktorých odteká do jazier viac organického uhlíka (a následne aj organických kyselín a fosforu) než jazerá ostatných dvoch kategórií. Prirodzene vyšší vstup organických kyselín spôsobil týmto jazerám vyššiu predispozíciu k acidifikovaniu a eutrofizácii.

Pri grafickom znázornení (obr. 37) má závislosť biomasy fytoplanktónu na hodnotách pH vody tvar asymetrického písmena „U“ s minimom v rozmedzí pH 5,2–6,2 a pripomína závislosť biomasy fytoplanktónu na pH, ktorá bola popísaná z jazier na juhu Švédska.

Štúdiu zooplanktónu západotatranských jazier sa v predacidifikačnom období venovala podstatne menšia pozornosť. VRANOVSKÝ (1992) mal na porovnanie výsledkov výskumu 14 plies v rokoch 1988–1989 k dispozícii len údaje pochádzajúce z roku 1951 z Roháčskych a Jamníckych plies (KUBÍČEK & VLČKOVÁ 1954) a stručný údaj o výskyte *Cyclops abyssorum tatricus* v Račkových plesách z roku 1962 (KUBÍČEK 1965). Najväčšie rozdiely v štruktúre kôrovcového planktónu boli zaznamenané vo Vyšnom Jamníckom plese, v ktorom chýbali *Cyclops abyssorum tatricus*, *Daphnia longispina* f. *rosea* a *Mixodiptomus tatricus*. Vznášavka *M. tatricus* takto vymizla z jazier Západných Tatier úplne, pretože toto pleso bolo jediným známym miestom výskytu. Súčasne bolo v tomto plese zaznamenaných 5 druhov planktonických vírnikov, ktoré staršia štúdia (KUBÍČEK & VLČKOVÁ 1954) neuvádza. Predpokladalo sa (VRANOVSKÝ et al. 1994), že to môže byť dôsledok absencie dravého druhu *C. abyssorum tatricus*, keď sa vírniky dostali spod



Obr. 37 Vplyv stupňa acidifikácie na biomasu fytoplanktónu a zooplanktónu z 19 jazier nad hranicou lesa na slovenskej strane Vysokých Tatier v roku 1984.

Biomasa fytoplanktónu a zooplanktónu je na hornom obrázku vyjadrená ako koncentrácia organického uhlíka (POC a ZOC) a na dolnom obrázku ako koncentrácia chlorofylu-a a množstvo sušiny (DW).

(○ – fytoplanktón, ● – zooplanktón, NA – neacidifikované, A – acidifikovaná a SA – silne acidifikované jazerá) (HOŘICKÁ et al. 2006)

jeho predačného tlaku. VRANOVSKÝ (1992) vylúčil možnosť, že by úplná absencia *Daphnia pulicaria* a výskyt *C. abyssorum taticus* len v niektorých jazerách Západných Tatier mohla byť spôsobená prítomnosťou planktonožravých rýb. V tejto súvislosti však treba

opäť pripomenúť, že pstruh bol vysadený do Roháčskych plies a spolu so pstruhom boli vo viacerých západotatranských plesách nasadené aj hlaváče pásoplutvé, do jedného z Jamníckych plies údajne aj sivone americké a pstruhy dúhové, takže prinajmenšom elimináciu perloočky *Daphnia pulex* z plytkých plies predáciou rýb nemožno celkom vylúčiť. Existujú dôkazy o koexistencii tohto druhu perloočky s populáciami pstruha potočného (*Salmo trutta*) a sivoňa (*Salvelinus fontinalis*) vo veľkých, hlbokých jazerách (Morskie Oko, Wielki Staw Polski, Veľké Hincovo a Popradské pleso), kde uniká predácnému tlaku tým, že sa zdržiava pri dne v najhlbších častiach jazier, zatiaľ čo lososovité ryby lovia pri hladine (KNESLOVÁ et al. 1997). Táto stratégia však nemusí byť výhodou v relatívne malých a plytkých plesách. V ostatných sledovaných jazerách síce neboli pozorované výrazné kvalitatívne zmeny v porovnaní s minulosťou, jednako o 1 až 2 rády nižšia početnosť zooplanktónu v Druhom až Štvrtom Roháčskom plese mohla byť signálom acidifikácie. Autor konštatoval ohrozenie acidifikáciou u celkovo ôsmich plies skôr však na základe údajov o ich chemizme z tohto obdobia (TOMAJKA 1992), ako z biologických dát.

Rozsievky, predovšetkým tie, ktoré osídľujú pevné substráty na dne, tvoria počtom druhov, ale aj biomasou veľmi dôležitú zložku tatranských jazier. Veľmi citlivo reagujú na zmeny prostredia, vrátane zmien pH a po identifikácii antropogénnej acidifikácie povrchových vôd sa stali ústrednou skupinou organizmov schopnou indikovať začiatok, tempo a rozsah acidity. V tejto súvislosti sa analýzy rozsievok začali využívať v Európe a Severnej Amerike už od začiatku 70., resp. 80. rokov minulého storočia. Väčšina štúdií rozsievok v jazerách Európy bola založená na paleolimnologických analýzách ich zvyškov v sedimentoch. Niekoľko málo príkladov však demonštrovalo, aké užitočné môže byť porovnanie súčasných vzoriek s herbárovými položkami pochádzajúcimi z tých istých lokalít. Neskoršie výskumy recentných spoločenstiev rozsievok v Tatrách, podobne ako v iných horských jazerách Európy, boli zamerané na porovnanie spoločenstiev rôznych typov jazier vždy s akcentom na jazerá postihnuté acidifikáciou.

Druhové zloženie epilimnických rozsievok tatranských plies veľmi dobre odrážalo chemické zloženie vody. O citlivosti rozsievok aj na malé zmeny pH vody svedčí fakt, že v súbore 34 plies na slovenskej strane Tatier bolo možné odlišiť skupinu silne acidifikovaných od acidifikovaných jazier. V acidifikovaných plesách prevládali acidofilné druhy *Achnanthes marginulata* a *A. helvetica*, v silne acidifikovaných tiež *Aulacoseira distans*, *Tabellaria flocculosa* a druhy rodu *Eunotia*. Neacidifikované plesá sú druhovo bohatšie a väčšinu z nich tvoria alkalifilné a cirkumneutrálné druhy. Celkovo v tejto skupine jazier dominujú druhy *Achnanthes minutissima*, *Cymbella minuta*, *Denticula tenuis* a *Navicula gallica* var. *perpusilla* (ŠTEFKOVÁ 2006). Pri porovnaní druhového zloženia rozsievok v silne acidifikovanom Starolesnianskom plese medzi rokmi 1993, 1997 a 2000 neboli zistené žiadne významné rozdiely.

Analýza epilimnických rozsievok v 8 jazerách na poľskej strane Tatier tiež identifikovala dve acidifikované plesá: Długi a Zmarzły Staw Gasienicowy s dominantným druhom *Achnanthes marginulata* (KAWECKA & GALAS 2003). Štvorročné sledovania od roku 1993 do 1997 na Długom Stawe neodhalili významné zmeny v štruktúre spoločenstva. Zdá sa však, že toto pleso bolo vždy prirodzene acidifikované. Dá sa tak usudzovať podľa prítomnosti machu *Warnstorfia exannulata* typického pre kyslé prostredie (napr. rašelinská), ktorý porastal dno jazera v aj v roku 1938 (OLSZEWSKI 1948), teda pred

začiatkom acidifikácie. K zaujímavým zisteniam patrilo aj to, že zloženie spoločenstva rozsievok v Dwoistom Stawe neindikovalo acidifikáciu, hoci po chemickej stránke sa toto pleso zaradovovalo medzi acidifikované. V roku 1996 však dominovali v spoločenstve acidofilné druhy *A. marginulata* a *Eunotia praeurupta bigibba* group (KOWNACKI et al. 2002). Spoločenstvo je teda nestabilné a odráža hydrologický režim tohto plesa, z ktorého voda odtečie počas zimných mesiacov, znova sa naplní vodou na jar z topiaceho sa snehu a v tomto čase pH vody klesá veľmi výrazne.

Bentické bezstavovce (makrozoobentos) sú schopné indikovať rôzne stupne acidifikácie. Bolo ich možné využiť ako organizmy skorého varovania, to znamená, že ich monitorovaním bolo možné odhaliť už veľmi skoré fázy acidifikácie ešte predtým než sa negatívne vplyvy začali prejavovať na rybách. Druhové bohatstvo bentickej makrofauny v tečúcich i stojatých vodách je značné, jednotlivé druhy majú rozdielne nároky na podmienky prostredia, vrátane pH. Detailne štúdium teda môže priniesť informácie nielen o tom, či voda je alebo nie je okyslená, ale aj o tom, aký je rozsah acidifikácie.

Na základe rozsiahleho výskumu nórskych riek a jazier bol vypracovaný jednoduchý model stanovenia stupňa acidifikácie práve s použitím makrozoobentosu (tab. 2). Model pracuje so skupinou indikačných druhov, pre ktoré je známa ich tolerancia voči určitému rozsahu hodnôt pH. Navyše by mali spĺňať aj ďalšie požiadavky: mali by mať čo najväčšie rozšírenie, mali by sa vyskytovať v čo najväčšom počte a podľa možnosti by mali byť ľahko identifikovateľné. Tento model bol neskoršie začlenený do medzinárodného programu ICP Waters (International Cooperative Programme on Assessment and Monitoring of Acidification of Rivers and Lakes; ICP Waters a iné ďalšie medzinárodné programy spolupráce (napr. ICP Forests, ICP Integrated Monitoring a ďalšie) vznikli pod pracovnou skupinou WGE (Working Group on Effects) v rámci prvej medzinárodnej dohody o diaľkovom prenose emisií – LTRAP (Convention on Long-range Transboundary Air Pollution). WGE na základe výsledkov jednotlivých ICPs poskytuje informácie o stupni a geografickom rozsahu vplyvu znečistenia vzduchu na zdravie človeka a ekosystémy).

Každá sledovaná lokalita dostáva skóre v rozsahu 0–1 podľa prítomnosti, resp. neprítomnosti organizmov indikujúcich rôznu úroveň acidity. Skóre lokality je stanovené nasledovne: ak sa vo vzorkách z lokality vyskytuje jeden alebo viac druhov kategórie *a*, lokalita získava skóre 1 (menej acidifikovaná); ak druhy kategórie *a* chýbajú a prítomné sú druhy kategórie *b* indikujúce pokles pH k hodnotám 5,0, potom je lokalita hodnotená ako stredne acidifikovaná a dostáva skóre 0,5. Pri výraznejšej acidifikácii zostávajú na lokalite druhy kategórie *c* (obvykle sú to drobné lastúrniky z čeľade Pisidiidae) a výsledkom je skóre lokality 0,25. Ak sú prítomné len druhy kategórie *d*, lokalita je hodnotená ako silne acidifikovaná so skóre 0.

Tento prístup pri hodnotení stupňa acidifikácie tatranských plies použil KRNO (1991a). Vyhodnotil rozsiahly materiál litorálneho makrozoobentosu odobraného z 51 plies v rokoch 1981–1987 (KRNO 1988a), pričom sa sústredil predovšetkým na nápadné skupiny vodného hmyzu: podenky, pošvatky a potočníky. Popísal spoločenstvá jednotlivých typov plies, zaradil druhy do kategórií tolerantnosti voči pH a na základe indikačných druhov stanovil stupeň acidifikácie. Potvrdilo sa, že väčšina neacidifikovaných jazier sa nachádza v pásmach mylonitov a že malé plesá so skalnatým povodím s nedostatkom pôd a vegetácie sú najviac náchylné k acidifikácii. Najlepšia situácia bola

Tab. 2 Štyri kategórie indikačných druhov bentickej makrofauny podľa ich tolerancie voči hodnotám pH (RADDUM et al. 1988)

kategória	rozsah tolerancie pH	indikačné číslo
a	> 5,5	1
b	> 5,0	0,5
c	> 4,7	0,25
d	< 4,7	0

travný reťazec smerujúci od konzumentov nárastových rias (perifytonu) (*Baetis*, *Ecdyonurus*, *Drusus*) po ich predátorov (*Arcynopteryx*, *Diura*). Už vtedy bolo zrejmé, že niektoré druhy nereagujú na aciditu vody tak, ako to uvádzal pôvodný model. Výskumy v ďalších rokoch viedli k doplneniu údajov o ekologických nárokoch jednotlivých druhov v podmienkach Tatier, čo vyústilo aj do zmien v ich zaradení do jednotlivých kategórií tolerantnosti. Vznikol tak nový zoznam indikátorov rozšírený o skupinu druhov schopných rozlíšiť miernejšie stupne acidity. Nový model, tzv. Tatra Acidification Index (TAI, KRNO et al. 2006) tak umožňuje rozlíšiť až 5 stupňov acidifikácie tatranských plies.

Pohľad na benticú makrofaunu 13 západotatranských plies v rokoch 1988–1990 odkryl niektoré zaujímavé skutočnosti (KRNO 1991b, ŠPORKA 1992a, VRANOVSKÝ et al. 1994). Druhové bohatstvo (počítané bez pakomárov) bolo zhruba o tretinu nižšie ako v plesách Vysokých Tatier. Zloženie spoločenstiev bolo v niektorých plesách (Bystré plesá, Račkove plesá, Nižné Jamnícke) výrazne ovplyvnené prítomnosťou populácií hlaváča pásoplutvého. V týchto plesách chýbali alebo sa len celkom vzácně vyskytovali veľké druhy makrozoobentosu (podenky, pošvatky, potočníky), naopak dominovali drobné máloštetinavce a larvy pakomárov. Predačný tlak rýb prevyšuje svojim dopadom aj efekt takých faktorov, ako je nadmorská výška a pH, preto hodnotiť acidifikačný status týchto plies bolo veľmi problematické. Druhy citlivé na acidifikáciu, ktoré sa v minulosti (OBR 1955) vyskytovali v celom systéme Roháčskych plies, boli zaznamenané len v Prvom Roháčskom plese. Len Vyšné Jamnícke pleso bolo z celého súboru sledovaných plies hodnotené ako acidifikované. Detailná analýza máloštetinavcov neodhalila výrazné zmeny v druhovom zložení v porovnaní s historickými údajmi (KOWALEWSKI 1914, OBR 1955, HRABĚ 1961), ktoré by bolo možné vysvetliť nástupom acidifikácie. Máloštetinavce žijúce v sedimentoch (tzv. infauna) sú chránené pred účinkami nízkeho pH vďaka pufrovaciemu účinku sedimentov (ŠPORKA 1992b). To isté platí o lastúrníkovi *Pisidium casertanum*, ktorý je tiež súčasťou infauny a toleruje pokles pH až k hodnote 4,7, pričom mäkkýše ako skupina sú považované za veľmi citlivé na acidifikáciu. Druh je ekologicky veľmi plastický a adaptabilný a ako indikátor acidity prakticky nepoužiteľný, čo je škoda, lebo o jeho rozšírení v tatranských jazerách existuje relatívne dostatok údajov z konca 19. a začiatku 20. storočia (WIERZEJSKI 1882, BAKOWSKI 1882, KOTULA 1884) a potom z 80. rokov (KASPRZAK & ŠPORKA 1991).

Jedným z najviac acidifikovaných jazier na poľskej strane Tatier je najväčšie plesko zo skupiny Wyznich Mnichowych Stawkow označované ako Wyzni Mnichowy Stawek IX. Podľa zloženia bentickej fauny, v ktorej dominoval druh *Zalutschia tatica*,

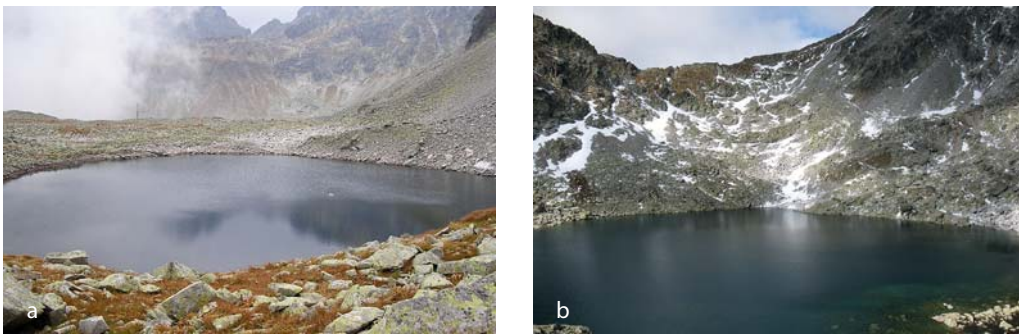
v Temnosmrečinskej, Bielovodskej, Javorovej a pravých vetvách Mengusovskej a Veľkej Studenej doliny, zatiaľ čo najviac postihnuté boli plesá vo Furkotskej, Malej Studenej a ľavej vetve Veľkej Studenej doliny.

Podenky reagovali najcitlivejšie na zmenu pH a ukázalo sa, že acidifikácia najviac ohrozila celý po-

bolo pliesko acidifikované už v roku 1963, podobne ako ostatné plieska z tejto skupiny (KOWNACKA & KOWNACKI 1965a).

Z predchádzajúcich riadkov je asi zrejmé, že získať predstavu o vplyve acidifikácie na bentické spoločenstvá nie je jednoduché. Na rozdiel od zooplanktónu, sú staršie publikované údaje, ktoré by zachytávali stav pred acidifikáciou, pomerne vzácne a ich interpretácia naráža na viaceré problémy. Môžu však poskytovať veľmi cenné informácie a dopĺňať tak informácie z paleolimnologických analýz sedimentov. Na rozdiel od nich sú založené na presných časových údajoch a informujú aj o skupinách makrozoobentosu, ktoré sa v sedimentoch nezachovávajú (napr. Oligochaeta), resp. ich zvyšky nájdené v sedimentoch nie sú dostatočné na spoľahlivú determináciu. Na druhej strane, historické materiály často neobsahujú údaje o metodických postupoch a informačnú hodnotu znižuje rozdielna úroveň determinácie materiálu. Nejde ani tak o rozdielnu nomenklatúru, odlišné mená taxónov sa dajú po istom úsilí harmonizovať, ako skôr o to, že možnosti determinácie niektorých skupín (napr. lariev pakomárov) sú dnes oveľa lepšie než v minulosti, keď sa jedince identifikovali často len do rodov alebo skupín druhov. Ak je dnes možné v rámci takejto skupiny odlíšiť dva a viac druhov, ktoré majú navyše iné ekologické nároky, potom majú historické dáta len malú výpovednú hodnotu.

BITUŠÍK et al. (2010) sa pokúsili dohľadať historické publikované dáta k makrozoobentosu Nižného Terianskeho a Starolesnianskeho plesa. Obe plesá boli od roku 1993 intenzívne sledované ako kľúčové lokality medzinárodných výskumných projektov (AL-PE, MOLAR, EMERGE) a veľká pozornosť bola venovaná najmä Starolesnianskemu plesu, pretože patrilo k plesám najviac postihnutým acidifikáciou. Pre poznanie zmien bentickej makrofauny tohto plesa sa vychádzalo z publikácií MINKIEWICZ (1914), HRABĚ (1939a,b, 1942) a MAYER (1939), pretože zachytávali predacidifikačné obdobie. Ako sa ukázalo, správne vysvetlenie historických dát vyžaduje poznanie metód zberu materiálu, jeho spracovania, ale aj osobnosti zberateľa a determinátora. Napríklad Hrabě priznával, že jeho výskum tatranských plies bol zameraný predovšetkým na máloštetinavce a pakomáre a nemal dosť času na zber podeniiek a pošvatiek (HRABĚ 1942). Bol špecialistom na máloštetinavce, jednako sa o ňom vie (ŠPORKA, ústna správa), že nemal rád zástupcov čeľade Enchytraeidae pre ich ťažkú determináciu. To sú pravé dôvody absencie tejto skupiny a slabé zastúpenie podeniiek a pošvatiek v jeho materiáli z 30. rokov. Na druhej strane údaje o potočníkoch z tohto obdobia sú oveľa podrobnejšie. Zbieral a determinoval ich K. Mayer, ktorý v Starolesnianskom plese zaznamenal druhy *Limnephilus coenosus*,



Obr. 38 Ladové pleso vo Velkej Studenej doline (a) a Vyšné Wahlenbergovo pleso (b)

L. griseus a *Drusus trifidus* (MAYER 1939), pričom posledne menované druhy už odvtedy v jazere zaznamenané neboli. Prítomnosť acidosenzitivného *D. trifidus* a zrejme neprítomnosť acidotolerantných druhov *Nemourella pictetii* a *Zalutschia tatrlica* boli dobrým dôkazom toho, že koncom 30. rokov pleso ešte acidifikované nebolo.

Nedostatok starších a spoľahlivých údajov o faune tatranských jazier z predacidifikačného obdobia je charakteristickým príznakom toho, že populácia, spoločenstvo alebo ekosystém sa začína intenzívne sledovať až potom, keď nastane nejaký problém.

Chýbajúce dlhodobé dáta z klasického limnologického výskumu je možné doplniť alebo nahradiť údajmi zaznamenanými v ich sedimentoch. Neporušené jazerné sedimenty sú doslova archívom, v ktorom sa, obrazne povedané, rok čo rok zapisujú udalosti odohrávajúce sa nielen v jazere samotnom, jeho povodí, ale aj v širšom okolí. Sedimenty jazier tak prinášajú nielen svedectvo o dávnych zmenách prostredia, ale na základe historického rámca nám umožňujú predvídať aj ich budúci vývoj.

Paleolimnológia ako vedná disciplína, sa začala intenzívne rozvíjať v posledných 20–30 rokoch a na Slovensku boli jej metódy aplikované práve v tatranských jazeroch. Ich cieľom bolo získať spoľahlivú predstavu o tom, ako vyzerali spoločenstvá v predindustriálnom období a identifikovať rozsah ich poškodenia acidifikáciou. Tieto informácie boli súčasne aj východiskom pre prognózovanie ich obnovy v budúcnosti.

V 90. rokoch minulého storočia boli odobrané relatívne krátke (do 30 cm) jadrá sedimentov z viacerých tatranských jazier. Stratigrafické záznamy mali potvrdiť výsledky meraní a predovšetkým sa očakávalo, že ich analýza poskytne informácie z obdobia, z ktorého nie sú k dispozícii žiadne dáta. Vrchná časť sedimentu bola datovaná rádiometricky pomocou izotopu ^{210}Pb a koncentrácia izotopov ^{137}Cs a ^{241}Am bola využitá na spresnenie datovania podľa udalostí, ktoré ovplyvnili ich spad do sedimentov: výbuch atómovej elektrárne v Černobyli v roku 1986 a skúšky jadrových zbraní v atmosfére v roku 1963.

Pre paleolimnologickú analýzu sa použili vrstvy zodpovedajúce približne posledným 200 rokmi.

Príkladom toho, ako sa dajú sledovať vplyvy acidifikačného stresu na tri kategórie tatranských jazier môže byť paleolimnologická štúdia Ladového, Vyšného Wahlenbergovho (obr. 38) a Starolesnianskeho plesa (KUBOVČÍK & BITUŠÍK 2006). Ako indikačná skupina boli použité v tomto prípade larvy pakomárov, ktorých hlavové kapsuly sa v sedimente dobre zachovávajú a dajú sa relatívne dobre determinovať.

Ladové pleso vo Veľkej Studenej doline patrí do kategórie jazier, ktoré neboli postihnuté v období vrcholiacej acidifikácie, čoho dôkazom bola nezmenená štruktúra zooplanktonu (FOTT et al. 1994). Stratigrafický záznam pakomárov odhalil druhovo chudobné, ale stabilné zoskupenie pakomárov (obr. 39). Napriek tomu vplyv kyslých depozícií sa prejavil aj v tomto jazere. Rad pozorovaní ukázal, že pri topení snehu dochádzalo k prudkému poklesu pH vody (KOPÁČEK & STUHLÍK 1994), čo mohlo nepriaznivo ovplyvňovať litorálne spoločenstvá aj neacidifikovaných jazier, zatiaľ čo profundálne spoločenstvá zostávali viac-menej bez zmien. Dôkazom takýchto acidifikačných udalostí bol zrejme pokles druhu *Pseudodiamesa nivosa*, ktorý sa začal už od začiatku 20. storočia a tiež prítomnosť acidofilného druhu *Zalutschia tatrlica* v 80. rokoch v živých vzorkách z litorálu tohto plesa (podobne bol nájdený v tomto období aj v litoráli neacidifikovaného Nižného Terianskeho plesa).

zvyšovanie množstva organickej hmoty, a teda aj potravných zdrojov, ako výsledok zvýšenej produktivity jazera. V sedimentoch ukladaných v tomto období tiež poklesol podiel reofilných a semiterestrických taxónov. Príčinou mohlo byť okyslenie prítoku a vysoká koncentrácia hliníka, ktorá redukovala počet druhov i jedincov. Na druhej strane mohla tento úbytok spôsobiť zmena klímy. Nižšie úhrny zrážok a zníženie prietoku mohli viesť k zriedkavejšiemu splachovaniu lotických a semiterestrických pakomárov do plesa a zvýšením teploty by sa dal vysvetliť nárast produktivity jazera.

Sedimentačný záznam z Nižného Terianskeho plesa patrí doteraz k najlepšie a najkomplexnejšie preštudovaným (ŠPORKA et al. 2002). Na vyhodnotenie zmien boli okrem zvyškov lariiev pakomárov použité aj ďalšie typy zástupných (tzv. proxy) dát zo sedimentov. Analyzoval sa obsah organickej hmoty v sedimentoch, kvalitatívne a kvantitatívne zmeny v zastúpení pigmentov, cýst žltohnedých rias a rozsievok. V tomto prípade sa paleolimnologické analýzy mohli oprieť o údaje o koncentrácii sférických uhlíkatých častíc (SCPs). Ide v podstate o sadze mikroskopickej veľkosti (rádovo μm) a guľovitého tvaru, ktoré vznikajú pri spaľovaní tuhých a tekutých fosílnych palív pri vysokých teplotách a nie je známe, že by vznikali pri nejakom prírodnom procese. Keďže sa dobre zachovávajú v sedimentoch jazier, stali sa vynikajúcimi indikátormi antropogénneho znečistenia ovzdušia. Aj keď ich koncentrácia nemusí vždy úzko korelovať s depozíciami iónov NO_3^- , SO_4^{2-} a NH_4^+ , ich zmeny v sedimentoch jednoznačne sledujú imisné trendy S a N pre oblasť strednej Európy (STUHLÍK et al. 2002). Sféricke uhlíkaté častice sa začali ukladať vo vrstvách sedimentov, ktoré zodpovedali rokom 1833–1857, teda v období priemyselnej revolúcie, čo je typické pre mnohé oblasti Európy. Čo ale typické nebolo, bol ich prudký nárast už v rokoch 1935–1940, teda asi o desaťrocie skôr, ako inde v Európe. Najvyššia koncentrácia uhlíkových častíc bola zaznamenaná na konci 70. rokov. Nižné Terianske pleso patrí k plesám s vysokou pufračnou kapacitou a nebolo acidifikované. Rekonštrukcia pH na základe zmien v zoskupeniach rozsievok odhalila len mierny pokles od starších (pH = 6,8) k mladším vrstvám sedimentov (pH = 6,6). Všetky použité biologické proxy dáta indikovali viac alebo menej výraznú zmenu v najmladších vrstvách sedimentu. Aj keď sa vplyv acidifikácie najmä na litorálne spoločenstvá nedal vylúčiť, zmeny v spoločenstvách boli zrejme reakciou na zmenu trofického stavu jazera spojeného so zmenami teploty. Ale toto je už téma ďalšej kapitoly.

Zotavovanie a obnova ekosystémov po acidifikácii

Zmeny chemizmu vôd tatranských jazier nastali začiatkom 90. rokov minulého storočia ako dôsledok podstatného zníženia emisií síry a dusíka v celej Európe. Narozdiel od západnej časti Európy, ktorá začala znižovať svoje emisie na základe medzinárodných dohovorov už v 70. rokoch, zásadná zmena vo vývoji emisií SO_2 a NO_x v stredoeurópskom priestore nastala až po roku 1989 ako výsledok politicko-ekonomických zmien.

Prakticky za jedno desaťrocie, v priebehu 90. rokov, došlo v Tatrách k poklesu depozície S o viac než 50 % oproti maximu v 80. rokoch. Súčasne sa znížila depozícia NO_3 o 30–35 % a depozícia NH_4 klesla na úroveň rokov 1900–1950 (KOPÁČEK et al. 2001). Tieto zmeny vyústili do globálneho zotavovania tohto územia z acidifikácie, ktoré svojim rozsahom patrí k najväčším medzi európskymi horskými celkami.

Pretože väčšina atmosférických depozícií SO_4^{2-} a zlúčením dusíka v Strednej Európe pochádzala z emisných zdrojov tejto oblasti, dalo by sa očakávať, že chemizmus jazier sa bude meniť vo veľmi úzkej závislosti a paralelne so znížením emisnej záťaže. Zmeny v chemizme boli naozaj rýchle, ale v mnohých prípadoch bol proces zotavovania pomalší, ako by sa dalo očakávať a niekedy sa zmeny neprejavili vôbec. Čo bolo príčinou toho, že intenzita zotavovania bola rôzna nielen medzi jazerami rôznych pohorí, ale aj v rámci jazier tej istej oblasti? Rôzna odpoveď jazier bola spôsobená vlastnosťami samotného jazera a jeho povodia.

Všeobecným príznakom zotavovania všetkých tatranských jazier bol výrazný pokles koncentrácie síranov a dusičnanov kompenzovaný poklesom koncentrácie bázičných kationov a hliníka a súčasne sa zvýšili hodnoty pH a alkalinita. Pokles koncentrácie síranov bol však v niektorých plesách nižší než by to zodpovedalo ich výraznej redukcii v ovzduší. Toto spomalenie spôsobilo uvoľňovanie síranu z pôdy v povodiach, kde sa hromadili v priebehu acidifikácie (KOPÁČEK et al. 2002). Pôdy pôsobili ako pasca na síran, zdržiavali ho a len pomaly uvoľňovali, takže vody jazier s povodiami s dobre vyvinutými pôdami sa okysľovali pomalšie než by to zodpovedalo nárastu emisií. Naopak jazerá s povodím tvoreným prevažne skalami a s malou zásobou pôd sa acidifikovali rýchlo, ale aj proces ich zotavovania prebiehal rýchlejšie. Zmena koncentrácie anorganického dusíka, predovšetkým dusičnanov, ako reakcie na pokles emisií nie je, na rozdiel od síranu, zreteľná vo všetkých typoch jazier. Typ povodia a rozvoj jeho pôd aj v tomto prípade zohráva dôležitú úlohu. Zvýšený prísun dusíka počas acidifikácie spôsobil, že jeho množstvo v pôdach prekročilo úroveň, ktorú dokážu spotrebovať rastliny a mikroorganizmy. Pôdy sa takto nasycujú (saturujú) dusíkom a v tejto fáze začne nespotrebovaný dusík hlavne vo forme dusičnanov odtekať z povodia do jazier. Saturácia dusíkom a vysoká koncentrácia NO_3 v povodiach nad pásmom lesa bola v Tatrách vyššia než napr. v Alpách alebo Pyrenejach. Tento proces sa najviac prejavil v jazerách so skalnatými povodiami, kde sa málo vyvinuté pôdy rýchlo saturevali dusíkom a jeho odtok naďalej pretrváva (STUHLÍK et al. 2006). Naopak, nízke koncentrácie NO_3 v jazerách lesného pásma (napr. Jamské pleso) svedčia o tom, že dobre vyvinuté pôdy a vegetácia doteraz vždy stačili využiť všetok dodaný dusík. Mierny klesajúci a nepreukazný trend koncentrácie NO_3 v jazerách s vysokým obsahom celkového fosforu (Starolesnianske pleso) sa dáva do súvislosti so zložitou dynamikou dusičnanov v rámci biochemických procesov v jazere (KOPÁČEK et al. 2002).

Zlepšenie kvality vody sa stalo základom pre obnovu biotickej zložky jazerných ekosystémov. Proces biologickej obnovy, ktorý je chápaný ako návrat pôvodných druhov, je však oveľa zložitejší než chemické zotavovanie. Na rozdiel od zmien chemizmu nie je biologická obnova identifikovateľná vo všetkých jazerách. Ukazuje sa, že proces biologickej obnovy nie je kontrolovaný len zvýšením pH vody a znížením koncentrácie toxického hliníka, ale je výsledkom zložitých procesov prebiehajúcich nielen v jazere samotnom, ale aj v systéme jazero – povodie. Tieto procesy ovplyvňujú primárnu produkciu, teda trofický status jazier a ešte stále môžu spôsobovať epizodické acidifikačné udalosti, čo spomaľuje biologickú obnovu. Navyše, zotavovanie jazerných ekosystémov môže byť komplikované sprievodnými javmi globálnej klimatickej zmeny. Zmeny počasie a klímy majú na chemizmus jazier zásadný vplyv a zmeny klímy často zastierajú priebeh zotavovania. V neposlednom rade závisí rozsah a rýchlosť obnovy spoločenstiev

od ekologických nárokov druhov a ich schopnosti znovu osídliť pôvodné biotopy. Vnútrodrohové a medzidrohové vzťahy sa kombinujú s pôsobením faktorov prostredia a často vytvárajú nečakané synergické efekty. Preto je proces biologickej obnovy zle čitateľný a jeho smerovanie ťažko predvídateľné. Pochopiť a správne interpretovať takéto zložité procesy je možné len vtedy, ak je známy predacidifikačný stav a ak sú k dispozícii údaje z dlhodobého výskumu. Našťastie sledovanie procesu biologickej obnovy tatranských plies mohlo stavať na takomto type údajov, hoci ich kvalita nebola pre všetky jazerá a pre všetky skupiny organizmov rovnaká.

Na príklade obnovy zooplanktonu je dobre vidieť, že výsledné trajektórie obnovy sú ovplyvňované jednak zložitými biochemickými procesmi v jazerách, jednak trofickými vzťahmi medzi populáciami. Zlepšenie kvality vody je, samozrejme, nevyhnutným predpokladom návratu citlivých druhov, ale o tom, či sa druh vráti a kedy sa vráti, rozhoduje aj to, či sú v blízkosti zdroje populácie a aké sú schopnosti druhu šíriť sa.

Po výraznejších zmenách chemizmu zaznamenaných začiatkom 90. rokov sa prvé príznaky biologickej obnovy tatranských jazier zaregistrovali zhruba s 5 až 10 ročným oneskorením. V acidifikovaných plesách zvýšenie hodnoty pH nad 6,0 viedlo k poklesu koncentrácie reaktívneho hliníka vo vode, ktorý dovtedy viazal fosfor a znemožňoval jeho využitie primárnymi producentmi. Blokácia fosforu už nebola taká výrazná a to viedlo k zvýšeniu primárnej produkcie jazera. Aj laik by iste spozoroval, že niektoré jazerá nie sú už také priezračné ako pred 10–15 rokmi. Koncentrácia chlorofylu-*a*, ako miery biomasy fytoplanktonu, sa tu oproti roku 1993 zvýšila trojnásobne. V roku 2001 bol úplný návrat pôvodných druhov zooplanktonu pozorovaný len v troch (Vyšné Wahlenbergovo, Capie, Zadni Staw Polski) zo skupiny jedenástich, predtým acidifikovaných plies a v troch ďalších (Batizovské, Velké Žabie a Prostředné Spišské) sa zistili len čiastočné znaky obnovy. V silne acidifikovaných jazerách sa zvýšenie hodnôt pH nad 5,0 takisto prejavilo poklesom koncentrácie toxického hliníka. Ďalšie biochemické procesy však neboli vo všetkých jazerách tejto kategórie jednoznačné. V Starolesnianskom plese poklesla koncentrácia fosforu a znížila sa aj koncentrácia rozpusteného organického uhlíka a jazero sa stalo menej úživné, oligotrofizovalo sa. Tento jav počas zotavovania z acidifikácie je celkom výnimočný nielen v rámci ďalších tatranských jazier tejto kategórie (napr. Slavkovské pleso, Wyzni Mnichowy Stawek IX), ale aj všeobecne jazier severnej pologule a jeho biochemická podstata nie je jasná (STUCHLÍK et al. 2012). Dôsledkom oligotrofizácie Starolesnianskeho plesa bol pokles biomasy fytoplanktonu, čo viedlo k opätovnému vymiznutiu perloočky *Ceriodaphnia quadrangula*, ktorá sa v plese objavila v roku 2000.

Rozdiely v rozsahu obnovy zooplanktonu ovplyvňovali (a naďalej ovplyvňujú) aj rôzne ekologické nároky jednotlivých druhov. Napríklad, obnovenie stabilizovanej populácie perloočky *Daphnia pulicaria* znemožňuje to, že druh nie je schopný tolerovať dlhodobo nízke koncentrácie potravy (fytoplanktonu), čo je stav typický pre niektoré, predtým acidifikované, plesá. Naproti tomu, druhy veslonôžok *Arctodiaptomus alpinus* a *Cyclops abyssorum tatricus* v týchto podmienkach prežívajú a tvoria základ obnovených spoločenstiev, v ktorých však stále chýba predtým dominantný druh *Daphnia pulicaria*.

Detailná analýza diapauzujúcich efipiálnych vajícok perloočiek *Daphnia pulicaria* odobratých zo sedimentov šiestich plies (Nižné Temnosmrečinské, Nižné Terianske, Ladové vo Veľkej Studenej doline, Czarny Staw Polski a Długi Staw Gasienicowy)

ukázala, že pravdepodobnosť obnovy pôvodných populácií z takýchto vajícok je veľmi malá (MARKOVÁ et al. 2006). Repatriácia druhu do jazier, z ktorých počas acidifikácie vymizol, je možná len pasívnym prenosom z plies, kde sa doteraz vyskytuje. Najpravdepodobnejší je transfer práve efípiálnych vajícok na tele kačíc (*Anas platyrhynchos*), ktoré najmä medzi nižšie položenými plesami bežne preletujú a dokonca pri niektorých aj hniezdia. Aj nelietajúce mláďatá môžu prechádzať z jedného plesa do druhého a prekonávať prevýšenie aj 100 metrov (KOCIAN et al. 2010). Tento spôsob šírenia druhu medzi plesami však nebol sledovaný.

Dôkazy o obnove fytoplanktónu v tatranských plesách sú ešte stále ojedinelé. NE-DBALOVÁ et al. (2006) zistili zmeny v druhovom zložení a významný nárast biomasy fytoplanktónu v Ladovom plese vo Veľkej Studenej doline, keď porovnávali svoje údaje z rokov 2000–2001 s rokmi 1990–1991. Pleso síce nebolo acidifikované, napriek tomu však podliehalo epizodickým acidifikačným udalostiam počas topenia snehu a ľadu, keď pH klesalo najmä v litorálnej zóne. Tento fenomén, známy viac z horských potokov než z jazier, pôsobil aj v neacidifikovaných tatranských jazerách počas acidifikácie celkom bežne a ovplyvňoval litorálnu biotu. Osobitne výrazne sa to prejavovalo v jazerách bez odtoku, kde okyslené vody z topiaceho sa snehu a ľadu nemali možnosť z jazera bezprostredne odteciť.

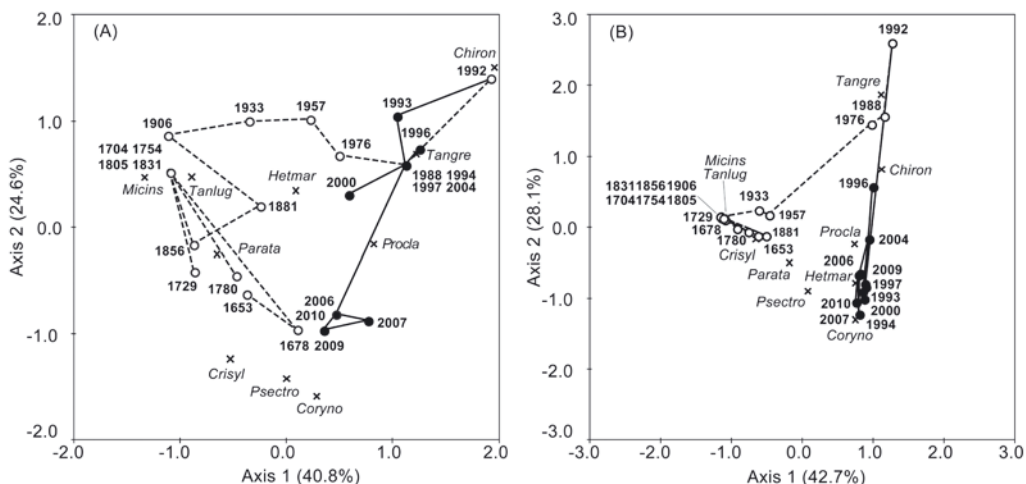
V porovnaní so zooplanktonom sú znaky obnovy bentickej makrofauny menej jasné a dosť nejednoznačné. Problémom je, že nie je k dispozícii dostatok starších údajov, takže nemáme spoľahlivú predstavu o tom, ako vyzerali spoločenstvá v predacidifikačnom období, nevieme tiež ako boli postihnuté niektoré skupiny zmenami chemizmu vody počas acidifikácie. Preto sa na sledovanie obnovy vybrali len plesá, z ktorých sú k dispozícii údaje o makrozoobentose z 80. a 90. rokov minulého storočia a z troch až štyroch odberových sezón v prvej dekáde 2000. Vzhľadom k najväčším zmenám v chemizme, najrozsiahlejšie zmeny v štruktúre bentickej fauny sa predpokladali v plesách, ktoré boli v rôznej miere postihnuté acidifikáciou. Výsledky ukázali, že fauna predtým silne acidifikovaných plies zostáva, napriek niektorým zmenám (pozri ďalej) stabilná. Na základe údajov z rokov 2000–2001 sa poukazovalo na to, že zoskupenia pakomárov v týchto plesách sú druhovo relatívne chudobné a indikujú ich druhy *Zalutschia tatrlica* a *Tanytarsus gregarius* (BITUŠÍK et al. 2006). Extrémny chemizmus týchto jazier selektoval „azonálne zoskupenia“ s podobným druhovým zložením bez ohľadu na nadmorskú výšku jazera. Výsledky z rokov 2007 a 2009 túto schému potvrdili (IAROŠOVÁ 2011). Výnimkou je Malé Batizovské pleso, ktoré patrilo takisto do tejto kategórie jazier, o jeho bentickej faune však chýbali údaje z minulosti. Už v roku 2000 tu bol zaznamenaný pakomár *Paratanytarsus austriacus*, čo signalizovalo, že pleso nemôže byť silne acidifikované (GELIENOVÁ 2011) Nález ploskule *Crenobia alpina* a podenky *Ameletus inopinatus* v roku 2009 by mal byť tiež považovaný za signál výraznej zmeny. Oba druhy sa totiž považujú za významných indikátorov neacidifikovaných podmienok. Prenikanie už spomenutého druhu *Paratanytarsus austriacus* aj do ďalších, predtým silne acidifikovaných jazier (Vyšné Sesterské, Starolesnianske) by mohlo znamenať zlepšenie podmienok. Zdá sa však, že druh je v súčasnosti v Tatrách na postupe a šíri sa aj do neacidifikovaných plies, v ktorých predtým nebol zaznamenaný.

V rámci kategórie v minulosti acidifikovaných plies sa určite najrozsiahlejšia obnova bentickej fauny odohrala vo Vyšnom Wahlenbergovom plese. V rokoch 2000–2001 tu

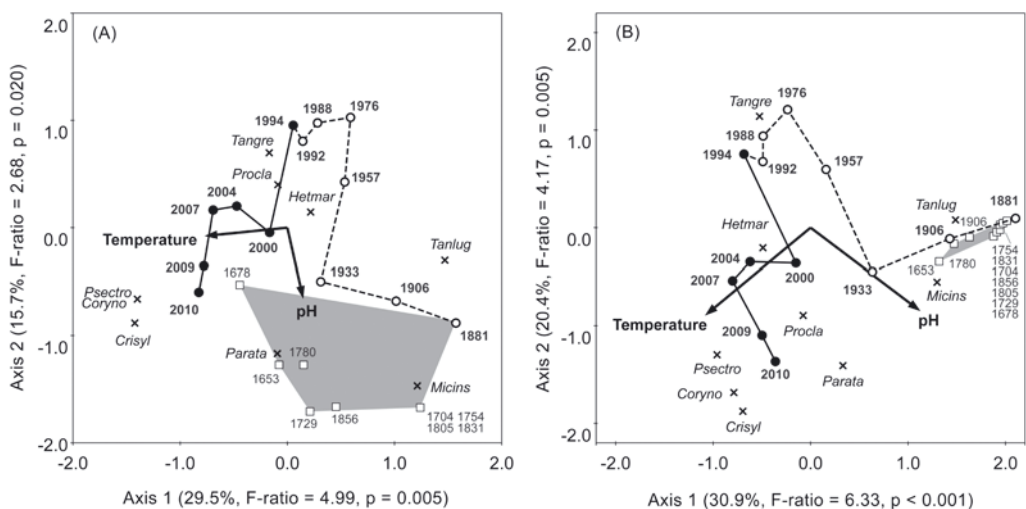
bolo zaznamenané druhovo bohaté litorálne spoločenstvo, v ktorom nechýbali acidofóbné druhy *Crenobia alpina* a *Capnia vidua* (KRNO et al. 2006, ČIAMPOROVÁ-ZAŤOVIČOVÁ et al. 2010). V ostatných plesách nie sú signály obnovy také zreteľné. V Prostrednom Sivom a Batizovskom plese sa v roku 2009 potvrdil výskyt *Micropsectra radialis*, čo by sa mohlo považovať za indikáciu obnovy, aj keď vieme, že tento druh nevymizol celkom ani z acidifikovaných jazier počas vrcholiacej acidifikácie, len znížil svoju početnosť. Na druhej strane však môžeme predpokladať, že jeho prítomnosť v litorále vysoko položených plies je reakciou na zmiernenie acidifikačného stresu, ktorému bola vystavená litorálna zóna jazier. Tento druh bol v období 2000–2009 zaznamenaný pravidelne aj v litorále acidifikovaných plies na poľskej strane Tatier (Zadni a Długi Staw Gąsienicowy), dokonca spoločne s *Crenobia alpina*, čo by mohlo indikovať zlepšenie stavu.

Opatrnosť pri interpretácii údajov súvisiacich s biologickou obnovou je namieste. Dynamika spoločenstiev horských jazier je kontrolovaná viac faktormi prostredia než faktormi pôsobiacimi na úrovni populácií a spoločenstiev. Dôsledkom sú výrazné medziročné rozdiely v počte zaznamenaných druhov, aj ich početnosti. Preto je problematické vysvetliť zmeny v spoločenstvách (a neplatí to len pre makrozoobentos) v dlhšom časovom období. Výskyt mnohých druhov sa nedoloží bežnými odberovými metódami a navyše v ročných intervaloch buď preto, že sa vyskytujú v nízkej početnosti alebo je ich výskyt v substráte ostrovčekovitý. Preto je ťažko zhodnotiť, či sa nejaký druh v určitom roku v jazere skutočne nevyskytoval alebo sa odberom nezachytil pre jeho momentálne nízku početnosť.

Aby bolo možné takéto zmeny v štruktúre spoločenstiev vyhodnotiť čo najobjektívnejšie, je potrebné mať k dispozícii čo najdlhší časový rad údajov. Dobrým príkladom môže byť detailná štúdia vývoja spoločenstiev pakomárov v silne acidifikovanom Starolesnianskom plese. Na vyhodnotenie rozsahu obnovy bola použitá kombinácia paleolimnologických a neolimnologických metód (SVITOK et al., in prep.). Stratigrafický záznam zvyškov lariev zachytával obdobie trvajúce približne 350 rokov a končil sa v roku 1993, keď bola vzorka sedimentu odobraná (obr. 41). Na tieto paleolimnologické informácie nadviazali údaje získavané odbermi živých lariev z litorálu jazera v rokoch 1993, 1994, 1996, 1997, 2000, 2004, 2006, 2007, 2009 a 2010. Starolesnianske pleso vykazovalo typický trend chemického zotavovania, aký bol pozorovaný u tatranských jazier. Hodnoty pH sa postupne zvyšovali od ich minima 4,5–4,8 v 80. rokoch na približne 5,6 v roku 2010, obnovil sa uhličitanový pufráčný systém a hodnoty anorganického hliníka klesli pod 10 µg na liter. Spoločenstvo sa stalo druhovo bohatšie, znova sa objavili *Paratanytarsus austriacus*, *Corynoneura scutellata* group, *Cricotopus sylvestris* group a *Psectrocladius limbatellus* group (larvy pakomárov nie je väčšinou možné identifikovať na druhovú úroveň, preto sa zaraďujú do skupín morfológicky identických druhov). Jeho zloženie sa však stále odlišuje od toho, ktoré jazero osídľovalo do začiatku 20. storočia. V spoločenstve stále chýba *Tanytarsus lugens* group (takmer s istotou ide o druh *Tanytarsus bathophilus*, ktorý sa ako jediný zo skupiny *lugens* vyskytuje v tatranských jazerách), a to ja napriek tomu, že chemizmus jazera zodpovedá úrovni pred rokom 1950. Čo môže byť príčinou takeého spomalenia obnovy pôvodného spoločenstva? Lietajúce imága pakomárov majú výbornú schopnosť šíriť sa a obyčajne patria medzi prvých kolonizátorov obnovených biotopov. Zdrojové populácie druhu *Tanytarsus bathophilus* ležia priamo vo Veľkej Studenej doline a najbližšie sú vzdialené zhruba 0,5 km od Starolesnianskeho



Obr. 41 Historický vývoj spoločenstva pakomárov v Starolesnianskom plese: grafické znázornenie korešpondenčnej analýzy (CA) založenej na binárnych údajoch (prítomnosť/ neprítomnosť druhu) (A) a relatívnej abundancii (B). Prerušovaná a plná čiara spájajúce centroidy subfosilných (○), resp. recentných vzoriek (●) ukazujú trajektóriu spoločenstva v čase. Centroidy druhov sú označené krížikom (x). Percento vysvetlenej variability každou osou je uvedené v zátvorke (vysvetlivky skratiek: *Proh* – *Procladius* (*Holotanytus*) sp., *Cory scu* – *Corynoneura scutellata* group, *Cric syl* – *Cricotopus* (*Isocladius*) *sylvestris* group, *Hete mar* – *Heterotrissocladius marcidus*, *Psecglim* – *Psectrocladius limbatellus* group, *Chirind* – *Chironomus* sp., *Part aus* – *Paratanytarsus austriacus*, *Tany gre* – *Tanytarsus gregarius*, *Tany lug* – *Tanytarsus lugens* group, *Micr ins* – *Micropsectra insignilobus*-type) (Svitok et al., in prep.)



Obr. 42 Historický vývoj spoločenstva pakomárov v Starolesnianskom plese: grafické znázornenie kanonickej korešpondenčnej analýzy (CCA) založenej na kvalitatívnych údajoch (prítomnosť/ neprítomnosť druhu) (A) a relatívnej abundancii (B). Prerušovaná a plná čiara spájajúce centroidy subfosilných (○), resp. recentných vzoriek (●) ukazujú trajektóriu spoločenstva v čase. Do ordinácie je premietnutých aj 9 pasívnych vzoriek (□), ku ktorým neboli k dispozícii environmentálne dáta. Tieňované štvoruholníky obsahujú vzorky z predindustriálneho obdobia. Centroidy druhov sú označené krížikom (x). Percento vysvetlenej variability každou osou je uvedené v zátvorke (vysvetlivky skratiek ako na obr. 41) (Svitok et al., in prep.)

plesa. Je teda málo pravdepodobné, že by druhu niečo bránilo znovu ho kolonizovať. Prečo sa teda už neobnovila stabilná populácia? Okruh príčin môže byť dvojaký. Je možné, že chemické zloženie vody druhu ešte stále nevyhovuje. Údaje o chemizme vody pochádzajú z jesenných meraní, nie z celého roka, a tak nemôžu nezachytiť sezónne výkyvy pH a koncentrácie hliníka zapríčinené vtekaním okyslenej vody z povodia pri topení snehu a búrkach. Takéto udalosti v súčasnosti ovplyvňujú kvalitu vody oveľa výraznejšie než v minulosti, keďže pôdy majú nižší obsah bázických kationov a sú saturované dusíkom. Epizodický pokles pH môže negatívne ovplyvňovať acidosenzitívne druhy a spomaľovať proces ich návratu a to, samozrejme, neplatí len pre tento konkrétny prípad. Je však tiež možné, že sa tu uplatňujú tiež biotické faktory. Ekologickú niku uvoľnenú larvami zo skupiny *Tanytarsus lugens* obsadili už na niekoľko desaťročí larvy *Tanytarsus gregarius*. Oba druhy využívajú tie isté potravné zdroje a je nanajvýš pravdepodobné, že medzi nimi existuje oveľa vyššia konkurencia než medzi ostatnými druhmi v spoločenstve. Je známe, že takéto interakcie medzi „starousadlíkmi“ a prichádzajúcimi druhmi spomaľujú alebo dokonca bránia biologickej obnove.

Významným zistením však bolo, že okrem zmien pH je viac ako 20 % variability v zložení spoločenstiev pakomárov zapríčinených zmenami teploty. Predovšetkým zvýšenie podielu *Corynoneura scutellata* group a *Psectrocladius limbatellus* group nielen v súčasnosti, ale aj v období medzi rokmi 1781–2010, ku ktorému bol modelovaný trend teplôt vzduchu, je v pozitívnom vzťahu k nárastom teploty (obr. 42). Predpokladaná globálna zmena teploty môže teda významne ovplyvňovať výsledný efekt biologickej obnovy a je celkom reálne, že spoločenstvo nedosiahne pôvodný stav, ale obnoví sa v odlišnej štruktúre.

Proces zotavovania z acidifikačného stresu zostáva aj v súčasnosti dominantným procesom ovplyvňujúcim ekosystémy jazier na územiach postihnutých acidifikáciou. Napriek tomu, že od obdobia vyvrcholenia acidifikácie uplynulo viac ako 20 rokov, chemické zotavovanie a obnova spoločenstiev tatranských jazier nie je ukončená a intenzita jej priebehu je rôzna. Ďalšie roky predstavujú unikátnu a v budúcnosti pravdepodobne už neopakovateľnú príležitosť študovať tieto procesy obnovy a prognózovať ich ďalší vývoj. Pretože sa jedná o jeden z najviac postihnutých alpínskych ekosystémov v Európe, ide tiež o výnimočnú možnosť aj z medzinárodného aspektu.

Klimatická zmena a jej možné následky

Globálna zmena klímy so svojimi závažnými ekologickými a sociálno-ekonomickými dôsledkami je jedným z najviac diskutovaných problémov dneška. Súčasná klíma sa mení náhle a zrejme rýchlejšim tempom než kedykoľvek za posledných 10 000 rokov. Zvlášť výrazne sa tieto zmeny prejavujú v alpínskych a arktických ekosystémoch sveta, kde v posledných desaťročiach stúpila teplota vzduchu v priemere o 1,5–2 °C, zatiaľ čo priemerná globálna teplota stúpila približne o 0,5 °C. Klimatické modely (General Circulation Climate Models) predpokladajú postupné otepľovanie hlavne v alpínskych a severských oblastiach. Územia vo vysokých nadmorských výškach a zemepisných šírkach prešli po zaľadnení najväčšími klimatickými i ekologickými zmenami a predpokladá sa, že by mali byť veľmi citlivé na otepľovanie klímy. Ako už bolo spomenuté vyššie,

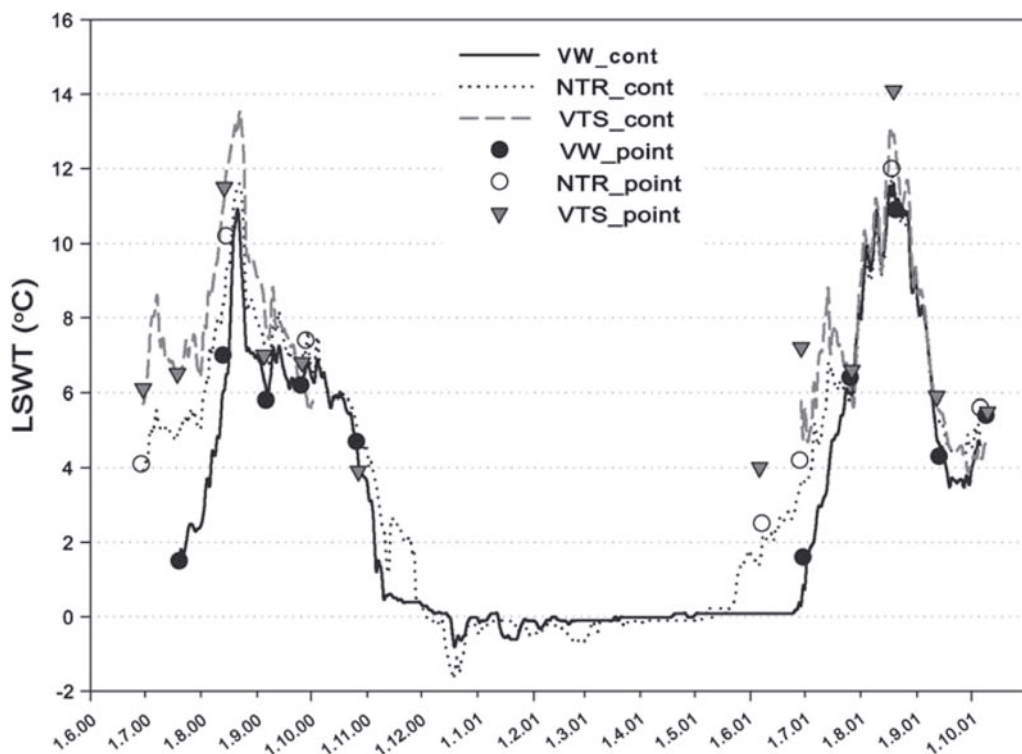
intenzívne štúdium arktických a alpínskych jazier v posledných desaťročiach odhalilo ich vysokú citlivosť voči takému globálnemu efektu akým je znečistenie atmosféry. Rovnako citlivo však reagujú aj na vplyvy meniacej sa klímy. Podnebie ovplyvňuje tak fyzikálne (napr. teplota vody, výpar, ľadová pokrývka) a chemické (pH), ako aj ekologické (dynamika ekosystému) charakteristiky jazier, a to priamo, ako aj nepriamo a zohráva tak veľmi dôležitú úlohu v histórii vývoja jazier. Merané dáta naznačujú, že zmeny klímy môžu byť výraznejšie vo vyšších nadmorských výškach než v nižších polohách. Preto sa jazerá ležiace nad hranicou lesa považujú za mimoriadne citlivé senzory klimatických výkyvov.

Hlavným riadiacim faktorom života v horách je gradient zmien teploty súvisiaci s nadmorskou výškou. Tento výškovo-teplotný gradient má na horskú biotu celý rad priamych a nepriamych účinkov. Povrchová teplota jazernej vody veľmi úzko súvisí s teplotou vzduchu, a tak akákoľvek jej zmena ovplyvní dĺžku zamrznutia a dobu trvania snehovej pokrývky. Zvlášť v jazerách vo výškach 1 500–2 000 metrov majú takéto zmeny veľmi výrazný dopad na biologické a chemické procesy a tieto efekty sa prejavujú už pri pomerne malých rozdieloch nadmorskej výšky.

V rámci projektu s akronymom EMERGE (European Mountain Lake Ecosystems: Regionalisation, Diagnostics, Socio-economic Evaluation), podporovaného Európskou úniou, bol vytvorený koncept tzv. gradientových jazier, v ktorom jazerá situované v rôznych nadmorských výškach reprezentovali prirodzený klimatický gradient a slúžili ako model na pochopenie ekologických dopadov klimatickej zmeny a predikciu budúceho vývoja jazerných systémov. Pozornosť bola v tejto časti projektu sústredená predovšetkým na bentickú faunu, ktorá je adaptovaná na život pri nízkych teplotách a citlivo reaguje čo i len na malé zmeny prostredia, ako to bolo dokázané viacerými štúdiami z európskych horských jazier. Napriek istej podobnosti (spoločné druhy), má jazerná fauna jednotlivých európskych horstiev svoje osobité črty, a teda aj jej reakcie na výškovo-teplotný gradient nie sú uniformné (FJELLHEIM et al. 2010). Preto sa zdôrazňovala potreba poznania regionálnej fauny, aby bolo možné pochopiť procesy vyvolané zmenami klímy v širšom geografickom kontexte.

Gradientové jazerá boli vyberané tak, aby sa minimalizovali geologické, chemické a morfológické rozdiely a naopak, aby boli zdôraznené rozdiely v nadmorskej výške a tým aj v ich teplotnom režime. Mali byť situované nad prirodzenou hranicou lesa danej oblasti a podľa možnosti v tom istom povodí. Poslednú podmienku však v podmienkach Tatier nebolo možné dodržať, pretože v žiadnej doline neležia najmenej tri jazerá, ktoré by spĺňali uvedené kritériá. Napokon boli vybrané tri plesá veľmi podobnej morfometrie s výškovým rozdielom medzi nimi približne 200 m: Vyšné Temnosmrečinské (1725 m), Nižné Terianske (1940 m) a Vyšné Wahlenbergovo pleso (2 175 m).

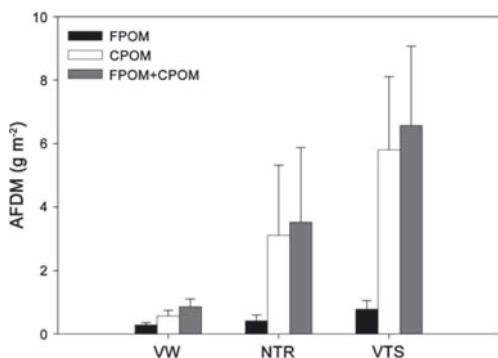
Cieľom štúdie gradientových jazier bolo zistiť rozdiely v štruktúre bentických spoločenstiev pozdĺž výškového gradientu a identifikovať druhy, resp. zoskupenia druhov, ktoré by najlepšie indikovali klimatické zmeny a na ktorých by bolo možné postaviť budúci monitoring tatranských jazier. Súčasne sa vyhodnotili teplotné charakteristiky všetkých plies a množstvo nerozpustenej organickej hmoty uloženéj v litoráli, ktorá je jedným z potravných zdrojov pre bentickú faunu (ČIAMPOROVÁ-ZAŤOVIČOVÁ et al. 2010). Výnimočnosť tejto, ale aj ďalšej štúdie (HAMERLÍK & BITUŠÍK 2009) je v tom, že je založená na kvantitatívnych odberoch litorálnej fauny v mesačných intervaloch počas



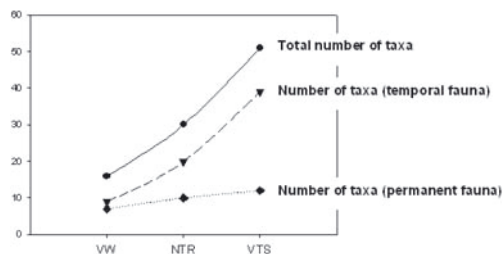
Obr. 43 Teploty povrchovej vrstvy vody (LSWT) troch gradientových jazier (VW – Vyšné Wahlenbergovo, NTR – Nižné Terianske, VTS – Vyšné Temnosmrečinské pleso). Líniami sú vyznačené kontinuálne merania pomocou termistorov od júna 2000 do októbra 2001, symbolmi bodové merania ortuťovým teplomerom. Priemerná teplota (údaje sú usporiadané v poradí VW – NTR – VTS): 6,1 → 7,2 → 8,0; najvyššej priemerná denná teplota: 11,6 → 11,8 → 13,5; dĺžka trvania ľadovej pokrývky: 205 → 185 → 160 dní; dĺžka obdobia bez ľadu: 161 → 181 → 206 dní (ČIAMPOROVÁ-ZAŤOVIČOVÁ et al. 2010)

dvoch vegetačných sezón. Zvyčajne sa totiž kvôli zlej dostupnosti a nepriaznivým klimatickým podmienkam zber obmedzuje na 1–2 kvalitatívne vzorky počas sezóny.

Výsledky kontinuálneho merania povrchovej vrstvy vody pomocou termistorov ukázali zhodnú schému priebehu teplôt počas roka, avšak s rozdielmi, ktoré súvisia s pozíciou jazier na výškovom gradiente (obr. 43). Sezónne zmeny teploty veľmi dobre korešpondovali s údajmi nameranými v severských i alpských jazerách, ale napokon aj v ďalších jazerách Tatier (ŠPORKA et al. 2006). Celkovo väčšie rozdiely v jednotlivých charakteristikách boli zaznamenané medzi subalpínskym Vyšným Temnosmrečinským a oboma alpínskymi plesami. Fyzikálne a chemické procesy, s ktorými súvisí život horských jazier, je priamo alebo nepriamo kontrolovaný celým radom klimatických faktorov, ale dĺžka obdobia, kedy je jazero pokryté ľadom a snehom zohráva kľúčovú úlohu. Ovplyvňuje rozsah spotreby kyslíka, rozptyl živín zo sedimentov, časovanie miešania (cirkulácie) vody počas obdobia bez ľadu a má tak dopad na biologické procesy v jazere. Toto obdobie by sa tiež mohlo označovať ako bioklimatický výškový gradient vzhľadom na jeho zmeny pozdĺž nadmorskej výšky. Paneurópska štúdia na súbore 235 odľahlých jazier odhalila, že 190 dní trvajúce obdobie zamrznutia jazera predstavuje jeden zo štyroch kľúčových ekologických prahov pre biotu jazier (CATALAN et al. 2009). Zmeny



Obr. 44 Priemerné hodnoty a štandardná odchýlka množstva bezpopolovej sušiny (AFDM) nerozpustnej organickej hmoty na m² litorálu troch gradientových plies. Údaje sú z roku 2001. (CPOM – hrubá organická hmota >1 mm; FPOM časť jemnej frakcie organickej hmoty 0,5–1 mm; vysvetlivky skratiek názvov plies ako na obr. 43) (ČIAMPOROVÁ-ZAŤOVIČOVÁ et al. 2010)



Obr. 45 Porovnanie počtu druhov, resp. taxónov celej litorálnej fauny, jej permanentnej (non-insect taxa) zložky a temporálnej zložky (insect taxa) gradientových jazier. Vysvetlivky skratiek názvov plies ako na obr. 43. (ČIAMPOROVÁ-ZAŤOVIČOVÁ et al. 2010)

spoločenstiev sú najvýraznejšie pod a nad týmto ekologickým prahom. Stojí za povšimnutie, že rozdiel v trvaní zamrznutia medzi najvyššie a najnižšie položeným gradientovým jazerom bol 45 dní, ale aj to, že dĺžka zamrznutia Nižného Terianskeho plesa je zhruba na úrovni ekologického prahu.

Zdrojom nerozpustnej organickej hmoty v horských jazerách je pôda a terestrická vegetácia. Iste teda neprekvapí, že množstvo tak hrubej (hlavne listy tráv, ihličie a šišky kosodreviny), ako aj jemnej frakcie (amorfné častice) organickej hmoty v gradientových jazerách klesalo s narastajúcou nadmorskou výškou ako dôsledok rozdielov v ich povodiach. A opäť, subalpínske pleso sa od oboch alpínskych líšilo aj významne vyšším množstvom oboch veľkostných frakcií organickej hmoty (obr. 44).

Druhové, resp. taxonomické bohatstvo a početnosť litorálnej bentickej fauny bolo celkovo nízke, čo zodpovedá extrémnym podmienkam prostredia týchto jazier, ktoré je schopné tolerovať len obmedzený počet druhov. S narastajúcou nadmorskou výškou klesal počet druhov, vyšších taxónov a diverzita ako odraz zhoršujúcich sa podmienok, čo bolo v zhode so schémou identifikovanou aj v iných horských oblastiach. Najnižšia početnosť litorálnej fauny v Nižnom Terianskom plesu však bola neočakávaná a jej príčiny nie sú jasné. Keď sa vyhodnotili biotické parametre pre permanentnú (tvorenú hlavne máloštetinavcami) a temporálnu zložku fauny (vodný hmyz) osobitne, ukázalo sa, že permanentná fauna reaguje na zmeny prostredia veľmi nevýrazne. Ukázalo sa totiž, že zloženie permanentnej fauny je vo všetkých troch plesách takmer rovnaké. Druhové bohatstvo vodného hmyzu sa znižovalo s narastajúcou nadmorskou výškou, rozdiely medzi plesami boli štatisticky významné, pričom najväčší rozdiel bol medzi faunou subalpínskeho plesa a oboma alpínskymi plesami (obr. 45).

Zastúpenie trofických skupín nevykazovalo žiadny trend pozdĺž výškového gradientu. Zberače jemného detritu (larvy pakomárov a máloštetinavce) výrazne dominovali v litoráloch všetkých jazier. V najnižšie položenom plesu bol zaznamenaný vyšší podiel druhov zoškrabujúcich nárostové riasy. Dlhšou dostupnosťou svetla (skoršie

roztopenie ľadu) a vyšší prísun živín by mal podporovať rozvoj litorálnych bentických rias a tým aj početnosť ich konzumentov, tento vzťah však nebol študovaný.

Aké zmeny by teda mohli postihnúť litorálnu faunu tatranských plies za predpokladu, že sa zmení, podľa predpokladov zvýši, teplota vzduchu a následne aj vody? Je zrejmé, že fauna hmyzu by bola touto zmenou postihnutá viac, ako fauna permanentná. V teplejšej vode sú ektotermné (studenokrvné) živočíchy schopné rýchlejšie dokončiť svoj vývin. Larvy rýchlejšie rastú, dospievajú a menia sa na dospelý hmyz a ten po opustení vody lepšie prežíva a rozširuje sa pri vyšších teplotách vzduchu. Dá sa predpokladať, že pre mnohé, teplomilnejšie druhy z vôd pod hranicou lesa sa vytvoria priaznivé podmienky aj v alpínskych plesách, prinajmenšom v tých, ktoré sú situované vo výškach pod 2 000 m. Ich prienikom sa zvýši lokálna, tzv. alfa biodiverzita litorálnej fauny. Na druhej strane sa však dá očakávať vyhynutie chladnomilných druhov predovšetkým v plytkých plesách, zatiaľ čo v hlbokých plesách by niektoré druhy mohli aj naďalej prežívať vo väčších hĺbkach, kde by odolali konkurencii nových druhov. Pokiaľ by došlo k vyhynutiu niektorých druhov, malo by to za následok zníženie celkovej, tzv. gama biodiverzity územia. Nepriamy vplyv na bentické bezstavovce by sa mohol prejaviť prostredníctvom zmien množstva a kvality potravných zdrojov. Vrstva ľadu na jazere, navyše pokrytá snehom, znižuje dostupnosť svetla a nedovoľuje rozvoj rias. Skoršie roztopenie ľadu a neskoršie zamrznutie jazera, teda predĺženie sezóny bez ľadovej pokrývky, by zapríčinilo väčší rozvoj rias, predovšetkým rozsievok, v litorálnej zóne a tým aj viac potravy pre konzumentov, ktoré sa nimi prednostne živia. Dá sa teda predpokladať, že podiel zoškrabávačov bentických rias v spoločenstve by sa zvýšil, čo by viedlo k reštrukturalizácii potravných gíld litorálneho makrozoobentosu. Štúdium litorálnej bentickej fauny gradientových jazier zdôraznilo význam pakomárov (Chironomidae) a potočníkov (Trichoptera), ktoré by mohli, či mali byť, využívané ako vlajkové skupiny indikátorov pre hodnotenie klimatických zmien v horských oblastiach.

Pakomáre sú dominantnou zložkou jazerných ekosystémov s ohľadom na počet druhov, ale ich larvy často prevládajú nad ostatnými skupinami aj svojou početnosťou. Ich detailný výskum v gradientových jazierach (HAMERLÍK & BITUŠÍK 2009) mal dať odpoveď na nasledovné otázky: i) líšia sa zoskupenia pakomárov jednotlivých jazier a sú tieto rozdiely dostatočné na to, aby mohli indikovať prípadnú klimatickú zmenu?, ii) je možné stanoviť pre každé gradientové jazero (a tým aj pre skupinu jazier, ktoré reprezentuje) indikačné druhy, resp. taxóny?, iii) bolo by možné takto monitorovať len pakomáre jednotlivých gradientových jazier namiesto monitorovania všetkých skupín makrozoobentosu vo veľkom počte jazier, aby sa dal sledovať efekt zmien teplôt v oblasti Tatier?

Celý rad štúdií odľahlých jazier na severnej pologuli poukázal na zmeny štruktúry spoločenstiev organizmov v závislosti od výškovo-teplotného gradientu. Niektoré charakteristiky zoskupení pakomárov gradientových jazier vykazovali celkom jasný trend s narastajúcou nadmorskou výškou (druhové bohatstvo a diverzita sa znižovali), u iných (abundancia) sa však takýto vzťah nepotvrdil. Celkovo bolo možné odlíšiť tri rozdielne zoskupenia („spoločenstvá“), čo síce potvrdilo vhodnosť výberu troch tatranských jazier pre gradientovú štúdiu, ukázalo sa však, že rozdiely v druhovom zložení medzi jazierami nie sú rovnako výrazné. Najzásadnejší rozdiel bol zrejmý v štruktúre fauny pakomárov najvyššie a najnižšie položeného plesa. Na jednej strane druhovo veľmi chudobné zoskupenie Vyšného Wahlenbergovho, na strane druhej relatívne druhovo bohaté zoskupenie

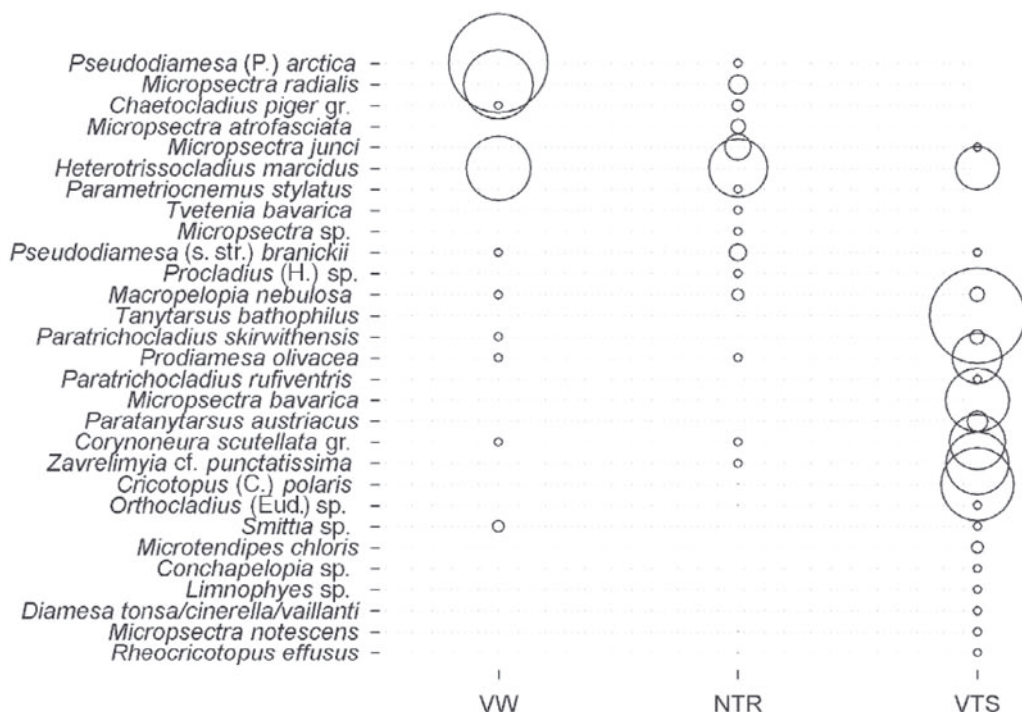
Vyšného Temnosmrečinského, kde sa okrem druhov typických pre subalpínske plesá vyskytovali aj teplomilnejšie druhy z nižších polôh. Ich prehľad je dobre viditeľný na obr. 46 a 47. Pre litorál Nižného Terianskeho plesa sa však indikačné druhy nepodarilo nájsť. Larvy druhu *Micropsectra junci*, vzhľadom na ich početnosť, zohrávajú pravdepodobne významnú úlohu v litorálnom spoločenstve plesa, problém však je, že o ekologických nárokoch a rozšírení druhu v tatranských plesách nie je dostatok údajov na to, aby mohol byť považovaný za indikátor podmienok v litoráli plies situovaných vo výškach medzi 1 800 a 2 000 m.

Štruktúra zoskupení pakomárov odráža teda akýsi prechod medzi nižšie a vyššie položenými jazerami. Subalpínske druhy tu dosahujú svoje výškové maximum a súčasne sa tu ešte vyskytujú aj druhy typické pre jazerá položené nad 2 000 m. Výsledky tejto štúdie teda ukázali, že rozdiely v súčasnej štruktúre litorálnych zoskupení pakomárov sú dostatočné na odlíšenie jazier na oboch koncoch výškovo-teplotného gradientu. Je zrejme, že ďalšie zvyšovanie teplôt vzduchu by spôsobilo prenikanie ďalších subalpínskych druhov do alpínskych jazier vo výškach 1 800–2 000 m a stabilizovanie ich populácií. Dá sa očakávať, že práve ich fauna by v budúcnosti pripomínala dnešné subalpínske plesá, ktoré sa budú obohacovať teplomilnými druhmi z nížin (napr. druhmi rodov *Dicrotendipes*, *Sergentia*, *Tanytarsus*, možno aj *Chironomus*), čím stratia svoj unikátny vysokohorský charakter.

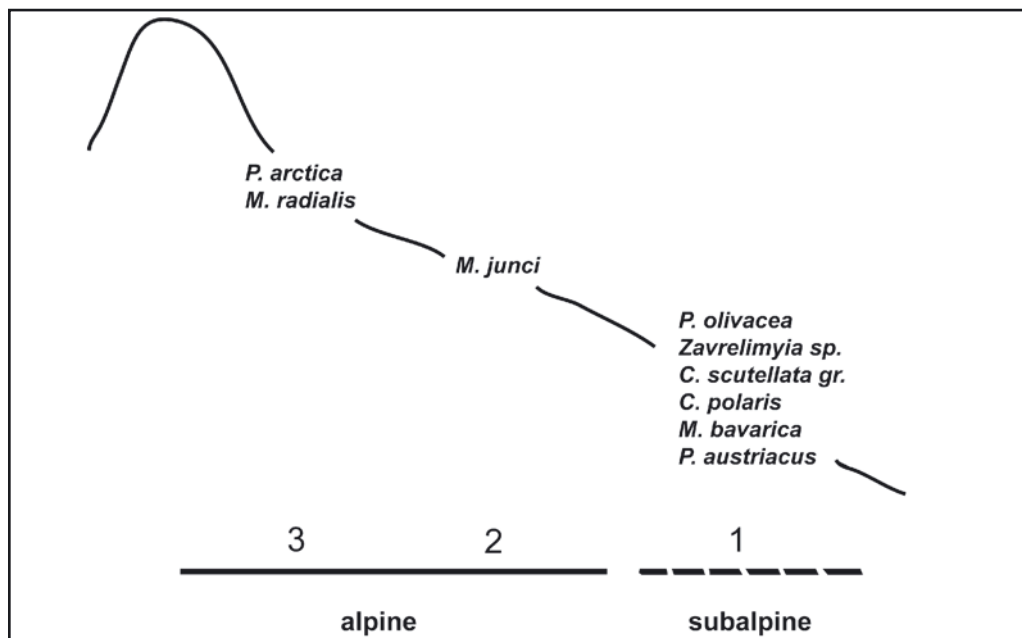
Koncept gradientových jazier určite napomohol urobiť predstavu budúceho scenára možných zmien v horských jazerných systémoch lepšie čitateľnou. Ako už bolo spomenuté, pre terajšiu klimatickú situáciu v Európe je 190 dní trvajúca ľadová pokrývka (tzv. bioklimatický výškový gradient) považovaná za jednu zo štyroch najvýznamnejších ekologických prahových hodnôt. V Tatrách je v súčasnosti charakteristická pre jazerá subalpínskeho stupňa. Za predpokladu kontinuálneho zvyšovania globálnej teploty (LAPIN et al. 1995) dosiahne táto hranica v krátkom čase mnohé jazerá vo výškach ~ 2 000 m so závažným dopadom na ich fyzikálno-chemické a biologické procesy. Táto schéma je však príliš zjednodušená, aby mohla byť všeobecne aplikovateľná na všetky jazerá Tatier. V skutočnosti sa typ a intenzita reakcie jednotlivých jazier na klimatické zmeny môže zásadne líšiť. Odpoveď jazera na klimatické vplyvy je modifikovaná, resp. filtrovaná (BLENCKNER 2005) dvoma filtrami: vonkajším, tzv. krajinným filtrom (Landscape Filter) a vnútorným, jazerným filtrom (Internal Lake Filter). Hlavnými zložkami vonkajšieho (krajinného) filtra sú geografická poloha a morfológia povodia, vnútorný filter predstavujú také charakteristiky jazera ako je jeho plocha, hĺbka, prítoky a odtoky. Všetky tieto zložky majú silný vplyv na termické cykly jazier.

Topografia je po nadmorskej výške druhým najdôležitejším faktorom riadiacim klímu v horách. Zvlášť to spôsobujú lokálne charakteristiky reliéfu a efekty expozície svahov, ktoré riadia redistribúciu dopadajúcej slnečnej energie, ako aj rozloženie zrážok.

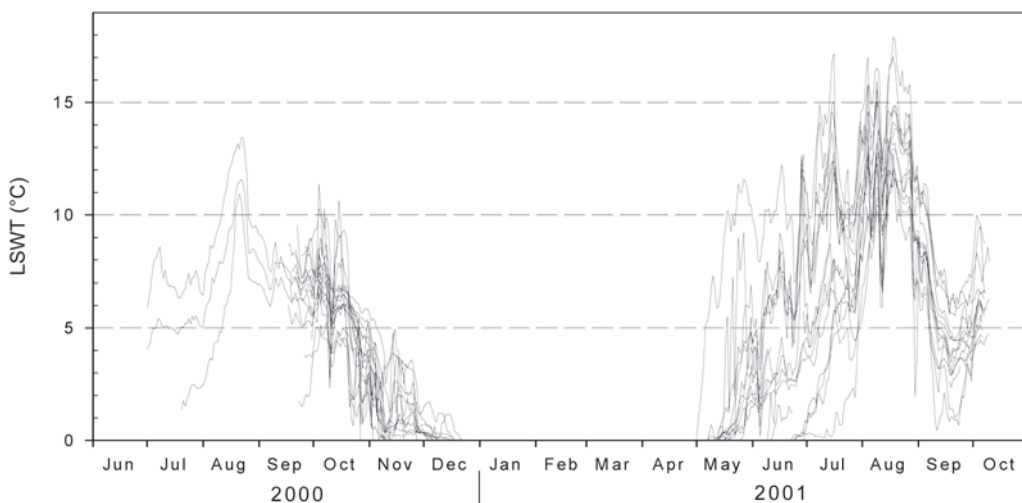
ŠPORKA et al. (2006) nadviazali na pomerne krátku históriu merania povrchovej teploty vody tatranských jazier (PAČL & WIT-JOŹWIKOWA 1974, ŁAJCZAK 1982). Na rozdiel od svojich predchodcov boli však ich výsledky založené nie na bodových meraniach ortuťovým teplomerom, ale na kontinuálnom meraní s použitím termistorov inštalovaných na polystyrénových plavákoch na hladine 19 jazier v rokoch 2000–2001. Získané údaje umožnili vôbec po prvýkrát vytvoriť schému sezónnych procesov topenia a tvorenia ľadu, ohrievania a ochladzovania povrchovej vrstvy vody v jazerách situovaných



Obr. 46 Diagram znázorňujúci rozšírenie druhov, resp. taxónov pakomárov v študovaných gradientových jazerách. Druhy sú zoradené podľa ich skóre na 1. osi ordinačnej analýzy DCA. Krúžky predstavujú upravené hodnoty početnosti, vysvetlivky skratiek názvov plies ako na obr. 43) (HAMERLIK & BITUŠÍK 2009)



Obr. 47 Schéma rozšírenie indikačných druhov/ taxónov pakomárov tatranských jazier. 3 – druhy alpských jazier nad 2 000 m n. m., 2 – druhy alpských jazier pod 2 000 m n. m., 1 – druhy/ taxóny subalpských jazier (HAMERLIK & BITUŠÍK 2009)



Obr. 48 Zmeny priemernej povrchovej teploty vody 19 tatranských jazier meranej od júla 2000 do októbra 2001 (ŠPORKA et al. 2006)

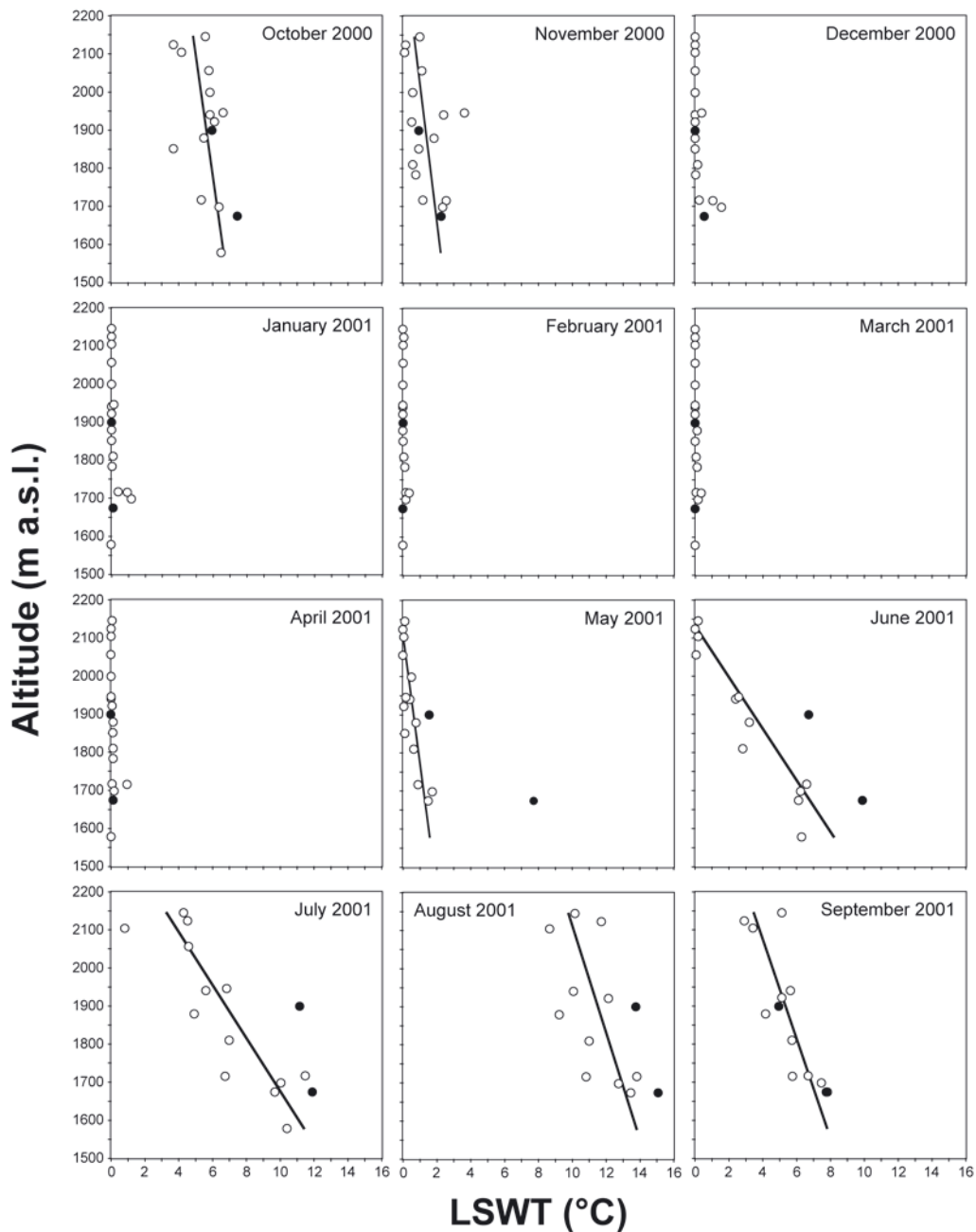
v rôznych nadmorských výškach (obr. 49). Autori ukázali, že povrchová teplota vody klesá lineárne v závislosti na nadmorskej výške prakticky počas celej sezóny bez ľadu (obr. 50) a tento pokles bol napr. v júni a júli 2001 približne 1,4 °C na 100 výškových metrov. Podobný lineárny vzťah bol zaznamenaný medzi obdobím topenia ľadu a nadmorskou výškou; na základe získaných údajov sa trvanie ľadovej pokrývky predlžuje o približne 10 dní na každých 100 výškových metrov.

Hoci nadmorská výška pôsobiaca prostredníctvom teploty vzduchu je najdôležitejším faktorom ovplyvňujúcim povrchovú teplotu vody, ŠPORKA et al. (2006) upozornili, že morfometria jazera a jeho geografická poloha hrajú dôležitú úlohu a spôsobujú odchýlky od lineárneho trendu zmien povrchovej teploty vody a značné rozdiely v dĺžke trvania ľadovej pokrývky. Dôležitosť polohy jazera zdôraznil aj ŁAJCZAK (1982), ktorý ukázal závislosť dĺžky trvania ľadovej pokrývky na tom, či je jazero v doline orientovanej smerom na sever alebo na juh a odchýlky povrchovej teploty vody od lineárneho trendu spôsobené lokálnou topografiou a morfológiou jazera boli identifikované aj v iných pohoriach (napr. v švajčiarskych Alpách).

Všetko toto naznačovalo, že sa tepelné charakteristiky niektorých tatranských jazier líšia od schémy lineárnych zmien pozdĺž výškového gradientu a dávalo tušiť, že v takýchto jazerách by sa mohol redukovať klimatický signál a spomaliť efekty klimatickej zmeny. Tieto jazerá by sa stali poslednými refúgiami reliktných spoločenstiev v období pokračujúceho globálneho otepľovania.

V rokoch 2010–2011 sa na území Vysokých a Západných Tatier realizoval projekt orientovaný na identifikáciu jazier s anomálnym teplotnými charakteristikami. Výskumný zámer bol motivovaný obsiahlou štúdiou o tatranských jazerách, ktorá, okrem iného, prezentovala rozdiely v dĺžke možného osvetu slnkom na súbore 50 plies (GREGOR & PAČL 2005). Rozdiely boli spôsobené polohou jazier, keď jazerá s najnižším možným dopadom slnečného žiarenia sú orientované na sever alebo sú tienené okolitými štítmi. Výber súboru jazier pre štúdium sa uskutočnil na základe modelu ich osvetu vytvoreného

metódami GIS, ktorého výstupom bol tok globálneho žiarenia (priame žiarenie + difúzne žiarenie) a trvanie priameho slnečného žiarenia v zvolených časových intervaloch.

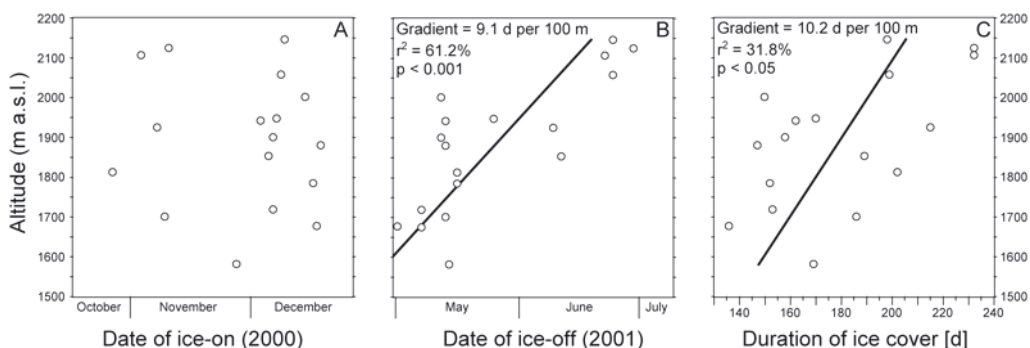


Obr. 49 Priemerná mesačná povrchová teplota vody tatranských jazier. Lineárna závislosť od nadmorskej výšky je dobre viditeľná v októbri a novembri 2000 a v máji až septembri 2001. Dve najplytšie plesá zo sledovaného súboru (Slavkovské a Vyšné Satanie) s anomálne vysokými teplotami počas fázy ohrievania vody sú znázornené plnými krúžkami (ŠPORKA et al. 2006)

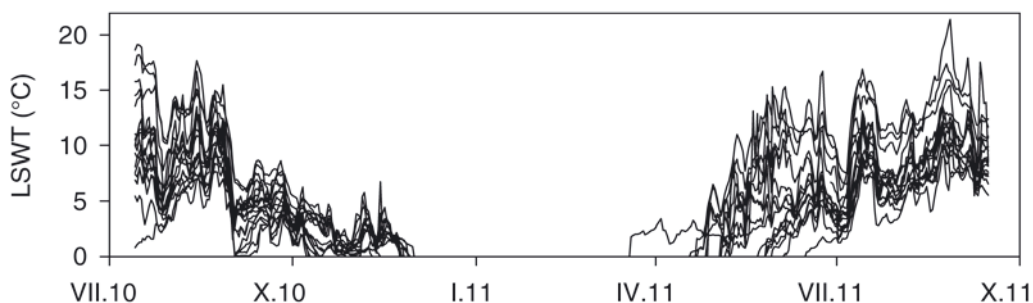
K jazerám s najnižšími hodnotami sledovaných parametrov boli vybrané ich „dvojičky“ z opačnej strany gradientu, pričom sa dbalo na to, aby sa s nimi čo najviac zhodovali svojou morfológiou a nadmorskou výškou. Žiadne z jazier nevykazovalo znaky doznievajúcej acidifikácie. Takýmto kritériám zodpovedalo deväť dvojíc jazier. Hlavným cieľom projektu bolo získať údaje o priebehu teplôt povrchovej vrstvy vody a dĺžke trvania ľadovej pokrývky a súčasne zistiť, či existuje zhoda medzi údajmi získanými terénnymi meraniami a dátami odvodenými z GIS technológie (NOVIKMEC et al. 2012).

Na sledovanej skupine plies bol dokumentovaný regionálne koherentný priebeh teplôt meraných termistormi 5 cm pod hladinou (obr. 51). Rozdiely v priemernej teplote povrchovej vrstvy vody boli značné: od 4,2 do 10,6 °C. Maximálne hodnoty povrchovej teploty boli zaznamenané na všetkých sledovaných plesách v auguste, pričom v najteplejšom plese tohto súboru (Nižné Furkotské pleso) bolo nameraných 21,4 °C, v najchladnejšom (Dlhé pleso vo Velickej doline) len 11,4 °C. Zatielené plesá mali nižšie teploty než ich nezatielené „dvojičky“ (obr. 52).

Variabilita priemerných hodnôt povrchovej teploty vody jednotlivých plies bola ovplyvnená nadmorskou výškou a množstvom dopadajúceho slnečného žiarenia, pričom najväčší vplyv dopadajúceho slnečného žiarenia na teplotu vody bol preukázaný v máji až júli. Množstvo dopadajúceho slnečného žiarenia bolo významnou premennou



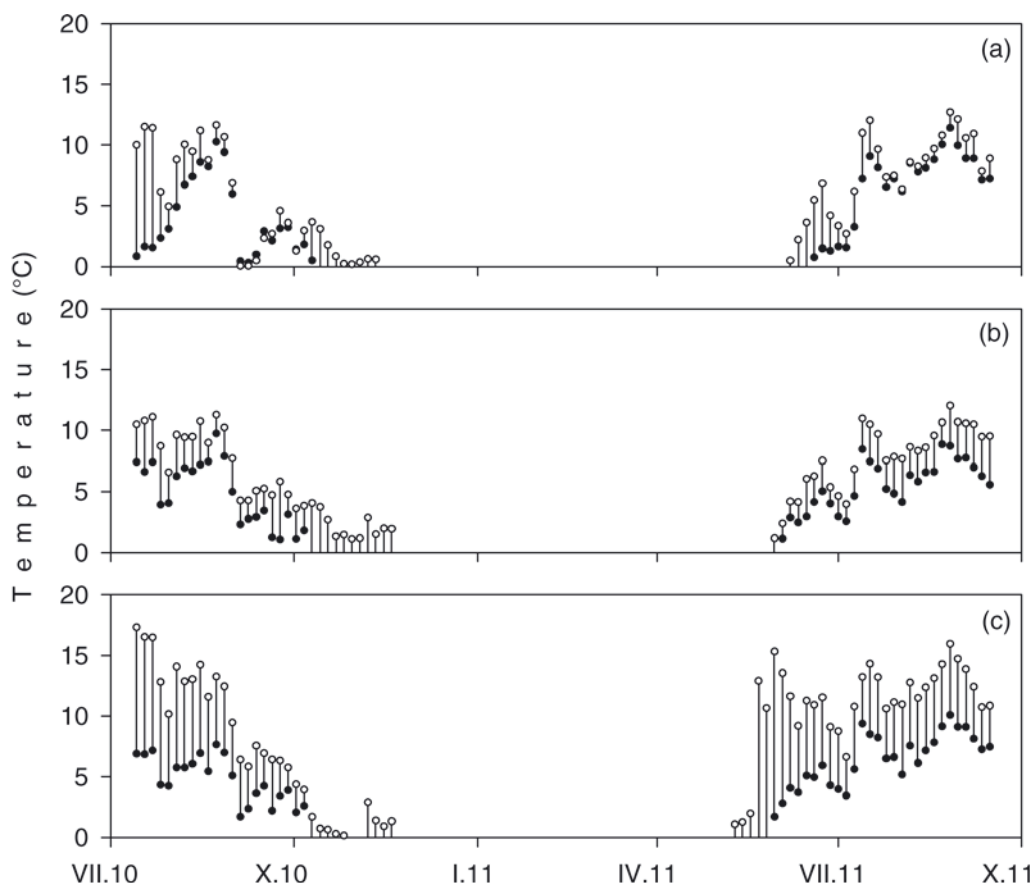
Obr. 50 Závislosť dátumu zamrznutia (A), rozmrznutia (B) a dĺžky trvania ľadovej pokrývky (C) od nadmorskej výšky. Zatiaľ čo začiatok zamrznutia jazera je nezávislý od nadmorskej výšky a je riadený skôr vnútornými procesmi v samotnom jazere, začiatok rozmrznutia a dĺžka trvania ľadovej pokrývky sú silne lineárne závislé od nadmorskej výšky (ŠPORKA et al. 2006)



Obr. 51 Priemerné denné teploty povrchovej vrstvy vody 18 tatranských jazier merané od júna 2010 do septembra 2011 (NOVIKMEC et al. 2012, *accepted*)

aj pri hodnotení dátumov vytvorenia ľadovej pokrývky plies (vysvetľovalo až 48 % variability). Dĺžka trvania ľadovej pokrývky plies (v rozsahu 113–247 dní) bola takisto významne ovplyvnená nadmorskou výškou a hodnotami dopadajúceho slnečného žiarenia. Plesá ležiace vo vyšších nadmorských výškach boli pokryté ľadom dlhšie než nižšie položené plesá. Topograficky podmienené tienenie plies podporovalo dlhšie trvanie ľadovej v porovnaní s plesami, ktoré boli vystavené intenzívnemu slnečnému žiareniu.

Tento výskum po prvýkrát exaktne hodnotil a potvrdil význam zatienenia vysoko-horských jazier pri modifikácii priebehu teplôt, času zamrznania a dĺžky trvania ľadovej pokrývky. Priamy vplyv dopadajúceho slnečného žiarenia je v procese zmien teplôt povrchovej vrstvy vody a trvania ľadovej pokrývky pravdepodobne významne kombinovaný s javmi odohrávajúcimi sa v povodiach plies, ktoré sú slnečným žiarením takisto významnou mierou ovplyvnené (rýchlosť a intenzita topenia snehu v povodí, pretrvávanie



Obr. 52 Rozdiely v priemerných denných teplotách povrchovej vrstvy vody troch dvojíc morfológicky a výškovo podobných jazier líšiacich sa však množstvom dopadajúceho slnečného žiarenia: (a) Zamrznuté pleso (zatienené – čierne krúžky) vs. Pusté pleso (nezatienené – biele krúžky), nadmorská výška \approx 2050 m, (b) Žabie Javorové pleso (zatienené) vs. Malé Žabie (Mengusovské) pleso (nezatienené), nadmorská výška \approx 1900 m, (c) Zmrzlé pleso (zatienené) vs. Horné Roháčske pleso (nezatienené), nadmorská výška \approx 1740 m. Hodnoty sú zobrazené v časovej mierke 5 dní (NOVIKMEC et al. 2012, *accepted*)

snehových polí, atď.). Dosiahnuté výsledky majú potenciál využitia pre lepšie pochopenie zmien fyzikálnych vlastností horských jazier súvisiacich s predpokladaným otepľovaním klímy, lepšiu interpretáciu výsledkov paleolimnologických štúdií zameraných na rekonštrukciu historického vývoja klímy a, v neposlednom rade, pre lepšie pochopenie faktorov pôsobiacich na zloženie a rozšírenie spoločenstiev. Možno predpokladať, že rozdiely v teplotných charakteristikách spôsobených zatienením majú významné biologické dôsledky.

Predbežné výsledky štúdia litorálnej bentickej fauny naznačili, že spoločenstvá zatienených plies sú si navzájom podobnejšie ako spoločenstvá nezatienených a indikuje ich prítomnosť druhov *Pseudodiamesa nivosa* (pakomáre) a *Crenobia alpina* (ploskule), vyššia abundancia máloštetinavcov a celkovo vyššie zastúpenie extrémne chladnomilných a chladnomilných druhov, resp. taxónov. Tieto spoločenstvá boli rozšírené „azonálne“, teda bez ohľadu na nadmorskú výšku, čo poukazuje na efekt osobitného teplotného režimu týchto jazier. Bentickú faunu nezatienených plies tvorilo viac taxónov a zmeny jej štruktúry odrážali meniaci sa výškovo-teplotný gradient. Druhové zloženie spoločenstiev bentických rozsievok sledovaných plies bolo podobné. Líšili sa predovšetkým abundanciou jednotlivých druhov. Detailnejšou analýzou nebolo možné jednoznačne dokázať osobitosti štruktúry spoločenstiev zatienených plies, u ktorých sa *a priori* predpokladal odlišný teplotný režim. Je zrejmé, že rozsievky reagujú okrem teploty a s ňou spojených prejavov (dĺžka trvania ľadovej pokrývky, priehľadnosti ľadu, teplotná stratifikácia) aj na iné faktory, ako napr. dostupnosť živín.

V poslednom desaťročí bol dosiahnutý výrazný pokrok v mnohých oblastiach týkajúcich sa modelovania a predikcie vývoja klímy v budúcnosti. Napriek tomu sú rozdiely v citlivosti týchto modelov stále značné. Jednou z príčin je skutočnosť, že priamo namerané údaje väčšiny klimatických parametrov nie sú dostatočné pre validáciu modelov. Pre posudzovanie súčasných a budúcich klimatických zmien je mimoriadne dôležité poznať dávne zmeny podnebia, ktoré poskytujú informácie o základných mechanizmoch jeho prirodzenej variability a umožňujú lepšie pochopiť význam a príčiny trendov súčasného otepľovania klímy. A pretože historické a súčasné klimatické záznamy sú príliš krátke, je potrebné využívať iné prostriedky, aby bolo možné rekonštruovať klímu Zeme v minulosti.

Sedimenty jazier v subalpínskej a alpínskej zóne sú schopné zaznamenať teplotné signály aj takého rozsahu, ktoré sú príliš slabé na to, aby ovplyvnili terestrické i vodné ekosystémy v nižších polohách. Sú preto cennými archívmi pre paleoekologické štúdie. V posledných desaťročiach vzrástol počet štúdií klimatických zmien založených na viacerých typoch zástupných dát (tzv. multi-proxy dát) získaných zo sedimentov. Takýto multi-proxy prístup je veľmi účinný pri rekonštruovaní rôznych vlastností ekosystémov a má veľký potenciál vytvoriť robustnú informáciu o integrovanej odpovedi systému jazero – povodie na klimatickú zmenu. Základným rysom multi-proxy prístupu je použitie niekoľkých typov stratigrafických zástupných dát na sledovanie spoločného cieľa. Každá proxy môže byť použitá na rekonštrukciu inej vlastnosti ekosystému. Najbežnejšie používanými abiotickými (fyzikálno-chemickými) proxy dátami sú obsah organickej hmoty, obsah uhlíka, chemické zloženie, magnetické vlastnosti sedimentov a stabilné izotopy H, O, C a N. Biotické proxy dáta sú založené na indikátorových druhoch a zoskupeniach. Veľa štúdií je založených na subfosílnych rozsievkach, peľových zrnách, rastlinných

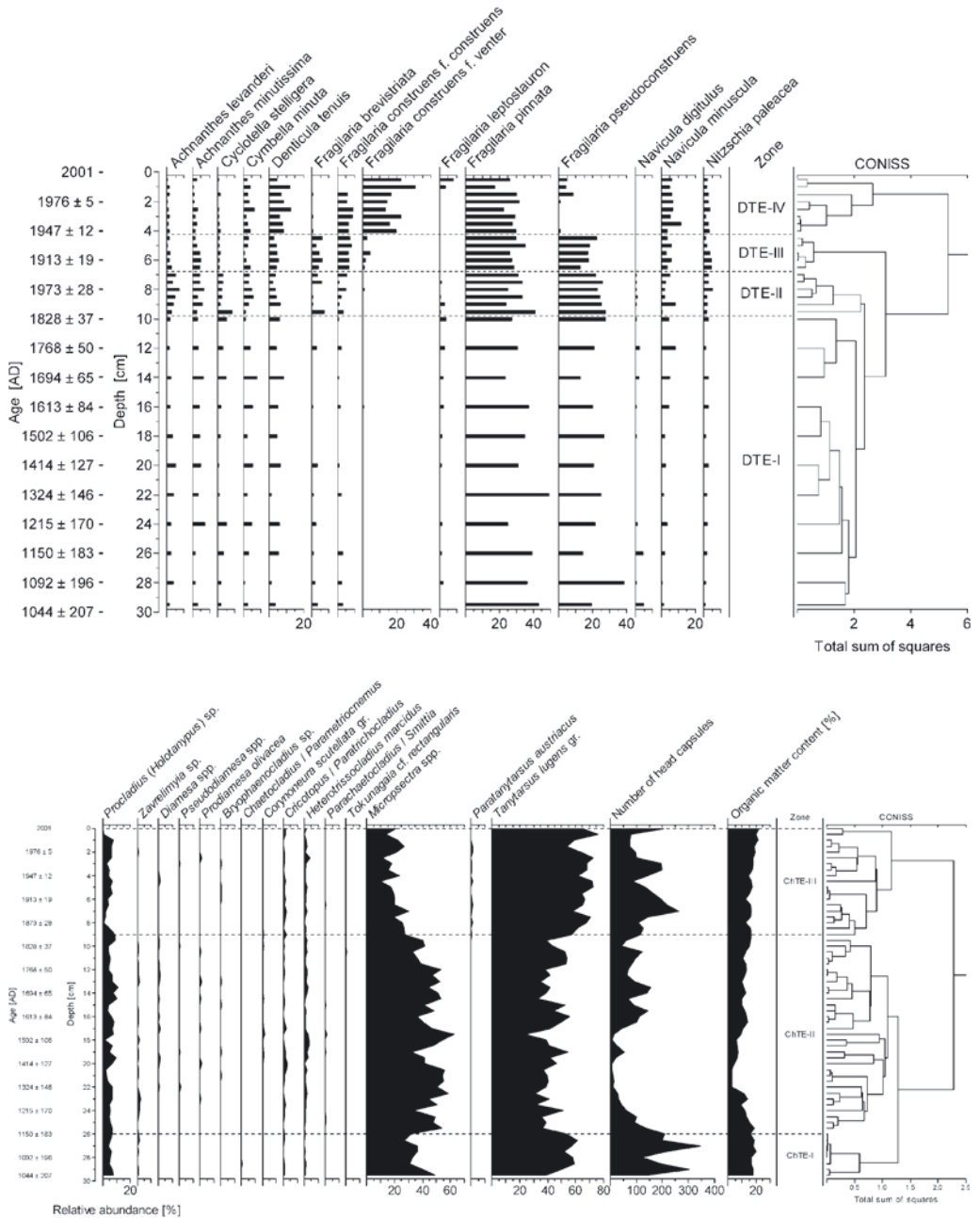
zvyškoch, perloočkách, lastúrníčkách a pakomároch. Kombinácia niekoľkých typov proxy dát a ich spoločná interpretácia môže byť oveľa komplexnejšia než informácia získaná z ekvivalentného počtu proxy dát, ktoré sú vyhodnocované samostatne.

BITUŠÍK et al. (2009) analyzovali cca 30 cm dlhé vrstvy sedimentov z už spomínaných troch gradientových jazier. Hlavným cieľom štúdie bolo zistiť, do akej miery je schopný stratigrafický záznam v sedimentoch zachytiť historické zmeny prostredia v oblasti Tatier. Hodnotil sa obsah organickej hmoty v sedimentoch ako proxy teploty a produktivity jazera a zloženie dvojice proxy indikátorových skupín: subfosílnych rozsievok a zvyškov lariiev pakomárov, ktoré sa veľmi často používajú na rekonštruovanie zmien klímy a iných environmentálnych podmienok. Ambíciou štúdie bolo tiež porovnanie reakcie týchto dvoch biologických proxy, ktoré majú v ekosystéme úplne odlišné postavenie a zistiť, ktorá z nich reaguje na zmeny prostredia citlivejšie a, samozrejme, dať ich do vzťahu s množstvom organickej hmoty v sedimentoch. Treba podotknúť, že doteraz sa len málo paleolimnologických štúdií venovalo štúdiu stupňa synchronizácie odpovedí jednotlivých zástupných dát na environmentálne zmeny.

Vrchná časť sedimentov bola datovaná rádiometricky procedúrou, ktorá je založená na meraní obsahu izotopov ^{210}Pb a ^{137}Cs v sedimente. Vo Vyšnom Temnosmrečinskom plesu bola takto datovaná 13,75 cm hrubá vrstva, čo zodpovedalo veku 290 ± 62 rokov, v Nižnom Terianskom bolo datovaných 7,75 cm (156 ± 17 rokov) a vo Vyšnom Wahlenbergovom 8,5 cm (211 ± 59 rokov). Keďže vo Vyšnom Temnosmrečinskom a Vyšnom Wahlenbergovom plesu pribúdala sediment veľmi pomaly a rovnomerne (pre zaujímavosť, rýchlosťou 0,058 cm, resp. 0,043 cm za rok) bolo možné z týchto údajov odhadnúť vek celého sedimentu, pravda, už s menšou presnosťou. Predpokladalo sa, že najstaršia analyzovaná vrstva sedimentu z Vyšného Temnosmrečinského plesa pochádzala snáď z 11. storočia a z Vyšného Wahlenbergovho zo 14. storočia. V sedimentačnom zázname z Nižného Terianskeho plesa bola zaznamenaná značná nerovnomernosť ukladania sedimentu s niekoľkými epizódami veľmi rýchlej sedimentácie, takže vek sedimentu nebolo možné spoľahlivo odhadnúť.

Biostratigrafický záznam sedimentov z Vyšného Temnosmrečinského plesa odhalil relatívne stabilné taxonomické zloženie rozsievok i pakomárov (obr. 53). Hlavná zmena v zoskupeniach rozsievok, ktorá začala v polovici 19. storočia trvá prakticky až do súčasnosti, zatiaľ čo zmenu v zoskupení pakomárov možno identifikovať až v druhej polovici 20. storočia. V zoskupeniach rozsievok dominovali v celom profile druhy rodu *Fragilaria*, ktoré sú veľmi citlivé na klímou podmienené zmeny. Na rozdiel od ostatných dvoch študovaných jazier je však dominancia tohto rodu bez zmien jeho početnosti ťažko vysvetliteľná. Pre interpretáciu záznamu pakomárov boli kľúčové zmeny v relatívnej početnosti *Micropsectra* spp. a *Tanytarsus lugens* group. V súčasnosti sa v tatranských plesoch vyskytuje zo skupiny *lugens* len *Tanytarsus bathophilus* a ten vo všeobecnosti chýba v jazerách alpskeho stupňa (BITUŠÍK et al. 2006). Dominancia zvyškov lariiev v stratigrafickom zázname teda indikuje teplejšiu klímu počas najstaršieho sledovaného obdobia (11.–13. storočie). Pokles početnosti *Tanytarsus lugens* group a nárast početnosti *Micropsectra* spp. spojený s dramatickým poklesom početnosti zvyškov lariiev v sedimentoch zóny ChTE-II naznačil ochladenie klímy v období 13.–16. storočia, čo zhruba korešponduje s obdobím tzv. Malej doby ľadovej. Zistená schéma zmien v zoskupeniach pakomárov spôsobená ochladením v tomto období sa celkom zhodovala so

stratigrafickými záznamami v sedimentoch iných horských jazier Európy. Zvyšovanie počtosti *Tanytarsus lugens* group od polovice 19. storočia až do súčasnosti indikuje oteplenie klímy, čo sa dobre zhoduje s modelom rekonštruovaných teplôt pre Nižné



Obr. 53 Biostratigrafický záznam rozsievok (horný diagram) a pakomárov a organickej hmoty (spodný diagram) zo sedimentov Vyšného Temnosmrečinského plesa. Zóna DTE-I (~1044 ± 207 to 1828 ± 37 AD) v zázname rozsievok sa približne zhoduje so zónami ChTE-I, II (~1044 ± 207 to 1854 ± 31 AD).

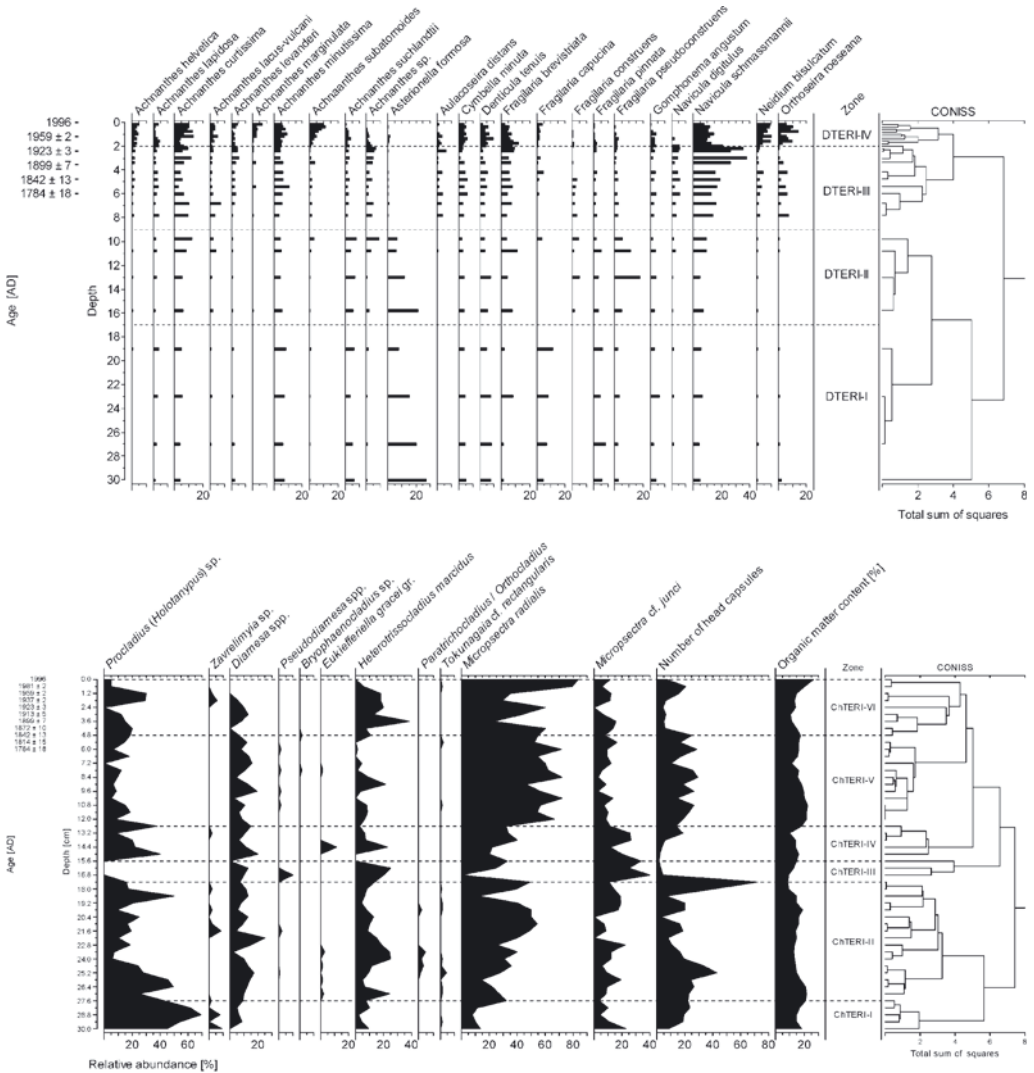
Terianske pleso (ŠPORKA et al. 2002). Subfosílny záznam odhalil tiež pomerne nedávnu kolonizáciu plesa druhom z rodu *Paratanytarsus*. V súčasnosti sa druh *P. austriacus* bežne vyskytuje v subalpínskych jazerách, ale súčasné nálezy poukazujú na to, že sa začína šíriť aj do jazier vyšších polôh. Možno sa teda domnievať, že druh by mohol byť dobrým indikátorom zmien teplotného režimu tatranských jazier.

O paleolimnologickú analýzu najmladších sedimentov z Nižného Terianskeho plesa už bolo písané v časti súvisiacej s acidifikáciou tatranských plies. Taxonomické zloženie oboch sledovaných skupín bolo relatívne stabilné v celom sledovanom profile. Najdôležitejšia zmena v zázname rozsievok bola zaznamenaná v hĺbkach 9 cm a 3 cm (~1900 AD). Približne pred 200 rokmi bolo zoskupenie, v ktorom dominovala *Asterionella formosa* spoločne s druhmi *Fragilaria pinnata*, *F. capucina*, *Denticula tenuis* a *Achnanthes minutissima* nahradené zoskupením, v ktorom prevládali druhy rodu *Achnanthes*, ako aj druhmi *Navicula schmassmannii* a *Orthoseira roeseana*. Zistilo sa, že zvyšovanie relatívnej abundancie druhov *Achnanthes marginulata*, *A. subatomoides* a *A. helvetica* súvisí so zvyšovaním priemerných teplôt vzduchu v októbri aj keď sa pripúšťa (ako už bolo uvedené), že niektoré zmeny môžu súvisieť aj s epizodickým znižovaním pH vody v litoráli. Predpokladalo sa, že dominancia *Asterionella formosa* v starších vrstvách sedimentov by mohla indikovať chladnejšie podmienky, pretože tento planktonický druh toleruje nízke svetelné podmienky spôsobené dlhotrvajúcou ľadovou pokrývkou. Hlavná zmena vo faune pakomárov bola identifikovaná ako sukcesia od zoskupenia, v ktorom dominoval *Procladius* k zoskupeniam, v ktorých mal významné zastúpenie, resp. dominoval chladnomilný druh *Micropsectra radialis*. Táto všeobecná schéma bola na dvoch miestach prerušená. Prvýkrát vo vrstvách sedimentov medzi 17,4 a 13,8 cm, kde bolo vidieť nielen pokles početnosti *M. radialis*, ale aj úplné vymiznutie *Procladius* a *Heterotrissocladius marcidus* a dramatické zníženie obsahu organickej hmoty a počtu zvyškov pakomárov v sedimentoch. To svedčí o tom, že sa znížila produktivita jazera. Jediným druhom, ktorý zvýšil v tomto období svoju početnosť bol *Micropsectra cf. junci*. Ako obyvateľ litorálu mohol tento profitovať aj v podmienkach dlhotrvajúcej ľadovej pokrývky, keď na relatívne dlhší čas boli bez ľadu práve príbrežné časti jazera.

V obdobiach s dlhým trvaním ľadovej pokrývky mohlo dochádzať v tomto hlbokom jazere k úbytkom kyslíka, čo malo za následok zníženie početnosti profundálnych druhov. Navyše, vo vrstvách 16–18 cm bola zistená vyššia hustota sedimentu, čo naznačuje epizódu rýchlej akumulácie, snád' zo zvýšenej erózie v povodí jazera. Presnejšie stanovenie obdobia, kedy k tejto zmene došlo, chýba, pripomína však obdobie chladnej periódy vývoja jazera, ktoré bolo identifikované vo Vyšnom Temnosmrečinskom plese. Druhá zmena v zoskupení pakomárov bola zistená aj medzi 3,6 a 1,2 cm (1899 ± 7 až 1959 ± 2 roky) a mala podobné rysy. Pokles početnosti *Micropsectra radialis*, *Procladius*, ako aj celkovej početnosti zvyškov lariev a množstva organickej hmoty v sedimentoch je spojený s inou epizódou rýchlej akumulácie sedimentov (obr. 54). Ako už bolo uvedené, detailnejšia analýza zmien početnosti jednotlivých taxónov a modelovaných teplotných trendov ukázala preukazný vzťah len v prípade *M. radialis*. Išlo však pravdepodobne o sprostredkovaný vzťah cez množstvo potravy, nie priamy efekt teploty.

Biostratigrafický záznam z Vyšného Wahlenbergovho plesa odhalil vyšší rozsah zmien v zoskupeniach rozsievok než pakomárov. Nápadný zlom v hĺbke 10 cm (~1791 ± 58 rokov) bol spojený so zvýšením relatívnej početnosti väčšiny druhov rodu *Achnanthes*

a poklesom druhov *Fragilaria*. Tento trend snáď súvisí so zmenou klimatických podmienok, pretože, ako ukázali štúdie z alpského jazera, vyššia abundancia viacerých druhov *Fragilaria* môže byť výsledkom dlhšieho trvania zamrznutia jazera. Zloženie zoskupenia v najmladších vrstvách (3–0 cm) s acidofilnými druhmi *Achnanthes marginulata*, *A. subatomoides* a *A. distans* zodpovedá obdobiu acidifikácie tohto plesa. Zloženie fauny pakomárov bolo pomerne stabilné v období od 1624 ± 105 rokov do približne 30. rokov minulého storočia a dobre odráža podmienky studeného alpínskeho plesa. Rýchly pokles relatívnej početnosti *Micropsectra radialis* a nárast *Pseudodiamesa nivosa* (= *arctica*) vo vrstvách medzi 17.–13. cm (1662 ± 95 až 1734 ± 74 rokov) indikuje chladnejšie obdobie a pravdepodobne súvisí s najchladnejšou fázou Malej doby ľadovej v rokoch



Obr. 54 Biostratigrafický záznam rozsievok (horný diagram) a pakomárov a organickej hmoty (spodný diagram) zo sedimentov Nižného Terianskeho plesa. Zóny rozsievok DTERI-II a DTERI-III sa približne zhodujú so zónami pakomárov ChTERI-I, II, III, IV

(1645–1715). Najvýraznejšia zmena v zoskupeniach pakomárov však bola viditeľná v najmladších vrstvách sedimentov od 30. rokov minulého storočia do roku 2001. Toto obdobie charakterizoval pokles druhu *Micropsectra radialis* a zvýšenie početnosti *Heterotrissocladius marcidus*. Súčasne bol identifikovaný aj pokles obsahu organickej hmoty a množstva zvyškov lariev pakomárov. Tento trend veľmi dobre korešpondoval s obdobím acidifikácie plesa, keď sa znížila primárna produkcia a pleso sa oligotrofizovalo. Práve tento efekt spôsobil, že sa nepodarilo zistiť jednoznačný vzťah medzi obsahom organickej hmoty ako jednoduchej proxy teplotných zmien a priebehom zmien oboch biologických skupín. Vo Vyšnom Wahlenbergovom plese ani rozsievky ani pakomáre nereagovali v najmladšom období vývoja jazera na teplotné zmeny, ale na zmeny chemizmu a s ním spojené zníženie produktivity systému. Nepodarilo sa tiež nájsť vysvetlenie na zvyšovanie podielu rozsievky *Achnanthes levanderi* ako reakcie na znížený obsah organickej hmoty, ktoré bolo zistené v stratigrafických záznamoch všetkých troch plies.

S výnimkou Vyšného Wahlenbergovho plesa reagovali obe biologické skupiny na environmentálne zmeny rovnakým spôsobom a vysoký stupeň synchronnej odpovede bol viditeľný najmä v období druhej polovice 20. storočia. Vytvorený model ukázal, že zmeny v stratigrafickom zázname pakomárov sú v oveľa tesnejšom vzťahu tak ku kvalitatívnym, ako aj kvantitatívnym zmenám v zoskupeniach rozsievok než k zmenám obsahu organickej hmoty. Výnimkou je však Vyšné Wahlenbergovo pleso, kde počas acidifikácie reagovali rozsievky na zmenu prostredia inak než pakomáre (obr. 55).

Analýza sedimentov z dvoch plies na poľskej strane Tatier (Nižni Staw Toporowy a Zielony Staw Gąsienicowy poskytla kvalitné informácie o vývoji plies a ich okolitom prostredí v období posledného tisícročia (GAŚSIOROWSKI & SIENKIEWICZ 2010) a doplnila, resp. spresnila závery z vyššie uvedených paleolimnologických štúdií. Krátke sedimentačné jadrá (50, resp. 30 cm) boli získané v roku 2003 a ich datovaním pomocou ^{10}Pb a ^{14}C bol vek najstaršej vrstvy sedimentov stanovený na 1000 (Nižni Staw Toporowy), resp. 300–400 rokov. Ako proxy dáta boli vyhodnotené zmeny obsahu organickej hmoty a zmeny zloženia subfosílnych spoločenstiev rozsievok a perloočiek. V najstaršom období datovanom do obdobia 1090–1370 bol Nižni Staw Toporowy plytkým dystrofným plesom s rašeliniskami a smrekovým lesom v okolí, klíma bola mierna a pripomínala súčasnú. Toto obdobie, dobre viditeľné aj v stratigrafickom zázname Vyšného Temnosmrečinského plesa, bolo identifikované v sedimentoch jazier a rašelinísk na mnohých miestach Európy a označuje sa ako Stredoveká teplá perióda (Medieval Warm Period). Prechod do chladnejšej fázy bol takisto indikovaný všetkými proxy dátami: charakterizovalo ju zníženie obsahu organickej hmoty v sedimentoch ako dôsledok zníženia primárnej produkcie vo vodnom stĺpci, poklesom početnosti perloočky *Daphnia longispina* group a vyšším zastúpením bentických rozsievok *Fragilaria construens* f. *venter* a *Navicula pseudoscutiformis*, ktoré preferujú nízke teploty. Toto obdobie identifikované v sedimentoch oboch plies a datované od 1370 do 1900 sa zhoduje s nástupom Malej doby ľadovej (a opäť je tu veľmi dobrá zhoda so stratigrafickým záznamom pakomárov z Vyšného Temnosmrečinského a Vyšného Wahlenbergovho plesa). Sedimenty Zieloneho Stawu, kde sa striedali vrstvy rôznej hustoty a menil sa aj obsah organickej hmoty, naznačujú však veľmi nestabilné prostredie počas tohto obdobia, čo pripomína udalosti zaregistrované v sedimentoch Nižného Terianskeho plesa. Zvlášť nápadný je vysoký obsah minerálnych častíc vo vrstvách zodpovedajúcim rokom 1793 až 1861. Dôvodom sú

planktonických rozsievok) a v posledných desaťročiach vplyvy narastajúceho znečistenia ovzdušia. Zmeny v zložení spoločenstiev rozsievok indikovali pokles pH najmä v Toporowom Stawe, kde sa však nedá vylúčiť aj vplyv narastajúcej dystrofizácie. Odozva spoločenstiev signalizovala zložité interakcie medzi pH, živinami a potravnými zdrojmi. Napriek zníženiu emisií však proces obnovy spoločenstiev nebol zaregistrovaný.

Podobné paleolimnologické štúdie, ktoré popisujú paleoklimatické rekonštrukcie, sú v oblasti strednej Európy stále pomerne zriedkavé. BUCZKO et al. (2009) sumarizovali všetky dostupné analýzy založené aspoň na dvoch proxy dátach (z toho aspoň jedna sada dát by mala byť biologická) pochádzajúcich z lokalít v Karpatoch a Panónskej nížine. Zo 123 sekvencií sedimentov odobratých na 110 lokalitách, len 15 pochádza zo Slovenska, väčšinou z rašelinísk. Z hľadiska paleolimnologického výskumu je územie Západných Karpát výrazne podhodnotené. Sedimenty z 11 tatranských jazier boli síce analyzované s využitím multi-proxy prístupu, ale vek sedimentov zahŕňal len veľmi krátku časovú periódu, maximálne niekoľko storočí.

Aj keď sa v posledných rokoch dosiahol významný pokrok v kvantitatívnych rekonštrukciách klímy počas neskorého glaciálu a holocénu, zostáva otvorených ešte veľa otázok týkajúcich sa variability klímy v Strednej Európe. Vzhľadom na veľkú regionálnu a časovú variabilitu podnebia v Strednej Európe je naliehavá potreba väčšieho počtu dobre datovaných štúdií, ktoré by umožnili korelovať priestorovo vzdialené paleoklimatické rekonštrukcie.

Preto je nanajvýš aktuálna realizácia rekonštrukcie prostredia Tatier v období neskorého glaciálu a holocénu, keď niektoré klimatické zmeny mali väčší rozsah a rýchlosť než tie, ktoré sú zaznamenané v posledných desaťročiach. V roku 2012 (v čase finalizácie tohto rukopisu) začal tím odborníkov z troch slovenských univerzít a dvoch pracovísk Slovenskej akadémie vied riešiť projekt, ktorý predpokladá použitie multi-proxy prístup na vypracovanie spoľahlivo datovanej a vysokorozlišovacej rekonštrukcie prostredia na základe analýz sedimentov z Popradského plesa. Tento typ paleolimnologických štúdií je v Západných Karpatoch unikátny tak s ohľadom na množstvo použitých zástupných (proxy) dát, ako aj na dĺžku sledovaného obdobia. Výsledky budú dôležité pre vytvorenie podrobnej rekonštrukcie environmentálnych zmien nielen z regionálneho hľadiska, ale mali by vyplniť medzeru medzi kvalitnými paleoenvironmentálnymi a paleolimnologickými štúdiami európskom priestore.

Literatúra

- BALON E.K. 1964. Príspevok k poznaniu ichtyofauny pramennej oblasti rieky Poprad. *Sborník prác o Tatranskom národnom parku*, 7: 140–164.
- BALON E.K. & ŽITŇAN R. 1964. Vek a rast v Štrbskom plese aklimatizovaného jalca tmavého (*Leuciscus idus aberr. orfus*). *Zborník prác o Tatranskom národnom parku*, 8: 21–38.
- BALTHASAR V. 1938. Další příspěvek k entomologickému výskumu Slovenska. *Entomologické listy*, 1: xxx
- BAKOWSKI J. 1882. Mięczaki zebrane w lipcu i sierpniu 1881 roku w okolicy Kolomyi, Mikulczyna, Żabiego i na Czarnohorze oraz ich pionowe w tym paśmie górskim rozmieszczenie. *Spraw. Kom. Fizjiogr. PAU*, 16: 130–140.
- BOBEK K. 1890. Przyczynek do fauny muchówek Tatrzańskich. *Sprawozdania Komisji Fizjograficznej*, 25: 218–242.
- BIELAŇSKA-GRAJNER I. 2010. Dotychczasowy stan badaŇ wrotkŇw (Rotifera) w wodach TatrzaŇskiego Parku Narodowego. *Nauka a zarzadzanie obszarem Tatr i ich otoczeniem, Tom II, Zakopane*, p. 87–93.
- BITUŠÍK P., SVITOK M., KOLOŠTA P. & HUBKOVÁ M. 2006. Classification of the Tatra Mountains lakes (Slovakia) using chironomids (Diptera, Chironomidae). *Biologia, Bratislava*, 61/ Suppl., 18: S191–S202.
- BITUŠÍK P., ŠPORKA F. & KRNO I. 2010. Benthic macroinvertebrate fauna of two alpine lakes over the last century: The value of historical data for interpreting environmental changes. *Biologia*, 65: 884–891.
- BITUŠÍK P. 2004. Chironomids (Diptera, Chironomidae) of the mountain lakes in the Tatra Mts. (Slovakia). A review. *Dipterologica bohemoslovaca* 12, *Acta Fac. Ecol.*, 12, Suppl. 1: 25–53.
- BITUŠÍK P. 1997. Biologické hodnotenie vybraných plies v Západných Tatrách na základe mediálnych spoločenstiev pakomárov (Diptera, Chironomidae). In *Midriak R. (Ed.), Biosférické rezervácie na Slovensku. Zbor. ref. z konf., FEE TU Zvolen*, 17.-18. 9. 1996, p. 175–180.
- BITUŠÍK P., KOPÁČEK J., STUHLÍK E. & ŠPORKA F. 2006. Limnology of lakes in the Tatra Mountains. *Biologia, Bratislava*, 61/Suppl. 18: S1–S221.
- BITUSIK P, KUBOVČÍK V., ŠTEFKOVÁ E., APPLEBY P.G. & SVITOK M. 2009: Subfossil diatoms and chironomids along an altitudinal gradient in the High Tatra Mountain lakes: a multi-proxy record of past environmental trends. *Hydrobiologia*, 631: 65–85.
- BÍLÝ J. 1941. Příspěvek ku poznání květeny rozsivek Vysokých Tater. *Práce Mor. Přír. Spol.*, 13: 1–12.
- BÍLÝ J. & MARVAN P. 1959. Rozsivky „věčného deště“ pod Stalinovým štítem ve Vysokých Tatrách. *Sborník prác Tatranskom národnom parku*, 3: 57–73.
- BLENCKNER T. 2005. A conceptual model of climate-related effects on lake ecosystems. *Hydrobiologia*, 533: 1–14.
- BOHUŠ I. 2005. Prvé správy o tatranských rybách. *Tatry*, 6: 30.

- BOMBÓWNA M. 1965. Hydrochemical investigations of the Morskie Oko lake and the Czarny Staw lake above the Morskie Oko in the Tatra Mountains. *Limnological Investigations in the Tatra Mountains and Dunajec River Basin. Polska akademia nauk, Kraków, Zeszyt Nr 11*: 7–17.
- BRTEK J. 1977. Anostraca, Notostraca, Conchostraca a Calanoida Slovenska. 2. časť. *Acta Rer. natur. Mus. nat. slov., Bratislava*, 23: 117–150.
- BUCZKO K., MAGYARI E.K., BITUSIK P. & WACNIK A. 2009: Review of dated Late Quaternary palaeolimnological records in the Carpathian Region, east-central Europe. *Hydrobiologia*, 631: 3–28.
- BULÁNKOVÁ E., HALGOŠ J., KRNO I., BITUŠÍK P., ILLEŠOVÁ D., LUKÁŠ J., DERKA T. & ŠPORKA F. 2001. The influence of different thermal regime on the structure of coenoses of stenothermal hydrobionts in mountain streams. *Acta Zoologica Univ. Com.*, 44. 95–102.
- CAMERON N.G., BIRKS H.J.B., JONES V.J., BERGE F., CATALAN J., FLOWER R.J., GARCIA J., KAWECKA B., KOINIG K.A., MARCHETTO A., SANCHEZ-CASTILLO P., SCHMIDT R., ŠIŠKO M., SOLOVIEVA N., ŠTEFKOVÁ E. & TORO M. 1999. Surface-sediment and epilithic diatom pH calibration sets for remote European mountain lakes (AL:PE Project) and their comparison with the Surface Waters Acidification Programme (SWAP) calibration set. *Journal of Paleolimnology*, 22: 291–317.
- CATALAN J., BARBIERI M.G., BARTUMEUS F., BITUSIK P., BOTEV I., BRANCELJ A., COGALNICEANU D., MANCA M., MARCHETTO A., OGNJANOVA-RUMENOVA N., PLA S., RIERADEVALL M., SORVARI S., STEFKOVA E., STUHLÍK E. & VENTURA M. 2009. Ecological thresholds in European alpine lakes. *Freshwater Biology*, 54: 2494–2517.
- ČERNOSVITOV L. 1930. Příspěvky k poznání fauny tatranských Oligochaetů. *Věstník Kraľovské české společnosti*, 9: 1–8.
- ČIAMPOROVÁ-ZAŤOVIČOVÁ Z., HAMERLÍK L., ŠPORKA F. & BITUŠÍK P. 2010. Littoral benthic macroinvertebrates of alpine lakes (Tatra Mts) along an altitudinal gradient: a basis for climate change assessment. *Hydrobiologia*, 648: 19–34.
- ČIAMPOROVÁ-ZAŤOVIČOVÁ Z. & ČIAMPOR F. Jr. 2011: Aquatic beetles of the alpine lakes: diversity, ecology and small-scale population genetics. *Knowledge and Management of Aquatic Ecosystems* 402: ???10
- DADAY E. 1897. Beiträge zur Kenntnis der Mikrofauna der Taträsee. *Természeträzsi Füzetek, Budapest*, 20: 149–196.
- DARGOCKÁ J., KNESLOVÁ P. & STUHLÍK E. 1997. Fytoplanktón niektorých rôzne acidifikovaných plies Vysokých Tatier. *Štúdie o Tatranskom národnom parku*, 2: 41–62.
- DERKA T. & SVITOK M. 2007. Population dynamics of mayflies (Ephemeroptera) in Carpathian mountain stream. *Programme and Abstracts, Fifth Symposium for European Freshwater Sciences (SEFS5), Palermo, Italy, 2007*, p. 65.
- DEVÁN P. 1984. Ephemeroptera des Flusses Belä. *Práce laboratória rybárstva a hydrobiológie, Bratislava*, 4: 119–158.
- DÍTĚ D., PUKAJOVÁ D. & SLIVINSKÝ J. 2004. *Sparganium angustifolium* (Sparganiaceae) – a new locality in the Carpathians. *Biologia, Bratislava*, 59: 491–492.
- DUMNICKA E. & GALAS J. 2010. Stan wiedzy o skąposzczetach wodnych (Oligochaeta) Tatrzáńskiego Parku Narodowego. *Nauka a zarządzenie obszarem Tatr i ich otoczeniem, Zakopane. Tom II.*, p. 95–100.

- DYK V. 1958. Ekologické poznatky o rybách Štrbského plesa. *Zborník prác o Tatranskom národnom parku*, 2: 74–96.
- DYK V. 1938. Několik slov o pstruzích v Popradském plese. *Rybářský věstník*, 18: 11–12.
- DZIĘDZIELEWICZ J. 1895. Zestawienie zapiskow o owadach siatkoskrzydlych w Tatrach. *Sprawozdania Komisji Fizjograficznej Akademii Umiejętności w Krakowie*, 26: 26–151.
- ERTL M. 1963. Príspevok k poznaniu zimného zooplanktónu Štrbského plesa. *Biológia*, Bratislava, 18: 787–791.
- ERTL M. 1965. Chemizmus Popradského plesa. *Zborník prác o Tatranskom národnom parku*, 8: 45–55.
- ERTL M. (ed.) 1984a. Limnologie des Flusses Belá. *Práce rybárstva a hydrobiológie*, 4: 1–230.
- ERTL M. 1984b. Die Besiedlung verschiedener Typen des Grundes und des hyporheischen Interstitials des Flusses Belá. *Práce rybárstva a hydrobiológie*, 4: 63–98.
- ERTL M. & VRANOVSKÝ M. 1964. Zooplanktón Popradského plesa. *Biológia*, Bratislava, 19: 675–689.
- ERTL M., JURIŠ Š. & VRANOVSKÝ M. 1965. K poznaniu planktónu Veľkého a Malého Hincovho plesa *Zborník prác o Tatranskom národnom parku*, 8: 57–69.
- ERTLOVÁ E. 1964. Príspevok k poznaniu zoobentosu Popradského plesa. *Biológia*, 19: 666–674.
- ERTLOVÁ E. 1987. Chironomids (Chironomidae, Diptera) of the littoral of the selected lakes in the High Tatras. *Acta Facultatis Rerum Naturalium Universitatis Comenianae, Zoologia*, 29: 53–65.
- ERTLOVÁ E. 1984. Charakteristik der Chironomidengemeinschaften des Flusses Belá. *Práce laboratória rybárstva a hydrobiológie, Bratislava*, 4: 213–230.
- FJELLHEIM A., RADDUM G.G., VANDVIK V., COGALNICEANU D., BOGGERO A., BRANCELJ A., GALAS J., SPORKA F., VIDINOVA Y., BITUSIK P., DUMNICKA E., GÁLDEAN N., KOWNACKI A., KRNO I., PEDA E., RÎSNOVEANU G. & STUHLIK E. 2009. Diversity and distribution patterns of benthic invertebrates along alpine gradients. A study of remote European freshwater lakes. *Advanc. Limnol.* 62, *Patterns and factors of biota distribution in remote European mountain lakes*, p. 167–190.
- FOTT J., STUHLÍK E., STUHLÍKOVÁ Z., STRAŠKRABOVÁ V., KOPÁČEK J. & ŠIMEK K. 1992. Acidification of lakes in Tatra Mountains (Czechoslovakia) and its ecological consequences. *Doc. Ist. ital. Idrobiol.*, 32: 69–81.
- FOTT J., PRAŽÁKOVÁ M., STUHLÍK E. & STUHLÍKOVÁ Z. 1994. Acidification of lakes in Sumava (Bohemia) and in the High Tatra Mountains (Slovakia). *Hydrobiologia*, 274: 37–47.
- FOTT J., BLAŽO M., STUHLÍK E. & STRUNECKÝ O. 1999. Phytoplankton in three Tatra Mountain lakes of different acidification status. *J. Limnol.*, 58: 107–116.
- FUDAKOWSKI J. 1930. Fauna ważek (Odonata) Tatr polskich. *Sprawozdania Komisji Fizjograficznej*, 64: 87–174.
- GALAS J., DUMNICKA E., KAWECKA B., KOWNACKI A., JELONEK M., STÓP P. & WOJTAN K. 1996. Ecosystems of some Tatra lakes - the Polish participation in the international project AL:PE2. In Kownacki A. (ed.). *Przyroda Tatrzaskiego Parku Narodowego a Człowiek, Tom 2, Biologia, Kraków – Zakopane*, p. 96–99.

- GALAS J. 2010. Wpływ czynników środowiskowych w wysokogórskich jeziorach tatrzańskich na różnorodność ich fauny dennej. In *Joniak T. (ed.), Bezkręgowce denne wód parków narodowych Polski. Zakład Ochrony Wód, Wydział Biologii, Uniwersytet im. Adama Mickiewicza, Poznań.*
- GĄSIOROWSKI M. & SIENKIEWICZ E. 2010. 20th century acidification and warming as recorded in two alpine lakes in the Tatra Mountains (South Poland, Europe). *Science of the Total Environment*, 408: 1091–1101.
- GELIENOVÁ R. 2011. Litorálna bentická makrofauna niektorých tatranských plies v období zotavovania z acidifikačného stresu. *Limnologický spravodajca* 1/2011: 11–16.
- GIEYSZTOR M. 1937. Remarques sur le faune des Turbellaries lacs et torrents des Tatras (Note preliminaire). *Verh. Int. Verein. Theoret. Limnol.*, 8: 91–94.
- GIŁKA W. & ABRAMCZUK Ł. 2006. *Micropsectra davigra* sp. n. from the Tatra Mountains - a contribution to the systematics to the *Micropsectra attenuata* species group (Diptera: Chironomidae). *Polskie Pismo Entomologiczne*, 75: 39–44.
- GLIWICZ Z.M. 1963. Wpływ zarybienia na biocenozę jezior tatrzańskich. *Chrońmy Przyr. Ojcz.*, 5: 27–35.
- GLIWICZ Z.M. 1967. Zooplankton and temperature – oxygen conditions of two alpine lakes of the Tatra Mountains. *Pol. Arch. Hydrobiol.*, 14: 53–72.
- GOWIN F. & ZAVŘEL J. 1944. Nový *Procladius* z Vysokých Tater. *Procladius tatrensis* Gow. n. sp. *Entomol. Listy*, 7: 87–90.
- GREGOR V. & PAČL J. 2005. Hydrológia tatranských jazier. *Acta Hydrologica Slovaca*, 6: 161–187.
- GROSSINGER J.B. 1794. *Universa historia physica regni Hungariae secundum tria regna naturae digesta* T. 3. Ichthyologia, sive historia piscium et amphiborim. Posonii (u.a.), Weber.
- HAMERLÍK L. 2008. Taxocenózy pakomárovitých (Diptera: Chironomidae) litorálu, prítoku a odtoku troch vysokotatranských jazier. *PhD thesis, Fakulta ekológie a environmentalistiky Technickej univerzity vo Zvolene*, 111 pp.
- HAMERLÍK L., ŠPORKA F. & ZAŤOVIČOVÁ Z. 2006: Macroinvertebrates of inlets and outlets of the Tatra Mountain lakes (Slovakia). *Biologia, Bratislava*, 61/ Suppl. 18: 167–169.
- HINDÁK F. & KAWECKA B. 2010. Sinice a riasy, p. 313–318. In *Chovancová B., Koutná A., Ľadygin Z. & Šmatlák J. (Eds), Tatry – Príroda. Baset, Praha*, 648 pp.
- HAMERLÍK L. & BITUŠÍK P. 2009. The distribution of littoral chironomids along an altitudinal gradient in High Tatra Mountain lakes: Could they be used as indicators of climate change? *Ann. Limnol. - Int. J. Lim.*, 45: 145–156.
- HINDÁK F. & KOVÁČIK L. 1993. Súpis siníc a rias Tatranského národného parku. *Zborník prác o Tatranskom národnom parku*, 33: 235–279.
- HOLČÍK J. & NAGY Š. 1986. Ichtyofauna Štrbského plesa. I. Druhové zloženie. *Zborník prác o Tatranskom národnom parku*, 27: 5–24.
- HOŘICKÁ Z., STUHLÍK E., HUDEC I., ČERNÝ M. & FOTT J. 2006. Acidification and the structure of crustacean plankton in mountain lakes: The Tatra Mountains (Slovakia, Poland). *Biologia, Bratislava*, 61/ Suppl., 18: S121–S134.
- HRABĚ S. 1939a. Vodní Oligochaeta z Vysokých Tater. *Věstník Čs. zoologické společnosti v Praze*, 6-7: 209–236.

- HRABĚ S. 1939b. Bentická zvířena tatranských jezer. *Sborník Klubu Přírodověd. v Brně*, 22: 1–13.
- HRABĚ S. 1942. O bentické zvířeně jezer ve Vysokých Tatrách. *Physiographica Slovaca, Acta Erudita Societatis Slovaca*, Bratislava, 8: 124–177.
- HRABĚ S. 1961. Dva nové druhy Rhynchelmis ze Slovenska. *Publ. Fac. Sci. Univ. J.E. Purkyně, Brno*, 421: 129–146.
- HRBÁČEK J., BRTEK J., VRANOVSKÝ M. & ŠTĚRBA O. 1974. Zooplanktón a význační zástupcovia niektorých skupín drobného vodného živočíšstva tatranských plies. *Zborník prác o Tatranskom národnom parku*, 16: 105–109.
- HUDEC I. & ILLYOVÁ M. 2010. Zooplanktón tatranských plies, p. 417–422. In Chovancová B., Koutná A., Ladygin Z. & Šmatlák J. (Eds), *Tatry – Příroda. Baset, Praha*, 648 pp.
- HUDEC I. & STUHLÍK E. 2002. Zooplanktón tatranských plies. *Oecologia Montana*, 11: 60–64.
- CHVOJKA P. 1992. Chrostíci (Trichoptera, Insecta) tatranského národního parku. *Zborník prác o Tatranskom národnom parku*, 32: 165–195.
- IAROŠOVÁ K. 2011. Zoskupenia pakomárov (Diptera, Chironomidae) vysokotatranských jazier: štruktúra a časové zmeny, *Limnologický spravodajca*, 2/2011: 42–45.
- JANKOVSKÁ V. & POKORNÝ P. 2008. Forest vegetation of the last full-glacial period in the Western Carpathians (Slovakia and Czech Republic). *Preslia*, 80: 307–324.
- JEDLIČKA L. 1984. Simuliidengemeinschaften des Flusses Belá un seiner Nebenflüsse. *Práce laboratória rybárstva a hydrobiológie, Bratislava*, 4: 193–211.
- JURIŠ Š. 1964. Fytoplanktón Popradského plesa. *Biológia*, 19: 690–704.
- JURIŠ Š. & KOVÁČIK L. 1987. Príspevok k poznaniu fytoplanktónu jazier vo Vysokých Tatrách. *Zbor. Slov. Nar. Muz., Prir. Vedy*, 33: 23–40.
- JURIŠ Š., ERTL M., ERTLOVÁ E. & VRANOVSKÝ M. 1965. Niektoré poznatky z hydrobiologického výskumu Popradského plesa. *Zborník prác o Tatranskom národnom parku*, 8: 33–44.
- KASPRZAK K. & ŠPORKA F. 1991. *Pisidium casertanum* (Poli) (Sphaeriidae, Bivalvia) v tatranských jazerách. *Zborník prác o Tatranskom národnom parku*, 31: 183–190.
- KAWECKA M. 1971. Zonal distribution of alga communities in streams of Polish High Tatra Mts. *Acta Hydrobiol.*, 13: 393–414.
- KAWECKA B. 1980. Sessile algae in European mountain streams. 1. The ecological characteristics of communities. *Acta Hydrobiologica*, 22: 361–420.
- KAWECKA B. & GALAS J. 2003. Diversity of epilithic diatoms in high mountain lakes under the stress of acidification (Tatra Mts, Poland). *Ann. Limnol. – Int. J. Lim.*, 39: 239–253.
- KAWECKA M., KOWNACKA M. & KOWNACKI A. 1971. General characteristics of the biocenosis in the streams of the Polish High Tatras. *Acta Hydrobiol.*, 13: 465–476.
- KAWECKA B., KOWNACKI A. & KOWNACKA M. 1978. Food relations between algae and bottom fauna communities in glacial streams. *Verh. Internat. Verein. Limnol.*, 20: 1527–1530.
- KERNAN M., VENTURA M., BITUSIK P., BRANCELJ A., CLARKE G., VELLE G., RADDUM G.G., STUHLÍK E. & CATALAN J. 2009. Regionalisation of remote European mountain lake ecosystems according to their biota: environmental vs. geographical patterns. *Freshwater Biology*, 54: 2470–2493.

- KNESLOVÁ P., DARGOCKÁ J. & STUHLÍK E. 1997. Zooplankton osmi různě acidifikovaných ples ve Vysokých Tatrách. *Štúdie o Tatranskom národnom parku*, 2: 123–134.
- KOCIAN L., CICHOCKI W., BALÁŽ M., TOPERCER J. & BALÁŽ E. 2010. Vtáky, p. 529–556. In Chovancová B., Koutná A., Ladygin Z. & Šmatlák J. (Eds), *Tatry – Příroda. Baset, Praha*, 648 pp.
- KONIAR P. 1955. Príspevok k poznaniu vírnikov (Rotatoria) machov Vysokých Tatier. *Biológia*, 10: 449–463.
- KONIAR P. 1957. Zoocenóza machov vo vodopádach a potokoch Vysokých Tatier. *Acta Fac. Rerum Natur. Univ. Comen., Zoologia*, 2: 87–107.
- KODADA J. 1990. K poznaniu spoločenskíev vodných chrobákov (*Coleoptera aquicola*) troch vybraných plies Vysokých Tatier. *Entomologické problémy*, 20: 95–104.
- KOPÁČEK J., VESELÝ J. & STUHLÍK E. 2001. Sulphur and nitrogen fluxes and budgets in the Bohemian Forest and Tatra Mountains during the Industrial Revolution (1850–2000). *Hydrol. Earth Syst. Sci.*, 5: 391–405.
- KOPÁČEK J. & VESELÝ J. 2005. Sulfur and nitrogen emissions in the Czech Republic and Slovakia from 1850 till 2000. *Atmospheric Environment*, 39: 2179–2188.
- KOPÁČEK J. & STUHLÍK E. 1994. Chemical characteristic of lakes in the High Tatra Mountains, Slovakia. *Hydrobiologia*, 274: 49–56.
- KOPÁČEK J., STUHLÍK E., STRAŠKRABOVÁ V. & PŠENÁKOVÁ P. 2000. Factors governing nutrient status of mountain lakes in the Tatra Mountains. *Freshwater Biology*, 43: 369–383.
- KOPÁČEK J., STUHLÍK E., VESELÝ J., SCHAUMBURG J., ANDERSON I.C., FOTT J., HEJZLAR J. & VRBA J. 2002. Hysteresis in reversal of Central European mountain lakes from atmospheric acidification. *Water, Air, and Soil Pollution, Fokus 2*: 91–114.
- KOPÁČEK J., HARDEKOPF D., MAJER V., PŠENÁKOVÁ P., STUHLÍK E. & VESELÝ J. 2004. Response of alpine lakes and soils to changes in acid deposition: the MAGIC model applied to the Tatra Mountain region, Slovakia-Poland. *J. Limnol.*, 63: 143–156.
- KOPACEK J., HEJZLAR J., STUHLIK E., FOTT J. & VESELY J. 1998. Reversibility of acidification of mountain lakes after reduction in nitrogen and sulphur emissions in Central Europe. *Limnol. Oceanogr.*, 43: 357–361.
- KOŠČO J. & KOŠUTH P. 1999. Ichtyofauna Štrbského plesa. *Poľovníctvo a rybárstvo*, 12: 30–31.
- KOTARBA A. 2004. Geomorphic events in the High Tatra Mountains during the Little Ice Age. *Prace Geograficzne IG i PZ PAN*, 197: 9–55.
- KOTARBA A. 2006. The Little Ice Age in the High Tatra Mountains. *Studia Quaternaria*, 23: 47–53.
- KOTARBA A., ŁOKAS E. & WACHNIEW P. 2002. ²¹⁰Pb dating of young Holocene sediments in high mountains lakes of the Tatra Mountains. *Geochronometria*, 21: 73–78.
- KOTULA B. 1884. O pionowym rozsiedleniu ślimaków tatrzańskich. *Spraw. Kom. Fizjogr. PAU*, 16: 139–203.
- KOWALEWSKI M. 1914. Materiały do fauny polskich skaposzczetow wodnych (Oligochaeta aquatica). II. *Sprawozdania Komisji Fizjograficznej Akademii Umiejętności w Krakowie* 48: 134–243.

- KOWNACKA M. & KOWNACKI A. 1965a. Fresh water invertebrates of Stawki Mnichowe pools in the Tatra Mountains. *Komitet Zagospodarowania Ziemi Górskich PAN*, 11: 81–90.
- KOWNACKA M. & KOWNACKI A. 1965b. The bottom fauna of the river Białka and its Tatra tributaries the Rybi Potok and Potok Roztoka. *Komitet Zagospodarowania Ziemi Górskich PAN*, 11: 129–151.
- KOWNACKA M. & KOWNACKI A. 1968. The influence of ice cover on bottom fauna in the Tatra streams. *Acta Hydrobiol.*, 10: 95–102.
- KOWNACKA M. & KOWNACKI A. 1972. Vertical distribution of zoocenose in the streams of the Tatra, Caucasus and Balkans Mts. *Verh. Internat. Verein. Limnol.*, 18: 742–750.
- KOWNACKI A. 1971. Taxocens of Chironomidae in streams of Polish High Tatra Mts. *Acta Hydrobiol.*, 13: 439–464.
- KOWNACKI A. 1977. Biocenosis of a mountain stream under the influence of tourism. 4. The bottom fauna of the stream Rybi Potok (the High Tatra Mts). *Acta Hydrobiol.*, 19: 293–312.
- KOWNACKI A. 1985. Effect of drought on the invertebrate communities of high mountain streams. *Verh. Internat. Verein. Limnol.*, 22: 2069–2072.
- KOWNACKI A. 2008. Kryon – communities of high mountain streams. *Annales Universitatis Mariae Curie-Skłodowska, Lublin – Polonia*, Sectio C, 82: 59–80.
- KOWNACKI A. 2010a. Chironomidae (Diptera, Insecta) Tatrzańskiego Parku Narodowego - rozmieszczenie, ekologia, zoogeografia. *Nauka a zarządzanie obszarem Tatr i ich otoczeniem, Tom II, Zakopane*, p. 113–118.
- KOWNACKI A. 2010b. Makrofauna denna w wodach Tatrzańskiego Parku Narodowego – stan aktualny, zagrożenia, ochrona. In *Joniak T. (ed.), Bezkręgowce denne wód parków narodowych Polski. Zakład Ochrony Wód, Wydział Biologii, Uniwersytet im. Adama Mickiewicza, Poznań*.
- KOWNACKI A. & KOWNACKA M. 1965. The bottom fauna of the lakes Morskie Oko and Wielki Staw in the Polish Tatra Mountains. *Komitet Zagospodarowania Ziemi Górskich PAN*, 11: 33–38.
- KOWNACKI A. & KOWNACKA M. 1971. The significance of Chironomidae in the ecological characteristics of streams in the High Tatra. *Limnologica* (Berlin), 8: 53–59.
- KOWNACKI A. & ŻUREK R. 1996. Fauna jezior. In *Mirek Z., Głowaciński Z., Klimek K., Piękoś-Mirkowa H. (Eds). Przyroda Tatrzańskiego Parku Narodowego. Tatry i Podtatrze, Zakopane – Kraków*, 3: 535–553.
- KOWNACKI A., GALAS J., KAWECKA B., SZAREK E. & WOJTAN K. 1993. Struktura i funkcjonowanie ekosystemów potokowych w Tatrzańskim Parku Narodowym. In *Radwan S. Karbowski Z. & Soltys M. (eds), Ekosystemy wodne i torfowiskowe w obszarach chronionych, Lublin*, p. 40–43.
- KOWNACKI A., DUMNICKA E., GALAS J., KAWECKA B. & WOJTAN K. 1997. Ecological characteristics of a high mountain lake–outlet stream (Tatra Mts, Poland). *Arch. Hydrobiol.*, 139: 113–128.
- KOWNACKI A., KAWECKA B., DUMNICKA E. & GALAS J. 2002. The reason of extinction and possibility of reintroduction *Branchinecta paludosa* (O.F. Müller, 1788) in the Tatra National Park. In *Borowiec W., Kotarba A., Kownacki A., Krzan Z. & Mirek Z.*

- (eds). *Przemiany środowiska przyrodniczego Tatr. TPN, Krak. Odd. PTPNoZ, Kraków – Zakopane*, p. 297–302.
- KRNO I. 1984. Plecoptera des Einzugsgebietes des Flusses Belá. *Práce laboratória rybárstva a hydrobiológie, Bratislava*, 4: 159–191.
- KRNO I. 1987. Classifications of Streams of the Upper Váh River Basin (West Carpathians). *Acta Fac. Rer. Nat. Univ. Comen., Zoologia*, 29: 33–52.
- KRNO I. 1988a. Makrozoobentos litorálu tatranských jazier. *Zborník prác o Tatranskom národnom parku*, 28: 235–250.
- KRNO I. 1988b. Podenky (Ephemeroptera) a pošvatky (Plecoptera) vybraných jazier TANAP-u, ich prítokov a odtokov. *Zborník prác o Tatranskom národnom parku*, 28: 217–234.
- KRNO I. 1991a. Macrozoobenthos of the Tatra lakes littoral (the High Tatras) and its affection by acidification. *Biológia, Bratislava*, 46: 495–506.
- KRNO I. 1991b. Makrozoobentos litorálu jazier Západných Tatier a ich odtokov. *Zborník prác o Tatranskom národnom parku*, 31: 217–227.
- KRNO I. 2006. Macrozoobenthos of two different catchment areas of the Tatra Mountain lakes with a special reference on the effects of acidification. *Biologia, Bratislava 61/ Suppl.*, 18: S181–S184.
- KRNO I., ERTLÓVÁ E., TOMAJKA J. & ŠPORKA F. 1986. Nové poznatky o typológii tatranských jazier. *Správy Slovenskej zoológickej spoločnosti*, 12: 130–135.
- KRNO I., ŠPORKA F., ŠTEFKOVÁ E., TIRJAKOVÁ E., BITUŠÍK P., BULÁNKOVÁ E., LUKÁŠ J., ILLÉŠOVÁ D., DERKA T., TOMAJKA J. & ČERNÝ J. 2004. Ecological study of a high-mountain stream ecosystem (Hincov potok, high Tatra Mts., Slovakia). *Acta Soc. Zool Bohem.*, 69: 299–316.
- KRNO I., ŠPORKA F., GALAS J., HAMERLÍK L., ZAŤOVIČOVÁ Z. & BITUŠÍK P. 2006. Littoral benthic macroinvertebrates of mountain lakes in the Tatra Mountains (Slovakia, Poland). *Biologia, Bratislava*, 61/ Suppl., 18: S147–S166.
- KRNO I., BITUŠÍK P. & ŠPORKA F. 2010. Bentická makrofauna, p. 423–434. In Chovancová B., Koutná A., Ladygin Z. & Šmatlák J. (Eds), *Tatry – Príroda. Baset, Praha*, 648 pp.
- KUBÍČEK F. 1965. Beitrag zur Kenntnis der Art *Cyclops tatricus* Kožmiński (Crustacea, Copepoda) in der Tschechoslowakei. *Hydrobiologia*, 26: 75–84.
- KUBÍČEK F. & VLČKOVÁ D. 1954. Příspěvek k poznání zooplanktonu západní jezerní oblasti Liptovských holí. *Práce brněnské základny ČSAV*, 26: 21–48.
- KUBOVČÍK V. 2004. The development of the aquatic ecosystem at Zmarzły Staw lake (High Tatra Mts., Polish), during last approximately 130 years. *Dipterologica bohemoslovaca 11, Folia Fac. Sci. Nat. Univ. Masaryk. Brun., Biol.*, 109: 163–172.
- KUBOVČÍK V. 2012. Paleoekológia tatranských jazier: pakomáre (Diptera, Chironomidae), klimatické zmeny a acidifikácia. *Vydavateľstvo Technickej univerzity vo Zvolene, Zvolen* (in press).
- KUBOVČÍK V. & BITUŠÍK P. 2006. Subfossil chironomids (Diptera. Chironomidae) in three Tatra Mountain lakes (Slovakia) on an acidification gradient. *Biologia, Bratislava*, 61/ Suppl. 18: S215–S222.
- KYSELOVÁ Z. & BIELCZYK U. 2010. Lišejníky, p. 319–338. In Chovancová B., Koutná A., Ladygin Z. & Šmatlák J. (Eds), *Tatry – Príroda. Baset, Praha*, 648 pp.

- LACIKA J. 2010. Geomorfológia a horopis, p. 33–44. In Chovancová B., Koutná A., Ładygin Z. & Šmatlák J. (eds), *Tatry – Príroda. Baset, Praha*, 648 pp.
- ŁAJCZAK A., 1982. Wahania temperatury przypowierzchniowej warstwy wody w jeziorach tatrzańskich o różnej ekspozycji (Fluctuations in the temperature of the surface water layer in Tatra lakes of different exposure). *Czas. Geogr.*, 53: 29–44.
- LAPIN M., NIEPLOVÁ E. & FAŠKO P. 1995. Regionálne scenáre zmien teploty vzduchu a zrážok na Slovensku. *Zborník NKP SR*, 3, 97 pp.
- LHOTSKY O. 1971. Bibliografia algologiczna Tatr. *Acta Hydrobiologica*, 13: 477–490.
- LINDNER L., DZIERZEK J., MARCINIAK B. & NITYCHORUK J. 2003. Outline of Quaternary glaciations in the Tatra Mts.: their development, age and limits. *Geol. Quart.*, 47: 269–280.
- LITYŃSKI A. 1913. Revision der Cladocerenfauna der Tatra-Seen. 1. Teil Daphnidae. *Bull. Acad. Sci. Cracovie, cl. Mathem. Natur., Kraków, Ser. B*: 566–623.
- LITYŃSKI A. 1917. Jeziora tatrzańskie i zamieszkująca je fauna wiosłarek. *Sprawozdania Komisji Fizjograficznej Akademii Umiejętności w Krakowie*, 51: 1–88.
- LUKNIŠ M. 1973. Reliéf Vysokých Tatier a ich predpolia. *SAV, Bratislava*, 375 pp.
- MADALIŃSKI K. 1961. Moss dwelling Rotifers of Tatra streams. *Pol. Arch. Hydrobiol.*, 9: 243–263.
- MALICKY H. 1983. Chorological patterns and biome types of European Trichoptera and the freshwater insects. *Arch. Hydrobiol.*, 96: 223–244.
- MARČEK A. 1971. Tatranské plesa podľa najnovších meraní. *Zborník prác o Tatranskom národnom parku*, 13: 373–381.
- MARKIEWICZ F. 1967. Ichtofonoza u pstruga źródlanego (*Salmo fontinalis* L.) w Zielonym Stawie Gaścienicowym. *Wszechświat*, 3: 78–79.
- MARKOVÁ S., ČERNÝ M., REES D.J. & STUHLÍK E. 2006. Are they still viable? Physical conditions and abundance of *Daphnia pulex* resting eggs in sediment cores from lakes in the Tatra Mountains. *Biologia, Bratislava*, 61/ Suppl., 18: S135–S146.
- MAYER K. 1939. Příspěvek k poznání chrostíků jižního svahu Vyokých Tater. *Časopis pro výs. Slovenska a Podkarpatské Rusi*, 10: 185–204.
- MIHÁLYI F. 1954. Revision der Süßwasserfische von Ungarn und der angrenzenden Gebieten in der Sammlung des Ungarischen Naturwissenschaftlichen Museums. *Annales historico – naturales Musei nationalis hungarici*, 5: 433–456.
- MINKIEWICZ S. 1914. Przegląd fauny jezior tatrzańskich. *Sprawozdania Komisji Fizjograficznej Akademii Umiejętności w Krakowie*, 48: 1–26, Tabs 1–5.
- MINKIEWICZ S. 1917. Die Crustaceen der Tatrseen. Eine physiographisch-faunistische Skizze. *Extrait du Bulletin de l'Academie des Sciences des Cracovie, Cl. Sci. Math. et Natur.*: 262–278.
- MOCSÁRY A. 1899. Pseudo-Neuroptera, Neuroptera. In Pászlavszky J. (ed.), *Fauna Regni Hungariae, Regia societas scientiarum naturalium, Hungarica, Budapest*, p. 33–44.
- MUŽÍK V., ZONTÁG M. & KRÁE P. 2004. Optimalizácia vodného ekosystému Štrbského plesa. *Štúdie o Tatranskom národnom parku*, 7: 449–467.
- NAGY Š. & ERTLOVÁ E. 1984. Quantitative Verhältnisse des Makrozoobenthos des Flusses Belá. *Práce laboratória rybárstva a hydrobiológie, Bratislava*, 4: 273–286.
- NEDBALOVÁ L., STUHLÍK E. & STRUNECKÝ O. 2006. Phytoplankton of a mountain lake (Ľadové pleso, the Tatra Mountains, Slovakia): Seasonal development and first

- indications of a response to decreased acid deposition. *Biologia, Bratislava*, 61/Suppl. 18: S91–S100.
- NEDBALOVÁ L. & STUHLÍK E. 2012. Sezónní vývoj sněžných řas na ledové pokrývce vysokohorského plesa (Ladové pleso, Vysoké Tatry). In Čiamporová-Zaťovičová Z. (ed.), XVI. Konferencia Slovenskej limnologickej spoločnosti a České limnologickej spoločnosti. Zborník príspevkov, p. 120.
- NOVIKMEC M., SVITOK M., KOČICKÝ D., ŠPORKA F. & BITUŠÍK P. 2012. Surface water temperature and ice cover of Tatra Mountain lakes depend on altitude, direct insolation and bathymetry. *Arctic, Antarctic and Alpine Research* (accepted)
- NOWICKI M. 1873a. Beiträge zur Kenntnis der Dipterenfauna Galiziens. *Krakau, Jagiellonische Universitäts Buchdruckerei*: 1–35.
- NOWICKI M. 1873b. Beiträge zur Insectenfauna Galiziens. *Kraków, Jagiellonische Universitäts-Buchdruckerei*: 1–55.
- NOWICKI M.S. 1868. Zapisky z fauny tatrzańskej. *Sprawozdania Komisji Fizjograficznej c.k. Towarzystwa Naukowego Krakowskiego*, 1: 179–206.
- OBR S. 1955. Příspěvek k studiu fauny jezer a bystrin v Liptovských holých. *Acta. Soc. Zool. Bohemoslov.*, 19: 9–26.
- OLSZEWSKI P. 1948: Winter stratification of oxygen in the larger Tatra Lakes. *Rozprawy Wydz. Mat. – Przyrod.*, 72A: 185–265.
- PACL J. 1994. 6 Vodstvo. In Vološčuk I. (ed.), *Tatranský národný park. Biosférická rezervácia. Gradus, Martin*, p. 66–78.
- PACL J. 2010. Hydrológia, p. 247–254. In Chovancová B., Koutná A., Ładygin Z. & Šmatlák J. (eds), *Tatry- Příroda. Baset, Praha*, 648 pp.
- PACL J. & WIT-JOŹWIKOWA K. 1974. 7. Teplota vôd. In Konček M. (ed). *Klíma Tatier, Veda, Bratislava*, p. 181–204.
- PASCHALSKI J. 1951. 70-lecie zarybnienia Czarnego Stawu Gąsienicowego w Tatrach. *Gosp. Ryb.*, 4: 15–16.
- PLATER A. 1852. Spis zwierząt ssących, ptaków i ryb krajowych systematycznie ułożony na oddziały, rzędy, pokrewieństwa, rodzaje i gatunki. *Wilno*, 160 pp.
- PONGRÁCZ S. 1914. Magyarország Neuropteroidái (Enumeratio Neuropteroidum Regni Hungariae). *Rovartani Lepok*, 20 (11-12): 109–155.
- RADDUM G.R., FJELLHEIM A. & HESTHAGEN T. 1988. Monitoring of acidification by the use of aquatic organisms. *Verh. Internat. Verein. Limnol.*, 23: 2291–2297.
- RAVEN P., HOLMES N., DAWSON H., ŁAWNICZAK A., BULÁNKOVÁ E., TOPERCER J. & LEWIN I. 2011. River Habitat and Macrophyte Surveys in the High Tatra Mountains of Slovakia and Poland. Results from 2010. *Final Report*, 33 pp.
- RUBÍN J., GALVÁNEK J. & VYDRA V. 1987. Klenoty neživej prírody Slovenska. *Osveta, Martin*, 272 pp.
- RYBNÍČKOVÁ E. & RYBNÍČEK K. 2006. Pollen and macroscopic analyses of sediments from two lakes in the High Tatra mountains, Slovakia. *Veget. Hist. Archaeobot.*, 15: 345–356.
- SACHEROVÁ V., KRŠKOVÁ R., STUHLÍK E., HOŘICKÁ Z., HUDEC I. & FOTT J. 2006. Long-term change of the littoral Cladocera in alpine lakes in the Tatra Mountains through a major acidification event. *Biologia, Bratislava*, 61/ Suppl., 18: S109–S119.

- SCHOENEMUND E. 1930. Pseudoneuropteren der Hohen Tatra. *Wiener Entomol. Ztg.*, 47: xxx
- SOBOLEWSKI W. 1965. The ichtyofauna of the Bialka Tatrzańska stream with respect to the characteristics of brown trout (*Salmo trutta morpha fario* L.). *Acta Hydrobiol.*, 7: 197–224.
- STANGENBERG M. 1938. Zur Hydrochemie der Tatrseen. *Verh. Int. Verein. Limnol.*, 8: 211–220.
- STARMACH K. 1982. Stream ecosystems in mountain grasslands (West Carpathians). 11. Fish. *Acta Hydrobiol.*, 24: 405–412.
- STARMACH K. 1983/1984. Fish zones of the River Dunajec upper catchment basin. *Acta Hydrobiol.*, 25-26: 415–427.
- STEFAŃSKI W. 1938. Les nematodes libres des lacs des Tatras Polonaises. *Archiv f. Hydrobiol.*, 33.
- STUHLÍK E., STUHLÍKOVÁ Z., FOTT J., RŮŽIČKA L. & VRBA J. 1985. Vliv kyselých srážek na vody na území Tatranského národního parku. *Zborník prác o Tatranskom národnom parku*, 26: 173–211.
- STUHLÍK E., STUHLÍKOVÁ Z., FOTT J., VRBA J. & ČERNÝ M. 1985b. Nové poznatky o acidifikaci jezer ve Vysokých Tatrách. Sborník referátů VII. celostátní konference ČSLS při ČSAV „Poznávání, kvalitatívne a kvantitatívne hodnotenie vodných ekosystémov“, Nitra, p. 225–228.
- STUHLÍK E., APPLEBY P., BITUŠÍK P., CURTIS C., FOTT J., KOPÁČEK J., PRAŽÁKOVÁ M., ROSE N., STRUNECKÝ O. & WRIGHT R.F. 2002. Reconstruction of long-term changes in lake water chemistry, zooplankton a nad benthos of a small, acidified high-mountain lake. MAGIC modelling and palaeolimnological analysis. *Water, Air, and Soil Pollution, Fokus 2*: 127–138.
- STUHLÍK E., KOPÁČEK J., FOTT J. & HOŘICKÁ Z. 2006. Chemical composition of the Tatra Mountain lakes: Response to acidification. *Biologia, Bratislava*, 61/ Suppl., 18: S11–S20.
- STUHLÍK E., HARDEKOPF D.W., KOPÁČEK J., TÁTOSOVÁ J. & BITUŠÍK P. 2012. Complexity of the community response to acidification-recovery processes in high mountain lakes: A study based on long-term records, dynamic modeling and paleolimnology. *J. Limnology* (accepted).
- SVITOK M., KUBOVČÍK V., APPLEBY P.G., KOPÁČEK J. & BITUŠÍK P. Chironomid fauna of an alpine lake: paleo- and neolimnological approaches to track recovery under multiple stressors (*in prep.*).
- SZCZESNY B. 1986. Caddisflies (Trichoptera) of running waters in the Polish North Carpathians. *Acta Zool. Cracov.*, 29: 501–586.
- ŠIMEK Z. 1965: Pod hladinou řek a rybníků. *Orbis, Praha*, 125 pp.
- ŠPORKA F. 1984. Oligochaeta des Flusses Belá. *Práce laboratória rybárstva a hydrobiológie, Bratislava*, 4: 99–117.
- ŠPORKA F. 1992a. Makrozoobentos mediálu jazier Západných Tatier. *Zborník prác o Tatranskom národnom parku*, 32: 129–138.
- ŠPORKA F. 1992b. Máloštetinavce (Oligochaeta) jazier v Západných Tatrách. *Zborník prác o Tatranskom národnom parku*, 32: 139–148.

- ŠPORKA F., ŠTEFKOVÁ E., BITUŠÍK P., THOMPSON A.R., AGUSTÍ-PANAREDA A., APPLEBY P.G., GRYNES J.A., KAMENIK C., KRNO I., LAMI A., ROSE N. & SHILLAND N.E. 2002. The paleolimnological analysis of sediments from high mountain lake Nižné Terianske pleso in the High Tatras (Slovakia). *Journal of Paleolimnology*, 28: 95–109.
- ŠPORKA F., LIVINGSTONE D.M., STUHLÍK E., TUREK H. & GALAS J. 2006. Water temperatures and ice cover in lakes of the Tatra Mountains. *Biologia, Bratislava*, 61/Suppl 18: S77–S90.
- ŠPORKA F., ŠTEFKOVÁ E., BITUŠÍK P., THOMPSON A.R., AGUSTÍ-PANAREDA A., APPLEBY P.G., GRYNES J.A., KAMENIK C., KRNO I., LAMI A., ROSE N. & SHILLAND N.E. 2002. The paleolimnological analysis of sediments from high mountain lake Nižné Terianske pleso in the High Tatras (Slovakia). *Journal of Paleolimnology*, 28: 95–109.
- ŠTEFKOVÁ E. 2006. Epilithical diatoms of mountain lakes of the High Tatra Mountains (Slovakia). *Biologia, Bratislava*, 61, Suppl. 18: S101–S108.
- ŠTEFKOVÁ E. & ŠPORKA F. 2001. Long-term ecological research of high mountain lakes in the High Tatras (Slovakia). *Ekológia (Bratislava)* 20/Suppl., 2: 101–106.
- TÁTOSOVÁ J. & STUHLÍK E. 2006: Seasonal dynamics of chironomids (Diptera, Chironomidae) in the profundal zone of a mountain lake (High Tatra Mountains, Slovakia). *Biologia, Bratislava*, 61/ Suppl., 18: S205–S214.
- TELETE G. 1924. Adatok Trencsén-vármegye Neuroptera és Trichoptera-faunájához. *Folia entomologica hungarica*, 1: xxx
- TOMAJKA J. 1984. Hydrochemische Charakteristik des Flusses Belá. *Práce laboratória rybárstva a hydrobiológie, Bratislava*, 4: 29–62.
- TOMAJKA J. 1992. Chemizmus vody jazier v Západných Tatrách. *Zborník prác o Tatranskom národnom parku*, 32: 77–92.
- TOMAJKA J. 1996. K problému acidifikácie jazier vo Vysokých Tatrách. *Štúdie o Tatranskom národnom parku*, 1: 33–54.
- TRPIŠ M. 1965. Poznatky o vážkach (Odonata) Tatranského národného parku. *Zborník prác o Tatranskom národnom parku*, 8: 71–81.
- VEJDOVSKÝ F. 1884. System und Morphologie der Oligochaeten. Praha, 166 pp., 16 plates.
- VRANOVSKÝ M. 1979. Zur Kenntnis der Mesofauna des interstitialen Wassers in den Sedimenten des Flusses Belá. *Biológia (Bratislava)*, 34: 861–867.
- VRANOVSKÝ M. 1984. Die Rheosetonmesofauna des Flusses Belá. *Práce laboratória rybárstva a hydrobiológie, Bratislava*, 4: 231–272.
- VRANOVSKÝ M., KRNO I., ŠPORKA F. & TOMAJKA J. 1994. The effect of anthropogenic acidification on the hydrofauna of the lakes of the West Tatra Mountains (Slovakia). *Hydrobiologia*, 274: 163–170.
- VRANOVSKÝ M. 1992. Zooplanktón jazier v Západných Tatrách a antropogénne vplyvy. *Zborník prác o Tatranskom národnom parku*, 32: 105–128.
- VYHNÁLEK V., FOTT J. & KOPÁČEK J. 1994. Chlorophyll-phosphorus relationship in acidified lakes of the High Tatra Mountains (Slovakia). *Hydrobiologia*, 274: 49–56.
- WIERZEJSKI A. 1881. O faunie jezior tatrzańskich. *Pamiętnik Towarzystwa Tatrzańskiego*, 6: 99–110.

- WIERZEJSKI A. 1882. Materyaly do fauny jezior tatrzańskich. *Sprawozdania Komisji Fizjograficznej Akademii Umiejętności w Krakowie*, 16: 215–239.
- WIERZEJSKI A. 1883. Zarys fauny stawow Tatrzańskich. *Pamiętnik Towarzystwa Tatrzańskiego*, 8: 95–123.
- WISZNIEWSKI J. 1936. Notatki o psammonie. IV-V. Rotifères psammiques de quelques lacs de Tatra. *Arch. Hydrobiol. I Ryb.*, 10: 235–243.
- WISZNIEWSKI J. 1938. Remarques sur l'ecologie du psammon, specialement dans les lacs des Tatra. *Verh. Intern. Verein. Limnol.*, 8: 221–224.
- WITKOWSKI A. 1996. Ryby. In Mirek Z., Głowaciński Z., Klimek K., Piękoś-Mirkowa H. (eds). *Przyroda Tatrzańskiego Parku Narodowego. Tatry i Podtatrze, Zakopane – Kraków*, 3: 485–492.
- WOŁOSZYŃSKA J. 1934. *Asterionella formosa* Hass. var. *tatrica* n. var. w jeziorach tatrzańskich. *Acta Soc. Bot. Pol.*, 11: 137–151.
- WOŹNICZKA K. 1965. The zooplankton of the Valley of Five Polish Lakes in the Tatra Mountains. *Komitet Zagospodarowania Ziemi Górskich PAN*, 11: 19–31.
- WOŹNICZKA-STARZYKOWA K. 1966a. Zooplankton strefy litoralnej Przedniego Stawu w Dolinie Stawów Polskich w Tatrach. *Acta Hydrobiol.*, 8: 329–334.
- WOŹNICZKA-STARZYKOWA K. 1966b. Zooplankton drobnych stawków w Dolinie Pięciu Stawów Polskich w Tatrach. *Acta Hydrobiol.*, 8: 335–339.
- ZAVŘEL J. 1935. Chironomidenfauna der Hohen Tatra. *Verh. Int. Verein. Limnol.*, 7: 439–448.
- ZAVŘEL J. 1937a. Orthocladiinen aus der Hohen Tatra. *Int. Rev. Ges. Hydrobiol. Hydrograph.*, 35: 483–496.
- ZAVŘEL J. 1937b. Eine neue Trissocladiusart. *Spisy Přírodověd. Fak. Masaryk. Univ.*, 239: 3–12.
- ZAVŘEL J. & PAGAST F. 1935. Dva nové druhy Orthocladiin z Vysokých Tater. *Čas. Čs. Spol. Entomol.*, 32: 156–160.
- ZAWADZKI A. 1840. Fauna der galizisch – bukowinischen Wirbeltiere. Eine systematische Übersicht der in diesel Provinzen mit vorkommenden Säugetiere, Vögel, Amphibien und Fischer, mit Rücksicht auf ihre Lebensweise und Verbreitung. *D. Fischer, Stuttgart*, p. 162–182.
- ZONTÁG M. & KOT M. 2010. Ryby, p. 503–518. In Chovancová B., Koutná A., Ładygin Z. & Šmatlák J. (Eds), *Tatry – Příroda. Baset, Praha*, 648 pp.
- ŽARNECKI S. 1955. Pstrąg źródłany (*Salvelinus fontinalis*) w jeziorach tatrzańskich. *Kosmos*, 5: 707–711.
- ŽITŇAN R. 1974. Pisces. *Zborník prác o Tatranskom národnom parku*, 16: 209–221.

