

**UNIVERZA V LJUBLJANI
BIOTEHNIŠKA FAKULTETA
ODDELEK ZA BIOLOGIJO**

Uroš ŽIBRAT

**ŠTEVILČNO RAZMERJE MED SPOLOMA PRI VRSTI
Arctodiaptomus alpinus (CRUSTACEA: COPEPODA)
V TREH ALPSKIH JEZERIH**

DIPLOMSKO DELO

Univerzitetni študij

Ljubljana, 2007

**UNIVERZA V LJUBLJANI
BIOTEHNIŠKA FAKULTETA
ODDELEK ZA BIOLOGIJO**

Uroš ŽIBRAT

**ŠTEVILČNO RAZMERJE MED SPOLOMA PRI VRSTI
Arctodiaptomus alpinus (CRUSTACEA: COPEPODA) V TREH
ALPSKIH JEZERIH**

DIPLOMSKO DELO
Univerzitetni študij

SEX-RATIO IN *Arctodiaptomus alpinus* (CRUSTACEA: COPEPODA)
IN THREE ALPINE LAKES

GRADUATION THESIS
University studies

Ljubljana, 2007

Ko zagledaš jezerca, onemiš. Kakšna resnoba! Kako sama so, kako zapuščena. Nikoli ne bodo vriskala od sreče. Nikoli ne bo veselja ne pesmi okoli njih!

dr. Julius Kugy

Bolečine, grenkobe, razočaranja se porazgube, vse lepo pa ostane. Za vselej. Tudi v gorah. In če bi me vprašali, kje bi hotel sanjati svoj poslednji sen, mi ni treba prav nič razmišljati: pri Sedmerih triglavskih jezerih ob smaragdni vodi, pod belimi skalami, s padlimi viharniki.

France Avčin

Vendar, če vse natanko premislim: drugače jih ne doživljam, teh naših hribov. Takole, preprosto, malce zmešano, sprotno, vse polno barv in vonjav, precej glasov, vmes kakšna bolj čudna misel, kakšen strah, vse preplavljeno s prijetnim telesnim naporom, pa spet kakšen prijateljski pomenek, kakšna žival, vse polno rož in drevja in – zvestoba. Brez zvestobe ni nič.

Matjaž Kmecl

Diplomsko delo je zaključek univerzitetnega študija biologije. Opravljeno je bilo pri Skupini za raziskovanje kopenskih in sladkovodnih ekosistemov Nacionalnega inštituta za biologijo, kjer je potekalo tudi laboratorijsko delo. Terensko delo je potekalo na območju Triglavskega narodnega parka.

Komisija za dodiplomski študij Oddelka za biologijo je za mentorja diplomskega dela imenovala prof. dr. Antona Brancelja.

Komisija za oceno in zagovor:

Predsednik: prof. dr. Boris Sket

Univerza v Ljubljani, Biotehniška fakulteta, Oddelek za biologijo

Član: prof. dr. Mihael J. Toman

Univerza v Ljubljani, Biotehniška fakulteta, Oddelek za biologijo

Član: prof. dr. Anton Brancelj

Nacionalni inštitut za biologijo

Datum zagovora: 5. 10. 2007

Podpisani se strinjam z objavo svoje naloge v polnem tekstu na spletni strani Digitalne knjižnice Biotehniške fakultete. Izjavljam, da je naloga, ki sem jo oddal v elektronski obliki, identična tiskani verziji.

Diplomska naloga je rezultat lastnega raziskovalnega dela.

Uroš Žibrat

KLJUČNA DOKUMENTACIJSKA INFORMACIJA

ŠD	Dn
DK	591.5:595.34(234.3)=163.6
KG	<i>Arctodiaptomus alpinus</i> /številčno razmerje med spoloma/alpska jezera/ dnevno-nočne selitve zooplanktona
AV	ŽIBRAT, Uroš
SA	BRANCELJ, Anton (mentor)
KZ	SI-1000 Ljubljana, Večna pot 111
ZA	Univerza v Ljubljani, Biotehniška fakulteta, Oddelek za biologijo
LI	2007
IN	ŠTEVILČNO RAZMERJE MED SPOLOMA PRI VRSTI <i>Arctodiaptomus alpinus</i> (CRUSTACEA: COPEPODA) V TREH ALPSKIH JEZERIH
TD	Diplomsko delo (univerzitetni študij)
OP	X, 81 str., 5 pregl., 24 sl., 110 vir.
IJ	sl
JI	sl/en
AL	V jesenskih kvalitativnih vzorcih zooplanktona visokogorskih jezer Triglavskega narodnega parka je bil med 1993 in 2004 ugotovljen visok odstotek odraslih samcev kalanoidnega raka (Crustacea: Copepoda) vrste <i>Arctodiaptomus alpinus</i> (Imhof, 1885). Ob koncu sezone so občasno predstavljali tudi 90 % odraslih osebkov. V nalogi smo ugotavljali terciarno razmerje med spoloma pri tej vrsti v treh visokogorskih jezerih Triglavskega narodnega parka (Jezero v Ledvicah, Rjavo jezero in Zgornje Kriško jezero) v omenjenem obdobju. Dodatno smo spremljali populacijsko dinamiko te vrste v vseh treh jezerih v obdobju od spomladanske do jesenske homo- termije leta 2005 ter navpične dnevno-nočne selitve v letih 1998 (Zgornje Kriško jezero) in 1999 (Jezero v Ledvicah), kot morebiten razlog za razlike v zastopanosti spolov. V vodnem stolpcu se odrasle samice in samci pojavijo hkrati, slednji takoj številčno prevladujejo. Podoben je potek pri kopepoditih CV, kjer prav tako prevladujejo samci. Takšno razmerje se ohranja vse do sredine jeseni, ko ni več priliva novih samcev iz faze kopepoditov CV in prične zaradi smrtnosti samcev naraščati odstotek odraslih samic. Pri vrsti <i>A. alpinus</i> se navpično selijo vse starostne skupine od kopepoditov CI naprej. V jezeru v Ledvicah odstotek samic z globino raste, v Zgornjem Kriškem pa pada.

KEY WORDS DOCUMENTATION

DN	Dn
DC	591.5:595.34(234.3)=163.6
CX	<i>Arctodiaptomus alpinus</i> /sex-ratio/alpine lakes/diurnal vertical migrations of zooplankton
AU	ŽIBRAT, Uroš
AA	BRANCELJ, Anton (supervisor)
PP	SI-1000 Ljubljana, Večna pot 111
PB	University of Ljubljana, Biotechnical Faculty, Department of Biology
PY	2007
TI	SEX-RATIO IN <i>Arctodiaptomus alpinus</i> (CRUSTACEA: COPEPODA) IN THREE ALPINE LAKES
DT	Graduation thesis (university studies)
NO	X, 81 p., 5 tab., 24 fig., 110 ref.
LA	sl
AL	sl/en
AB	During routine checkups of qualitative fall zooplankton samples from high-altitude lakes from the Triglav National Park in Slovenia, extremely male-biased adult sex-ratios in the species <i>Arctodiaptomus alpinus</i> (Imhof, 1885) were observed. In three of these alpine lakes (Jezero v Ledvicah, Rjavo jezero and Zgornje Kriško jezero) we analysed population dynamics and tertiary sex-ratio during one season, tertiary sex-ratio in fall samples from a period of 11 years and diurnal vertical migrations of <i>A. alpinus</i> . Adult males and females of <i>A. alpinus</i> were found to appear at the same time. During the entire season the sex-ratio was male biased. Similar trends were found in copepodites CV, where the sex-ratio was also male biased throughout the season. The percent of females began increasing in late summer, when there were no more copepodites and recruitment from copepodites CV to adults stopped. All cohorts of <i>A. alpinus</i> were found to perform diurnal vertical migrations. In lake Jezero v Ledvicah the percent of adult females increased with depth, while it decreased with increasing depth in lake Zgornje Kriško jezero.

KAZALO VSEBINE

KLJUČNA DOKUMENTACIJSKA INFORMACIJA	III
KEY WORDS DOCUMENTATION	IV
KAZALO VSEBINE	V
KAZALO PREGLEDNIC	VII
KAZALO SLIK	VIII
1 UVOD	1
1.1 IZHODIŠČA	1
1.2 NAMEN IN CILJI NALOGE	3
2 PREGLED OBJAV	5
2.1 OPIS VRSTE	5
2.1.1 Sistematika	5
2.1.2 Razširjenost	5
2.1.3 Zgradba telesa in biologija	5
2.2 ZNAČILNOSTI PROUČEVANIH JEZER	9
2.2.1 Geografska lega in značilnosti jezer	10
2.2.2 Podnebne razmere	12
2.2.3 Plankton	12
3 MATERIAL IN METODE DE LA	15
3.1 MATERIAL	15
3.2 METODE DE LA	16
3.2.1 Analize vzorcev zooplanktona	16
3.2.2 Zbiranje podatkov o temperaturi	17
3.2.3 Statistične analize	18
4 REZULTATI	20
4.1 TEMPERATURNE RAZMERE	20
4.1.1 Jezero v Ledvicah	20
4.1.2 Rjavo jezero	20
4.1.3 Zgornje Kriško jezero	21
4.1.4 Primerjava med jezери	21
4.2 SEZONSKA DINAMIKA	24
4.2.1 Gostote populacij zooplanktona v letu 2005	24
4.2.1.1 Jezero v Ledvicah	24
4.2.1.2 Rjavo jezero	24
4.2.1.3 Zgornje Kriško jezero	27

4.2.2 Številčno razmerje med spoloma	30
4.2.2.1 Jezero v Ledvicah	30
4.2.2.2 Rjavo jezero	31
4.2.2.3 Zgornje Kriško jezero	32
4.2.2.4 Primerjava odstotkov samic med jezeri	33
4.3 VEČLETNA DINAMIKA	35
4.4 NAVPIČNE DNEVNO-NOČNE SELITVE	37
4.4.1 Jezero v Ledvicah	37
4.4.2 Zgornje Kriško jezero	41
4.5 VPLIV ABIOTSKIH DEJAVNIKOV	46
5 RAZPRAVA IN SKLEPI	47
5.1 RAZPRAVA	47
5.1.1 Fizikalni dejavniki	47
5.1.2 Sezonska dinamika zooplanktona	49
5.1.2.1 Številčno razmerje med spoloma	49
5.1.2.2 Medvrstni odnosi	52
5.1.3 Večletno obdobje	56
5.1.4 Navpične dnevno-nočne selitve	57
5.2 SKLEPI	64
6 POVZETEK	66
7 VIRI	68
ZAHVALA	80

KAZALO PREGLEDNIC

Preglednica 1: Geografska lega, nadmorska višina in morfološki parametri obravnavanih jezer Triglavskega narodnega parka.....	11
Preglednica 2: Število vrst pelaških alg v proučevanih jezerih.....	13
Preglednica 3: Vrste kotačnikov (Rotatoria), vodnih bolh (Cladocera) in ceponožnih rakov (Copepoda), ki so bili najdeni v vodnem stolpcu proučevanih jezer v obdobju med 1991 in 2001.....	14
Preglednica 4: Datumi odvzema vzorcev za vsa tri jezera v letu 2005.....	17
Preglednica 5: Odstotki samic v populaciji odraslih osebkov vrste <i>A. alpinus</i> v prosti vodni masi v večletnem obdobju v vseh treh jezerih.....	35

KAZALO SLIK

Slika 1: Debelina (v m) in obstojnost ter povprečna temperatura (v °C) epilimnija za vsa tri obravnavana jezera od pomladne do jesenske homotermije leta 2005.....	22
Slika 2: Drseče povprečje (s periodo 2) povprečnih temperatur epilimnija jeseni za vsa tri jezera v obdobju desetih let.....	23
Slika 3: Gostote posameznih razvojnih stopenj vrste <i>A. alpinus</i> v planktonu Jezera v Ledvicah v letu 2005.....	25
Slika 4: Gostote populacij treh zooplanktonskih vrst v Jezeru v Ledvicah v letu 2005.....	25
Slika 5: Gostote posameznih razvojnih stopenj vrste <i>A. alpinus</i> v planktonu Rjavega jezera v letu 2005.....	26
Slika 6: Gostote populacij treh zooplanktonskih vrst v Rjavem jezeru v letu 2005.....	26
Slika 7: Gostote posameznih razvojnih stopenj vrste <i>A. alpinus</i> v planktonu Zgornjega Kriškega jezera v letu 2005.....	28
Slika 8: Gostote populacij treh zooplanktonskih vrst v Zgornjem Kriškem jezeru v letu 2005.....	28
Slika 9: Gostota osebkov vrste <i>A. alpinus</i> (vsota vseh razvojnih stadijev) v vodnem stolpcu v letu 2005 v vseh treh jezerih. Podane so 95 % meje zaupanja.....	29
Slika 10: Drseče povprečje (s periodo 2) odstotka samic CV in CVI vrste <i>A. alpinus</i> v Jezeru v Ledvicah v letu 2005.....	30

Slika 11: Drseče povprečje (s periodo 2) odstotka samic CV in CVI vrste <i>A. alpinus</i> v Rjavem jezeru v letu 2005.....	31
Slika 12: Drseče povprečje (s periodo 2) odstotka samic CV in CVI vrste <i>A. alpinus</i> v Zgornjem Kriškem jezeru v letu 2005.....	32
Slika 13: Drseče povprečje (s periodo 2) odstotka samic CV vrste <i>A. alpinus</i> v vseh treh v nalogi obravnavanih jezerih v letu 2005.....	33
Slika 14: Drseče povprečje (s periodo 2) odstotka odraslih samic vrste <i>A. alpinus</i> v vseh treh v nalogi obravnavanih jezerih v letu 2005.....	34
Slika 15: Drseče povprečje (s periodo 2) odstotka samic med odraslimi osebki vrste <i>A. alpinus</i> v jesenskih vzorcih tekom večletnega obdobja za vsa tri jezera.....	36
Slika 16: Gostote treh vrst zooplanktona v vodnem stolpcu Jezera v Ledvicah ponoči (dne 9.9.1999 ob 24:00; zgornji graf) in podnevi (dne 30.9.1999 ob 12:00; spodnji graf).....	38
Slika 17: Odstotki samic brez in samic z jajci med odraslimi osebki vrste <i>A. alpinus</i> v vodnem stolpcu Jezera v Ledvicah ponoči (dne 9.9.1999 ob 24:00; zgornji graf) in podnevi (dne 30.9.1999 ob 12:00; spodnji graf).....	39
Slika 18: Gostote odraslih samic brez in samic z jajci vrste <i>A. alpinus</i> v vodnem stolpcu Jezera v Ledvicah ponoči (dne 9.9.1999 ob 24:00; zgornji graf) in podnevi (dne 30.9.1999 ob 12:00; spodnji graf).....	40
Slika 19: Gostote treh vrst zooplanktona v vodnem stolpcu Zgornjega Kriškega jezera ponoči (9.9.1998 ob 23:00; zgornji graf) in podnevi (10.9.1998 ob 11:00; spodnji graf).....	42

Slika 20: Odstotki samic brez in samic z jajci med odraslimi osebki vrste *A. alpinus* v vodnem stolpcu Zgornjega Kriškega jezera ponoči (9.9.1998 ob 23:00; zgornji graf) in podnevi (10.9.1998 ob 11:00; spodnji graf).....43

Slika 21: Odstotki spolno nezrelih osebkov v populaciji vrste *A. alpinus* v vodnem stolpcu Zgornjega Kriškega jezera ponoči (9.9.1998 ob 23:00; zgornji graf) in podnevi (10.1998 ob 11:00; spodnji graf).....44

Slika 22: Gostote odraslih samic brez in samic z jajci vrste *A. alpinus* v vodnem stolpcu Zgornjega Kriškega jezera ponoči (9.9.1998 ob 23:00; zgornji graf) in podnevi (10.9.1998 ob 11:00; spodnji graf).....45

Slika 23: Povezava med povprečno temperaturo epilimnija tekom toplega obdobja v letu 2005 (vključno z začetnim obdobjem homotermije) ter odstotkom samic med odraslimi osebki vrste *A. alpinus* v vodnem stolpcu Zgornjega Kriškega jezera ter Jezera v Ledvicah.....46

Slika 24: Povezava med debelino hipolimnija v toplem obdobju leta 2005 (vključno z začetnim obdobjem homotermije) ter odstotkom samic med odraslimi osebki vrste *A. alpinus* v vodnem stolpcu Zgornjega Kriškega jezera ter Jezera v Ledvicah.....46

1 UVOD

1.1 IZHODIŠČA

Populacije živih bitij so sestavljene iz posameznikov, ki si med seboj niso enaki. Posamezniki se razlikujejo v vsaj dveh izmed treh glavnih spremenljivk: spolu, starosti in velikosti. Za lažje razumevanje dinamike in procesov populacij je potrebno poznavanje lastnosti posameznikov, ki jo sestavljajo. Poleg že omenjenih lastnosti so pomembni tudi mehanizmi razmnoževanja, medsebojni vplivi znotraj in med vrstami, načini in sposobnost premikanja ter prehranjevanja in, nenazadnje, kako umirajo (Krebs, 2001).

V populacijah, kjer so prisotni osebki obeh spolov, je pomembno številčno razmerje med spoloma. Slednje lahko opišemo na dva načina: kot neposredno razmerje med številom samic in samcev (Gophen, 1979; Tarman, 1992) ali kot delež oz. odstotek samcev ali samic v skupini odraslih osebkov (Tarman, 1992; Schabetsberger in Jersabek, 2004). Od oploditve dalje ločimo tri obdobja z različnimi številčnimi razmerji med spoloma: primarno, sekundarno in terciarno razmerje. Ob oploditvi pričakujemo enako številčno zastopanost obeh spolov v skladu z Mendlovimi mehanizmi in ob veljavnosti Hardy-Weinbergovega zakona (Krebs, 2001), čeprav so znane izjeme (Voordouw *in sod.*, 2005a). Temu pravimo primarno številčno razmerje med spoloma. V času od oploditve do kotitve ali izvalitve lahko prehaja to razmerje v korist enega od spolov. To je t. i. sekundarno številčno razmerje med spoloma. Terciarno številčno razmerje med spoloma nastane v času od izvalitve oz. kotitve do smrti. Ekološko zanimivi sta predvsem zadnji razmerji, njuni vzroki in posledice (Tarman, 1992).

Številčna razmerja med spoloma delujejo kot eden izmed regulacijskih dejavnikov populacijske dinamike (Gophen, 1979). Vpliva na možno stopnjo razmnoževanja in stopnjo inbridinga, pri vretenčarjih lahko vpliva tudi na socialne odnose (Bertram, 1975; Krebs, 2001). V poligamnih populacijah je lahko že majhen presežek samic vzrok za večje rojstvo mladičev (Tarman, 1992).

Na številčno razmerje med spoloma vpliva več dejavnikov: temperatura (Metzler, 1957; Monakov, 1965; Voordouw *in sod.*, 2005a, b), intenzivnost UV žarčenja (Siebeck in Böhm, 1991; Winder, 2002), pH in količina dostopne hrane (Gophen, 1979; Dussart in Defaye, 1995; Bonnet *in sod.*, 2004), plenjenje in gostota populacije (Maly, 1970; Polis, 1981; Bonnet *in sod.*, 2004; Voordouw *in sod.*, 2005a, b), hitrost razvoja posameznega spola (Elgmork, 1964; Kamps, 1978; Gophen, 1979; Dussart in Defaye, 1995) in način določitve spola (pod vplivom dednosti ali okolja) (Voordouw *in sod.*, 2002a, b; 2005a, b).

Na številčno razmerje med spoloma vpliva tudi porazdelitev osebkov v prostoru in času. Poleg že omenjenih dejavnikov (temperatura, jakost sončnega sevanja, plenjenje, dostopnost hrane) vpliva na porazdelitev osebkov v prostoru in času tudi zmožnost razmnoževanja (Moder, 1986; Schabetsberger in Jersabek, 2004). Pri ceponožnih rakah lahko en spol oblikuje oblake, v katere se podajo posamezniki drugega spola večinoma le, kadar iščejo partnerja za razmnoževanje (Winder, 2002; Schabetsberger in Jersabek, 2004).

1.2 NAMEN IN CILJI NALOGE

Namen te naloge je bil raziskati pojav izrazito večjega števila samcev vrste *Arctodiaptomus alpinus* (Imhof, 1885) v pozno-poletnih oz. zgodnje-jesenskih vzorcih zooplanktona iz treh hidrološko ločenih visokogorskih jezer v Julijskih Alpah in trende v populacijski dinamiki.

Pri rednih pregledih jesenskih vzorcev zooplanktona iz visokogorskih jezer so od leta 1993 dalje opazili izrazito visoke deleže odraslih samcev konec poletja. Kot izhodišče za te raziskave smo predpostavili, da se tudi v večletnem obdobju (tj. obdobju 10 let) številčno razmerje med odraslimi osebki ne spreminja, oziroma, da razlike niso statistično značilne.

Drugi cilj naloge je bil ugotoviti, kako se številčno razmerje med osebki obeh spolov spreminja tekom sezone. Predpostavili smo, da se v začetku rastne sezone, tj. po stalitvi ledu, najprej pojavijo samci, številčno razmerje med spoloma pa se nato spreminja, in da ob koncu sezone, ob pojavu jesenske homotermije v pozni jeseni, v populaciji prevladujejo samice.

Hkrati z razmerjem med odraslimi osebki smo tudi ugotavljali številčno razmerje med spoloma pri kopepoditih 5. stopnje (CV), in ali so tudi v tej razvojni fazi prisotne podobne izrazite razlike v številčnosti med spoloma kot pri odraslih osebkih.

Poleg številčnega razmerja med spoloma nas je zanimala tudi populacijska dinamika vrste *A. alpinus* v vseh treh jezerih in sicer od C1 naprej. V okviru tega smo raziskali časovno pojavljanje posameznih starostnih oz. razvojnih skupin, hitrost njihovega prehajanja iz ene kohorte v drugo ter spreminjanje številčnosti posameznih skupin tekom sezone.

Zanimala nas je tudi navpična porazdelitev posameznih razvojnih stadijev (kopepoditi, odrasle samice brez jajc ter odrasle samice z jajci) in spolov v vodnem stolpcu v

obdobju 24 ur. Predpostavili smo, da se odrasle samice zadržujejo bliže tlam oziroma, da jih je večina tik nad sedimentom.

Izmed dejavnikov, ki vplivajo na številčno razmerje med spoloma, smo predpostavljali, da ima največji vpliv temperatura vode, še zlasti v epilimnijskem delu.

2 PREGLED OBJAV

2.1 OPIS VRSTE

2.1.1 Sistematika

Razred: Crustacea - raki

Podrazred: Copepoda – ceponožni raki

Red: Calanoida

Družina: Diaptomidae

Poddružina: Diaptominae

Rod: *Arctodiaptomus* G.O. Sars

Vrsta: *Arctodiaptomus alpinus* (Imhof, 1885)

2.1.2 Razširjenost

Skupaj z vrsto *Acanthodiaptomus denticornis* (Wierzejski, 1887) je ta vrsta splošno razširjena v visokoležečih stoječih vodah (jezerih in večjih mlakah) v Alpah (Jersabek in Schabetsberger, 1996b; Jersabek in Schabetsberger, 1998). Vrsta *A. alpinus* je pogostejša na višjih nadmorskih višinah (večinoma nad 2000 m), medtem ko sorodna vrsta, *A. denticornis*, poseljuje podobne vode od 1500 do 2000 m n.v. (Kiefer, 1978). Čeprav se njuna areala v precejšnji meri prekrivata, sta v istem vodnem telesu le redko prisotna oba (Kiefer, 1978). V Sloveniji je *A. alpinus* splošno razširjen v visokogorskih jezerih Julijskih Alp, kjer je skupaj z vrsto *Cyclops abyssorum tatricus* (Kozminski, 1927) najpogostejši planktonski rak (Brancelj, 1995, 1998, 2002).

2.1.3 Zgradba telesa in biologija

Kalanoidi so planktonski raki, ki naseljujejo celinske vode (kamor štejemo tudi somornico) in morje. V dolžino merijo od 1 mm do 5,8 mm, pri čemer je samec navadno manjši od samice. Absolutne velikosti imajo majhen taksonomski pomen, saj ista vrsta dosega različne

velikosti v odvisnosti od razmer v okolju. Barva telesa se razlikuje od vrste do vrste, pa tudi med samimi populacijami so lahko zaznavne razlike. Kalanoidi pelaških con s prosojno vodo so brezbarvni ali rahlo zelenkasto obarvani, tisti, ki naseljujejo majhna vodna telesa, pa so pogosto obarvani živo-rdeče ali višnjevo-rdeče. Pri tem so antene, okončine, furkalne ščetine in jajca običajno še bolj izrazito obarvana. Poleg omenjenih so znane tudi oranžne, vijolične, modre in izrazito temno obarvane vrste (Rupert in Barnes, 1996; Schabetsberger in Jersabek, 1999). Intenzivna obarvanost jih ščiti pred premočno svetlobo (Stella, 1982; Schabetsberger in Jersabek, 1999).

Splošna oblika telesa je podolgovata. Telo se deli na prednji del z okončinami (glavoprsje - cephalotorax) in zadnji del brez okončin (zadek - abdomen), med njima je glavni pregib. Glava nosi eno temensko (navplijsko) oko in pet parov okončin: prvi (antenule) in drugi par tipalk (antene) en par sprednjih čeljusti (mandibule), srednje in zadnje čeljusti (maksile) ter en par čeljustnih nožic (maksilipedijev). Prve tipalke so daljše od glavoprsja in simetrično grajene pri samicah. Pri samcih je desna antena spremenjena v oprijemalni organ. Na glavoprsju sta somita V in VI pogosto zlita med seboj, kar velja tudi za *A. alpinus*. Zadek je brez okončin, na trebušni strani nosi spolno odprtino, na hrbtni strani zadnjega člena pa se odpira zadnjična (analna) odprtina. Zaključni se z rogovilico (furka). Furkalne veje so kratke, vsaka nosi pet močnih "operjenih" ščetin. Izrazite so razlike med spoloma (spolni dimorfizem), ki se, razen pri tipalkah, kažejo še v sami obliki trupa, predvsem zadnjega člena glavoprsja, ter zgradbi 5. para plavalnih nožic, ki ga samci uporabljajo med parjenjem za pritrjevanje spermatoforja na samico. Različna je tudi oblika in število členov zadka (Stella, 1982; Dussart in Defaye, 1995; Rupert in Barnes, 1996; Sket, 2003).

Kalanoidi se lahko premikajo na dva načina: (1) hitro in sunkovito s pomočjo prvega para tipalk, ki se lahko tudi vodoravno raztegnejo in delujejo kot padalo; (2) počasi in enakomerno s pomočjo obustnih in plavalnih okončin, pri čemer služi zadek za usmerjanje. Dihalnih organov nimajo; izmenjava plinov poteka preko določenih tanjših in mehkejših delov hitinjače. Prehranjujejo se z enoceličnimi algami, protozoi in organskim detritom, izjemoma so lahko plenilci (tudi kanibali). Osebki iste vrste lahko izkoriščajo različne vire hrane (Bonnet *in sod.*, 2004; Schabetsberger in Jersabek, 2004). Drug par tipalk z utripanjem vrtinči vodo in

tako delce usmerja k ustom. Ti se nato filtrirajo preko "operjenih" ščetin srednjih in zadnjih čeljusti. Na ta način se izvede izbor velikosti delcev. Čutilni organi (za tip in voh) so ščetine, posebni organi na tipalkah (aestetaski) in čutilne dlačice, razporejene po telesu. Temensko oko je iz treh ocelov, dveh stranskih in enega srednjega, ki je pigmentirano (Stella, 1982; Dussart in Defaye, 1995; Rupert in Barnes, 1996).

Oba spola imata neparno spolno žlezo. Samec shrani semenčeca (spermije) v spermatoforju, katerega izločajo žleze ob vas deferens, ki se odpira v pori na prvem zadkovem členu (somitu). Pri parjenju samec zgrabi samico z desno, preoblikovano, tipalko (genikulatno anteno) za furko, nato pa s spremenjenim petim parom plavalnih nog zgrabi zadek samice in pritrdi spermatofor ob spolno odprtino. Samica lahko nosi več spermatoforjev.

Parjenje lahko traja od nekaj sekund do več ur. Med parjenjem lahko par povsem miruje, plava le samica in samec miruje, ali plavata oba hkrati. Jajca se sprosti ob izhajanju tudi oplajajo in zlepljajo v jajčni paket, ki ostane pritrjen na samičin zadek. Samica lahko jajca takoj sprosti v vodo, ali jih nosi, dokler se iz njih ne izležejo prvi navplijski stadiji. Slednje je značilno za samice iz družine Diaptomidae (Jersabek in Schabetsberger, 1995). V paketu je lahko od nekaj do sto jajc. Vsaka samica je lahko oplojena večkrat, torej lahko nosi enega ali več spermatoforjev. Jajca so dveh različnih tipov: (1) takojšnja jajca (subitana) s tanko membrano, v katerih se takoj začno razvijati ličinke (navpliji); (2) trajna jajca, obdana z debelim, ornamentiranim ovojem (korionom) in fazo mirovanja. Samice vrste *A. alpinus* v višjih nadmorskih legah izlegajo izključno trajna jajca, opisali pa so tudi populacije, kjer poleg trajnih izležejo tudi takojšnja. Pri slednjih ni zanesljivih dokazov, da se iz njih razvije druga generacija odraslih osebkov v isti sezoni (Ferrari, 1971; Jersabek in Schabetsberger, 1996b).

Planktonski raki so skoraj vedno navzoč in večinoma tudi prevladujoč sestavni del zooplanktonske združbe v jezerih (Gulati, 1978). Njihova vrstna sestava in populacijska dinamika zato pomembno odražata delovanje takšnega sistema (Dussart in Defaye, 1995). So pomemben člen v prehranjevalni verigi. Ker so pretežno rastlinojedi, predstavljajo povezavo med primarnimi producenti (planktonske alge) in plenilci (večinoma ribe). Njihov pomen povečuje dejstvo, da se večinoma pojavljajo masovno, kar pomeni, da močno pospešijo

razgradnjo snovi, po drugi strani pa so zaradi masovnosti lahko dostopna in bogata hrana drugim živalim (Kiefer, 1978). Visokogorska jezera so zamrznjena več mesecev v letu. Ugodna sezona za rast traja približno 5 mesecev. Kalanoidi, ki jih naseljujejo, imajo tako le eno generacijo na leto. Pred zimo oblikovana trajna jajca se razvijajo naprej po fazi mirovanja. Vrstam, ki imajo le eno generacijo na leto, torej opravijo en populacijski cikel, pravimo enociklične. Takšne so praviloma tudi vrste iz občasnih voda. V tem primeru se trajna jajca oblikujejo pred sušnim obdobjem in se razvijajo naprej s prvim deževjem. V trajnih vodah in ob ugodnih razmerah lahko imajo populacije dve ali več generacij na leto in izmenjevanje med takojšnjimi in trajnimi jajci (Thomas, 1961; Stella, 1982; Jersabek in Schabetsberger, 1996a, b; Winder *in sod.*, 2003b).

Ceponožni raki celinskih voda imajo presenetljivo kromosomsko pestrost, saj se razlikujejo v številu, velikosti ter prisotnosti spolnih kromosomov in značilnostih mejoze (Dussart in Defaye, 1995). Razvoj od jajca do odraslega osebka obsega 12 stadijev, 6 navplijskih (oznake N1 do N6) in 5 kopepoditnih (oznake CI do CV) ter odrasli stadij (CVI). Med stadijema poteče ena levitev. Zadnja levitev poteče od CV v CVI, odrasli osebki se ne levijo. Ponekod je možno ločiti spola že od CIII dalje. Pri vrsti *A. alpinus* so razlike opazne pri CIV, zanesljiva določitev je možna od CV naprej (Stella, 1982; Dussart in Defaye, 1995; Rupert in Barnes, 1996).

Porazdelitev vrst v celinskih vodah pogojujejo nadmorska višina, geografska širina, velikost, globina, kemizem vode in razpoložljivost hrane. Od naštetih dejavnikov je poleg trajanja vodnega telesa odvisna tudi biologija posamezne vrste. *A. alpinus* je hladnoljubna (frigostenotermna) vrsta. Je ledeniškega (glacialnega) izvora in spada v skupino tako imenovanih "alpskih" vrst, ki so omejene na alpski lok. Naseljuje pelagial (prosto vodno maso) v jezerih in mlakah, kjer večinoma ni prisotnih drugih diaptomidov, čeprav so znane izjeme (Jersabek in Schabetsberger, 1996b). Doslej so zasledili le en primer, kjer odrasli osebki *A. alpinus* naseljujejo predvsem bentos (Schabetsberger in Jersabek, 2004).

Pri pelaških kalanoidnih ceponožnih raki so znane navpične in vodoravne dnevno-nočne in sezonske selitve. Le-te so lahko prilagoditev na UV sevanje (v dnevnih urah se umikajo v manj osvetljene sloje (zgornji meta in hipolimnij) ali vodoravno v obrežje), plenilce (med- in

znotraj vrstno), kompeticijo (med- in znotraj vrstno) ali druge fizikalne in kemijske dejavnike v vodnem stolpcu (Siebeck in Böhm, 1991; Žmijewska *in sod.*, 2000; Winder *in sod.*, 2003c; Bonnet *in sod.*, 2004). Sezonske selitve so značilne za vrste, prilagojene na razmeroma ozek razpon temperatur (stenotermne), ki s spreminjanjem navpične in vodoravne porazdelitve pozimi in poleti iščejo najustreznejšo temperaturo. Raziskave so pokazale, da veliko morskih in sladkovodnih vrst zooplanktona tekom dneva ostaja v globljih, hladnih plasteh, ponoči pa se vrnejo v površinske vode (Lampert, 1989; Bollens *in sod.*, 1992).

Specifični življenjski pogoji v visokogorskih jezerih se odražajo v razmeroma majhnem številu vrst ob razmeroma velikem številu osebkov. Posledično so prehranjevalne verige enostavne, z le poleti aktivnimi združbami (de Bernardi in Manca, 1982) in z malo dominantnimi vrstami (Rott, 1988; Starkweather, 1990).

2.2 ZNAČILNOSTI PROUČEVANIH JEZER

Definicija, kaj so visokogorska jezera, temelji na zonaciji, ki so jo uvedli botaniki (Pechlaner, 1971). Vendar se rastlinje razporeja glede na povprečno lokalno letno temperaturo in ne na nadmorsko višino (Legros, 1992). V Alpah so višinski pasovi razporejeni z naraščajočo višino nad morjem na montanski, supalpinski, alpski, subnivalni in nivalni pas (Ozenda, 1985). Med subalpinskim in alpskim pasom poteka v Sloveniji figurativno imenovan »bojni pas« (Wraber, osebna informacija), kjer uspevajo le še posamezni macesni (*Larix decidua* Mill. 1768), v alpskem pasu pa drevesnih vrst ni več. Lega jezer ima glede na višinske pasove odločilen vpliv na kemijske in še posebej na fizikalne lastnosti vode (temperatura).

Vsa tri obravnavana jezera (Jezero v Ledvici, Rjavo jezero in Zgornje Kriško jezero) ležijo v visokogorskem kraškem svetu in so ledeniškega nastanka. V geološkem smislu so ta jezera mlada, saj so nastala pred približno 10.000 leti, po zadnjem umiku ledenikov (Pechlaner, 1981; Luger *in sod.*, 1998; Schabetsberger in Jersabek, 1999; Brancelj, 2002). Pomembni so trije preoblikovalni procesi: ledeniška erozija, erozija padavinske vode in erozija snežnice na koncih nekdanjih ledenikov in nekdanjih ter današnjih snežišč. Vzrok za vododržnost je ledeniška kreda, pomešana s kamnitim drobirjem. V Dolini Triglavskih jezer je drobir jurskega

porekla, in je drobnejši kot je v Kriških jezerih (Rakovec, 1951; Gams, 1962). Večina naših visokogorskih jezer je majhnih (površina manjša od 5 ha) in razmeroma plitvih (največja globina je manjša od 15 m). Odvisno od njihove lege so pokrita s snegom in ledom razmeroma dolgo časa; na najvišjih legah od srede jeseni do zgodnjega poletja in imajo torej kratko vegetacijsko obdobje. Pod ledom sta omejujoča dejavnika za razvoj organizmov (predvsem alg) nizka jakost svetlobe in nizke temperature. Visokogorska jezera imajo majhen vnos hranil. V oligotrofnih jezerih med vegetacijsko sezono svetloba prodira globoko v jezera, v večini prav do usedlin.

Za temperaturni profil jezer je značilen sezonski pojav, ki ga imenujemo temperaturna plastovitost. Pojav je posledica zgradbe molekule vode (t. i. anomalija vode), ki privede do razdelitve vodnega stolpca na posamezne plasti, ki se razlikujejo v temperaturi in gostoti (Berner in Berner, 1987; Wetzel, 2001). Na temperaturo vode v zgornji plasti jezera (epilimnij) vplivajo mnogi dejavniki, kot so nadmorska višina, njegova prostornina, prosojnost vode, hidrologija in vsakoletne vremenske razmere. Visokogorska jezera so razmeroma majhna in plitva, tako da je temperatura močno odvisna od vremenskih razmer. Že kratkotrajen dež lahko občutno vpliva na temperaturo vode, predvsem v plitvih jezerih (Jersabek in Schabetsberger, 1996a; Muri in Brancelj, 2002). Zaradi plitvosti in izpostavljenosti vetrom je temperaturna plastovitost visokogorskih jezer pogosto odsotna ali prehodna (Tilzer, 1972).

2.2.1 Geografska lega in značilnosti jezer

Vsa tri v tej nalogi obravnavana jezera ležijo nad gozdno mejo, v osrednjem območju Triglavskega narodnega parka (Preglednica 1). So ledeniškega nastanka, njihovo dno je prekrito s plastjo svetlega sedimenta, različne debeline.

Preglednica 1: Geografska lega, nadmorska višina in značilnosti obravnavanih jezer Triglavskega narodnega parka. Podatki so povzeti po Dobravec in Šiško (2002).

	Jezero v Ledvicah	Rjavo jezero	Zgornje Kriško jezero
Geografska lega	N 46° 20' 25"	N 46° 21' 20"	N 46° 24' 32"
	E 13° 47' 12"	E 13° 48' 00"	E 13° 48' 34"
Nadmorska višina [m]	1830	2002	2150
Srednja površina [ha]	2.187	1.338	0.662
Srednji obseg [m]	775	350	275
Največji premer [m]	330	140	100
Največja globina [m]	15	10	9
Srednji vodostaj [m]	14	3	8
Vodozbirno območje [ha]	175	36	16

Jezero v Ledvicah

Jezero je ime verjetno dobilo po razbrazdanih skalnih laštah v bližini, katere so se domačinom iz Bohinja zdele podobne ledvicam (Gams, 1962). V vzhodni breg se spuščajo obsežna melišča, ki jezero počasi zasipavajo. Jezero ima zelo močan podvodni dotok na severnem delu brega. Odtok je skozi grušč na južni strani jezera. Nekaj metrov zahodno je fosilni ponor, ki je aktiven le še ob visokem vodostaju. V okolici jezera še rastejo posamezni macesni. Dno je prekrito z razmeroma debelo plastjo mulja (Dobravec in Šiško, 2002). Gams (1962) navaja za približno 3 °C nižje površinske temperature v severovzhodnem delu jezera, kar pripisuje hladnim dotokom. V celotni Dolini Triglavskih jezer geološko podlago pretežno tvori triasni apnenec (Rakovec, 1951; Grimšičar, 1962).

Rjavo jezero

Jezero nima določljivih dotokov ali odtokov. Napaja ga izključno deževnica, značilno je tudi veliko nihanje vodne gladine (Gams, 1962; Dobravec in Šiško, 2002). Jezero je dobilo ime po rjavo obarvanih skalah, ki obdajajo jezero poleti ob nizkem vodostaju. Tukaj praktično ni melišč, ki bi jezero zasipavala. Dno je prekrito z razmeroma tanko plastjo sedimenta, ki vsebuje malo organskih snovi. Obala je neporasla, tudi alge in zooplankton so razmeroma redki. Sončna svetloba sega skoraj v celoti do dna (Dobravec in Šiško, 2002).

Zgornje Kriško jezero

Gams (1962) ga imenuje, enako kot Badjura, Jezero pod Križem. Je naše najvišje ležeče jezero. Tudi to jezero neposredno napajata le padavinska voda in snežnica. S severne strani ga zasipavajo melišča, z južne ga omejuje skalnat breg. V tem bregu je tudi razmeroma velik ponor, ki stabilizira nivo vode, tako da gladina skoraj ne niha. Dno je razmeroma razgibano in nestanovito, saj se vsako leto s taljenjem snega in ledu vanj skotali veliko grušča (Dobravec in Šiško, 2002). Geološka podlaga je triasna (Rakovec, 1951; Ramovš, 1985).

2.2.2 Podnebne razmere

Dinamika visokogorskih jezer je klimatsko pogojena. Julijske Alpe imajo, glede na klimatsko členitev Slovenije, gorsko podnebje. Povprečne temperature v najhladnejšem mesecu so pod $-3\text{ }^{\circ}\text{C}$ in v najtoplejšem nad $10\text{ }^{\circ}\text{C}$. Nad 2000 m n.v. so povprečne temperature v najtoplejšem mesecu pod $10\text{ }^{\circ}\text{C}$. Julijske Alpe imajo submediteranski padavinski režim, s 1600 do 3000 mm padavin letno (Ogrin, 1996). Njihov zahodni in južni del spadata med najbolj namočene kraje v Sloveniji (Ogrin in Brancelj, 2002).

Vrednosti trajanja sončnega obsevanja so med najnižjimi v Sloveniji. Podatki o jakosti sevanja neposredno na jezerih ne obstajajo. Meritve opravljajo na Kredarici in do nedavnega ob Dvojnem jezeru, vendar so tudi ti podatki primerljivi le z veliko mero previdnosti, saj so uporabljali različni inštrumentarij in metodologijo (Ogrin in Brancelj, 2002).

2.2.3 Plankton

Visokogorska jezera Julijskih Alp so zaradi svoje nadmorske višine, in s tem vremenskih razmer, skrajni jezerski biotop za alge v Sloveniji. Enako velja tudi v evropskem merilu, saj ležijo na apnenčasti podlagi (večina evropskih visokogorskih jezer leži na kristalinični podlagi) (Šiško in Kosi, 2002). Največ vrst pelaških alg so našli v Rjavem, najmanj pa v Zgornjem Kriškem jezeru (Preglednica 2). Na podlagi analize vsebnosti klorofila a v vodnem stolpcu so po razporeditvi jezer po OECD uvrstili Zgornje Kriško in Rjavo jezero kot ultraoligotrofni, Jezero v Ledvicah pa kot oligotrofno (Šiško in Kosi, 2002).

V planktonu visokogorskih jezer so predstavniki štirih skupin živali: praživali (Protozoa), kotačniki (Rotatoria), vodne bolhe (Cladocera) in ceponožni raki (Copepoda), vendar so le slednje tri vsaj favnistično raziskane. V visokogorskih jezerih Vzhodnih Julijskih Alp so skupno (bentos in plankton) našli po devet vrst iz skupin Copepoda in Cladocera. Najpogostejši predstavniki zooplanktona so vodne bolhe in ceponožni raki (Brancelj, 2002).

Jezera v Julijskih Alpah imajo razmeroma pestro sestavo združb (Brancelj *in sod.*, 1997). V proučevanih jezerih je tako prisotnih skupaj 9 vrst zooplanktona (po 3 iz vsake od omenjenih skupin, razen praživali), skupna pa jim je le ena vrsta, *A. alpinus* (Preglednica 3).

Preglednica 2: Število vrst pelaških alg v proučevanih jezerih. Povzeto po Šiško in Kosi, 2002.

Jezero	Skupina	Cyanophyta	Chrysophyceae	Bacillariophyceae	Pyrrophyta	Euglenophyta	Conjugatae	Chlorophyceae	Skupaj
Jezero v Ledvicah		10	1	2	1	0	2	11	27
Rjavo jezero		13	1	7	2	0	1	10	34
Zgornje Kriško jezero		2	0	0	0	0	2	3	7

Preglednica 3: Vrste kotačnikov (Rotatoria), vodnih bolh (Cladocera) in ceponožnih rakov (Copepoda), ki so bili najdeni v vodnem stolpcu proučevanih jezer v obdobju med 1991 in 2001. Znaki "x" označujejo prisotnost vrste v jezeru. Povzeto po Brancelj (2002).

		Jezero v Ledvicah	Rjavo jezero	Zgornje Kriško jezero
Rotatoria	<i>Brachionus angularis</i> Gosse, 1851	x		
	<i>Keratella quadrata</i> (O.F. Mueller, 1786)	x		
	<i>Polyarthra dolichoptera</i> Idelson, 1925	x		x
Cladocera	<i>Daphnia longispina</i> O.F. Mueller, 1785	x		
	<i>Daphnia pulicaria</i> Forbes, 1893			x
	<i>Chydorus sphaericus</i> (O.F. Mueller, 1785)		x	
Copepoda	<i>Arctodiaptomus alpinus</i> (Imhof, 1885)	x	x	x
	<i>Cyclops abyssorum taticus</i> (Kozminski, 1927)	x		x
	<i>Eucyclops serrulatus</i> (Fischer, 1851)		x	

3 MATERIAL IN METODE DELA

3.1 MATERIAL

V obdobju od leta 1992 (Zgornje Kriško jezero) oz. 1993 (Ledvica in Rjavo jezero) so sodelavci Nacionalnega inštituta za biologijo, v sklopu rednega jesenskega monitoringa visokogorskih jezer v Julijskih Alpah, odvzeli kvalitativne vzorce zooplanktona v vseh treh proučevanih jezerih. To so storili s planktonsko mrežo premera ustja 20 cm in velikostjo okenc v mreži 0,1 mm. Vzorčen je bil celoten vodni stolpec od dna do površine jezera. Za posamezen vzorec so bili narejeni trije potezi z mrežo skozi vodni stolpec.

V letih 1998 (Zgornje Kriško jezero, 9. in 10. 9.) in 1999 (Jezero v Ledvicah, 29. in 30. 9.) so odvzeli tudi vzorce po posameznih globinah vodnega stolpca na najgloblji točki jezera vsakih 12 ur. Vzorci so bili odvzeti s planktonsko mrežo s poklopцем, premerom ustja 20 cm ter velikostjo okenc 0,1 mm. V Jezeru v Ledvicah so vzorčili vsak meter vodnega stolpca, v Zgornjem Kriškem jezeru pa po dva metra stolpca od površine do sedimenta.

V poletni sezoni leta 2005 (od 16.5. do 13.10.) smo v dvotedenskih intervalih vzorčevali celoten vodni stolpec na treh lokacijah vseh treh jezer. Vzorce smo odvzeli s planktonsko mrežo s premerom ustja 20 cm ter velikostjo okenc 0,1 mm. Za posamezen vzorec smo naredili tri potege vodnega stolpca.

Vzorce smo shranili v plastičnih steklenicah v 4 % raztopini formaldehida, kateri smo v laboratoriju dodali glicerol.

3.2 METODE DELA

3.2.1 Analize vzorcev zooplanktona

Analize smo opravili na skupno 128 planktonskih vzorcih (34 jesenskih vzorcev od leta 1992 do 2004, 33 vzorcev navpičnih dnevno-nočnih selitev in 61 vzorcev tekom sezone leta 2005). Vsi vzorci se nahajajo v zbirki Nacionalnega inštituta za biologijo.

Posamezen vzorec zooplanktona smo v plastenki najprej premešali, da smo dobili čimbolj enakomerno porazdeljeno suspenzijo zooplanktona (razmerje med vrstami ter razvojnimi stadiji). Natanko 1 ml suspendiranega vzorca smo nato s pipeto prenesli v petrijevko, dodali nekaj kapljic glicerola ter s pipeto odstranili preostalo vodno raztopino.

Delali smo s pomočjo stereolupe pri 20- do 50-kratni povečavi. Osebkke vrste *Arctodiaptomus alpinus* smo prešteli po starostnih skupinah, kjer smo ločili posamezne stadije kopepoditov. Kopepodite V. stopnje ter odrasle osebkke smo najprej ločili po spolu, odrasle samice pa nato še dodatno na samice z jajci in samice brez jajc. Preštete živali smo sproti odstranjevali iz vzorca ter podatke zapisovali v ustrezen obrazec. Po končanem štetju posameznega podvzorca smo petrijevko temeljito sprali. Celoten postopek smo ponovili vsaj trikrat (3x 1 ml suspenzije zooplanktona) oziroma dokler število osebkov vrste *A. alpinus* ni preseglo 200 (razen v primerih, kjer je bilo v celotnem vzorcu manj kot 200 osebkov). Prav tako smo prešteli tudi osebkke ostalih planktonskih vrst, vendar jih nismo ločevali po starostnih skupinah ali spolu.

Število osebkov v 1 ml smo preračunali na znano prostornino celotnega vzorca. To število predstavlja število osebkov v znani prostornini vodnega stolpca. S temi podatki smo izračunali število osebkov v enoti volumna vode in število delili s 3, saj smo za vsak vzorec z mrežo opravili tri potege od dna do površine.

Preglednica 4: Datumi odvzema vzorcev za vsa tri jezera v letu 2005. Znak “-” pomeni, da v tem obdobju vzorci niso bili odvzeti.

Zaporedna številka vzorčenja	Jezero v Ledvicah	Datum vzorčenja	
		Rjavo jezero	Zgornje Kriško jezero
1	16.5.	-	-
2	9.6.	9.6.	-
3	23.6.	23.6.	3.7.
4	13.7.	13.7.	15.7.
5	25.7.	25.7.	27.7.
6	12.8.	12.8.	-
7	24.8.	25.8.	29.8.
8	5.9.	6.9.	21.9.
9	12.10.	12.10.	13.10.

3.2.2 Zbiranje podatkov o temperaturi

Podatki o temperaturnem profilu jezer za leta 1992 do 2004 izvirajo iz baze podatkov Skupine za raziskovanje kopenskih in sladkovodnih ekosistemov Nacionalnega inštituta za biologijo. V sezoni leta 2005 smo opraljali meritve temperaturnega profila ob vsakem vzorčenju. Temperatura je bila vsakič merjena v navpičnem profilu od površine do dna na najgloblji točki in sicer na vsak meter globine. Meritve temperature smo opravljali z aparatom WTW MultiLine P4, ki je imel merilno sondo na 15 m kablu.

Na osnovi podatkov o temperaturi vode v vodnem stolpcu smo določili debelino epilimnija, pri čemer je bil začetek metalimnija določen kot globina, kjer je temperatura padla za več kot 1 °C med dvema zaporednima merilnima točkama. Zgornja meja hipolimnija je bila določena kot točka, kjer je temperatura med dvema zaporednima globinama padla za manj kot 1 °C. Po enačbi (1) smo iz posameznih meritev temperature v vertikalnem profilu epilimnija izračunali njegovo povprečno temperaturo.

3.2.3 Statistične analize

Srednja vrednost pri meritvah temperature je izračunana po naslednji enačbi (1):

$$\bar{X} = \frac{\sum_{i=1}^n X_i}{n} \quad \dots(1)$$

kjer je X_i vrednost posamezne meritve in n skupno število vseh meritev temperature epilimnija:

Odstotki posamezne starostne skupine so izračunani po enačbi (2):

$$A = \frac{n_i}{N} 100 \quad \dots(2)$$

kjer je n_i število osebkov i -te skupine in N število vseh osebkov te vrste v vzorcu.

Odstotek samic v posamezni starostni skupini je izračunan po enačbi (3):

$$D_s = \frac{n_z}{n_z + n_m} 100 \quad \dots(3)$$

kjer je n_m število samcev in n_z število samic posamezne skupine v vzorcu.

Normalno distribucijo podatkov o odstotkih samic smo izračunali z enačbo (4):

$$\arcsinh(X_i) \quad \dots(4)$$

kjer je X_i odstotek samic v vzorcu.

Normalno distribucijo podatkov o gostotah posameznih skupin smo izračunali z enačbo (5):

$$\sqrt{\arcsin X_i} \quad \dots(5)$$

kjer je X_i gostota posamezne skupine za posamezen vzorec.

Število osebkov v enem litru jezerske vode pri vzorčenju celotnega vodnega stolpca smo računali po enačbi (6):

$$N = \frac{V_v N_p}{3\pi r^2 l} \quad \dots(6)$$

kjer je N število osebkov v 1 litru vode, V_v je volumen celotnega vzorca v [ml], N_p število osebkov v 1 ml, r polmer ustja mreže v dm in l dolžina potega v dm.

Meje zaupanja za gostote osebkov smo računali iz ustrezno transformiranih podatkov (normalno distribucijo smo dosegli z enačbo 5).

Za testiranje statistično značilnih razlik med srednjimi vrednostmi odstotkov in razmerij med leti in jezeri smo uporabili Tukey-ev HSD test. Za računanje korelacij smo uporabili t. i. Spearman rank correlation coefficient (Fowler *in sod.*, 1998).

V tej nalogi je številčno razmerje med spoloma predstavljeno kot odstotek vseh samic posamezne starostne skupine v tej skupini. Odstotek samic z jajci in brez njih se prav tako nanaša na skupino odraslih osebkov (CVI).

4 REZULTATI

4.1 TEMPERATURNE RAZMERE

4.1.1 Jezero v Ledvicah

Ob prvem vzorčenju, 16.5.2005, je bilo Jezero v Ledvicah prekrito s približno 1 meter debelo plastjo ledu in snega. Ob naslednjem vzorčenju ledu ni več bilo, jezero je še bilo homotermno. V roku dveh tednov se je vzpostavila plastovitost, kjer je epilimnij segal do globine 2 metrov, hipolimnij se je pričel med 6 in 7 metri. Povprečna sezonska temperatura epilimnija je znašala 10,3 °C, najvišjo površinsko temperaturo, 13,7 °C, smo izmerili sredi junija (Slika 1). Plastovitost se je ohranila do oktobra. Sredi oktobra je bilo jezero v večji meri že prekrito s kakšen centimeter debelo ploščo ledu, ki se je oblikovala kmalu po premešanju celotnega vodnega stolpca. Nihanja temperature so posledica občasnih padavin (julija in avgusta). Pod ledenim pokrovom jezero ohranja temperaturo okrog 4 °C, z izjemo 1 - 2 m debele plasti tik pod ledom, kjer je temperatura praviloma nižja (Slika 1).

4.1.2 Rjavo jezero

Ob pričetku vzorčenja, maja 2005, je bilo jezero povsem prekrito z debelo plastjo ledu in snega. Prvo vzorčenje smo tako opravili v začetku junija, ko je približno 1/3 jezera še prekrivala nekaj centimeterska ledena plošča. Do sredine junija se je led stalil in se je vzpostavila neizrazita plastovitost (Slika 1). Med epi- in metalimnijem nismo ob nobenem vzorčenju opazili izrazite meje. Slednja je dokaj izrazita pri prehodu v hipolimnij, ki se prične pri pribl. 1 do 2 metrih. Najvišjo temperaturo zgornje plasti smo izmerili sredi junija, in je znašala 11,6 °C. Povprečna sezonska temperatura epilimnija je znašala 7,6 °C. Tekom poletja je gladina jezera upadla v tolikšni meri (najnižja globina je bila 1,5 m), da z našo metodo merjenja temperature v vodnem stolpcu nismo več zaznali plastovitosti. Pozno poletje se je jezero ponovno napolnilo z vodo in plastovitost je bila ponovno znotraj ločljivosti naše metode. Ob zadnjem vzorčenju v sezoni, v času jesenske homotermije, je bilo jezero v večji meri že prekrito s tankim ledom. Za razliko od ostalih dveh jezer, ki imata pod ledenim pokrovom temperaturo okrog 4 °C, je v Rjavem

jezeru temperatura v času obstojnosti ledenega pokrova okrog 2 °C, kar je posledica nizkega vodostaja. Povprečna temperatura epilimnija razmeroma očitno sledi nihanjem vodostaja. Višji vodostaj je posledica ali taljenja snega in ledu spomladi ali padavin julija in oktobra. Padavinam razmeroma hitro sledi padec temperature. Temperatura se spreminja hitreje, kot v Jezeru v Ledvicah in Zgornjem Kriškem jezeru, kar je ponovno posledica majhne vodne mase (oz. nizkega vodostaja), izpostavljenosti vetrovom, ki vodno maso mešajo, in s tem povezano slabo slojevitostjo.

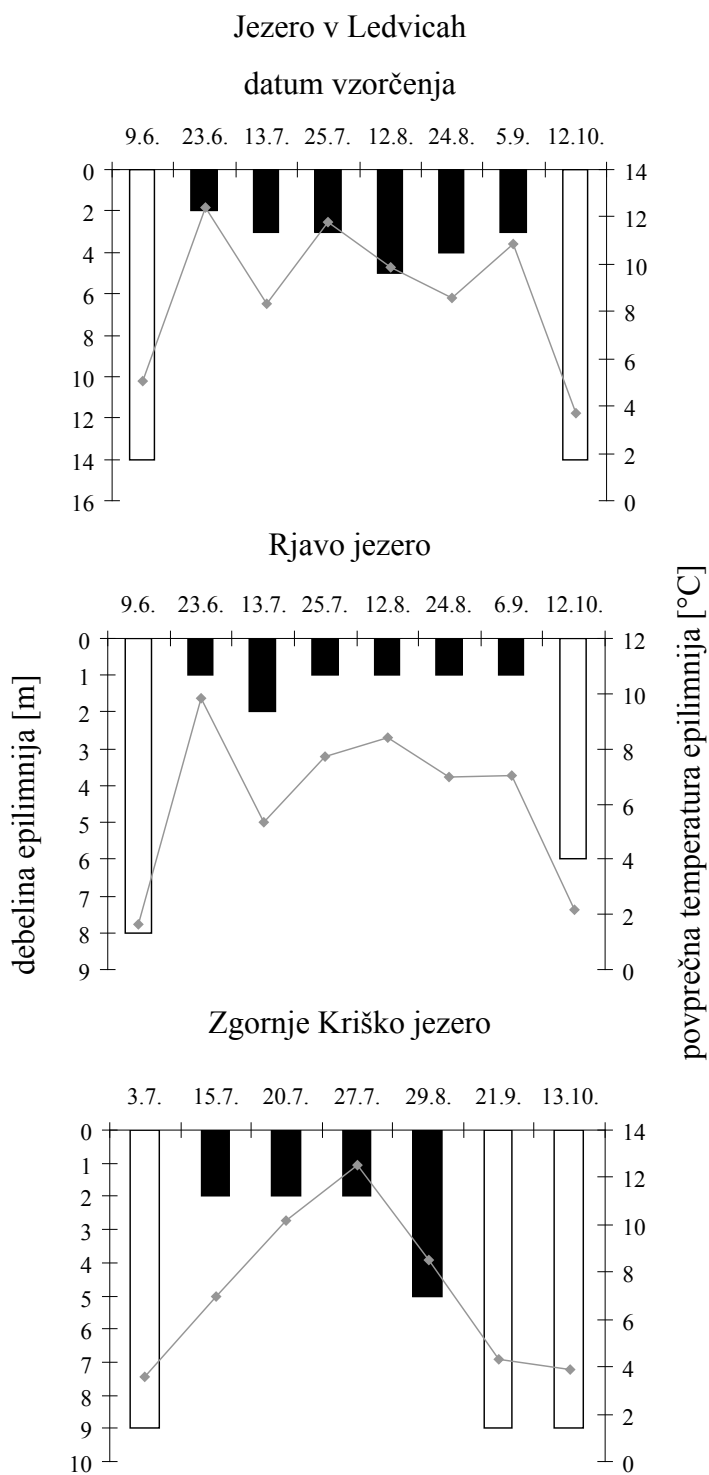
4.1.3 Zgornje Kriško jezero

Prvo vzorčenje je bilo opravljeno v začetku julija, ko je led še deloma prekrival jezero. Sredi julija je bilo jezero že plastovito, epilimnij je segal do globine 2 m, hipolimnij se je pričel pri približno 6 metrih globine. Konec julija je jezero doseglo najvišjo temperaturo zgornje plasti, 13,6 °C (Slika 1), povprečna sezonska temperatura epilimnija pa je znašala 9,9 °C. Tekom leta je gladina jezera nihala le za en meter, največja globina je bila tako 9 m, najnižja 8 m. Oktobra je bilo tudi to jezero prekrto z ledeno ploščo in dobro premešano. Nihanje temperature, kot je vidno v Jezeru v Ledvicah, tukaj pravzaprav ni bilo opazno. Do srede poletja, okrog 27. 7., je temperatura naraščala, nato je sledilo padanje do konstantne temperature pod ledenim pokrovom, ki je bila blizu 4 °C.

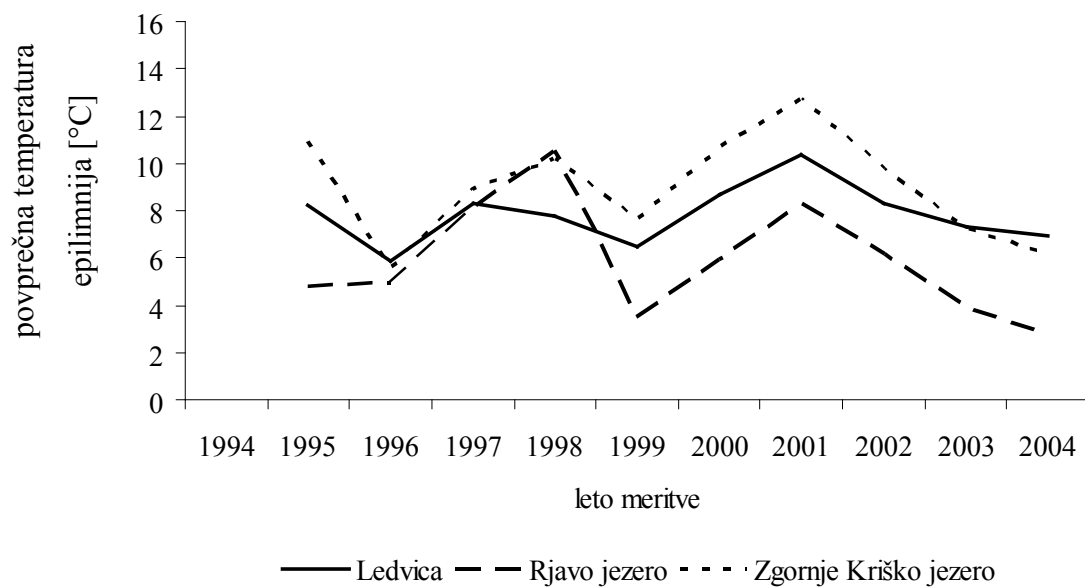
4.1.4 Primerjava med jezери

V obdobju desetih let (1994 do 2004) je bilo jeseni najtopleje Zgornje Kriško jezero s povprečno temperaturo epilimnija 9 °C, najhladneje je bilo Rjavo jezero s 5,6 °C, v Jezeru v Ledvicah pa je bila povprečna temperatura epilimnija 7,8 °C (Slika 2).

Tekom sezone 2005 je bilo najtoplejše jezero v Ledvicah, s povprečno temperaturo epilimnija 8,8 °C, Zgornje Kriško jezero je imelo v povprečju 7,1 °C, Rjavo jezero pa 6,1 °C. V obeh primerih (v večletnem obdobju in v letu 2005) razlike v povprečnih vrednostih temperature epilimnija niso bile statistično značilne ($p > 0,05$).



Slika 1: Debelina (v m) in obstojnost ter povprečna temperatura (v °C) epilimnija za vsa tri obravnavana jezera od pomladne do jesenske homotermije leta 2005. Prazni stolpci predstavljajo homotermijo ($T = 4\text{ °C}$).



Slika 2: Drseče povprečje (s periodo 2) povprečnih temperatur epilimnija jeseni za vsa tri jezera v obdobju desetih let.

4.2 SEZONSKA DINAMIKA

4.2.1 Gostote populacij zooplanktona v letu 2005

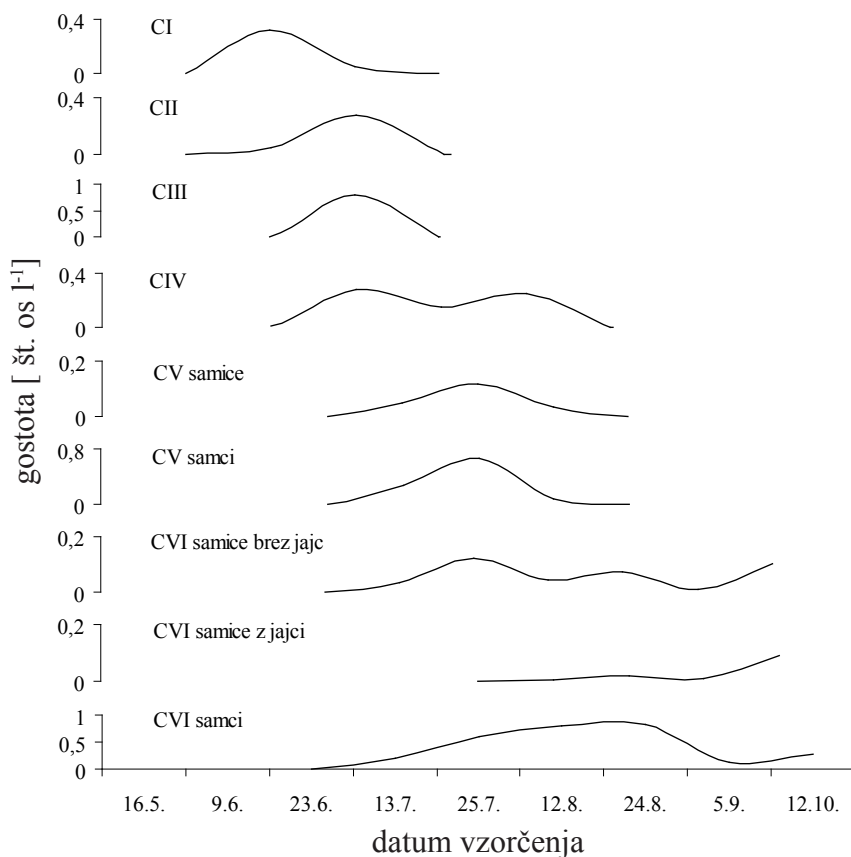
4.2.1.1 Jezero v Ledvicah

V vodnem stolpcu se prvi pojavijo osebki vrste *Cyclops abyssorum tatricus*, ko je jezero še pokrito z enotno ledeno ploščo. Prve kopepodite vrste *A. alpinus* smo v naši v začetku junija (Slika 3). Hkrati z njimi so se pojavile tudi prve vodne bolhe. Med kalanoidi so prevladovali kopepoditi I. stopnje, prisotni pa so bili tudi že kopepoditi CII, CIII in CIV, s padajočo gostoto v tem vrstnem redu. Konec junija dosežejo kopepoditi CIII največjo gostoto, ko so prisotni tudi samci CV. Njihova gostota narašča do konca julija, nato ponovno upade in v začetku septembra v pelagialu niso več prisotni. Prve samice CV smo opazili približno 14 dni za prvimi samci CV. V tem obdobju so bili tudi že prisotni posamezni odrasli osebki obeh spolov. Prve samice z jajci smo opazili v začetku avgusta. Odrasli osebki so dosegli najvišjo gostoto sredi avgusta in so bili prisotni v vseh sledečih vzorcih, do konca vzorčenja.

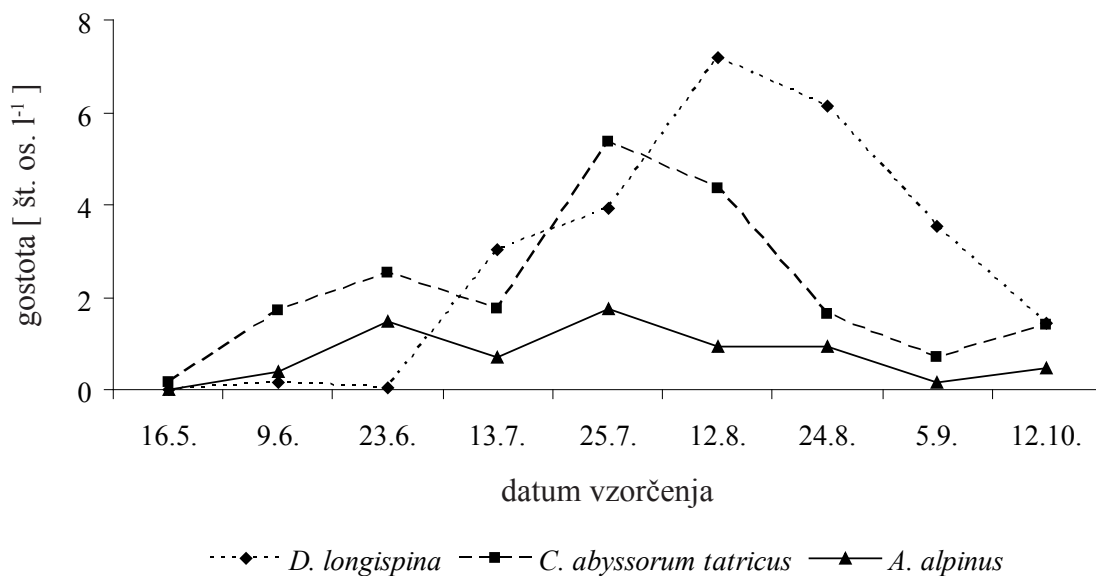
Med gostotami vseh treh vrst zooplanktona tekom sezone smo ugotovili pozitivne korelacije, vendar je bila le-ta le med ciklopoidnimi in kalanoidnimi ceponožnimi raki statistično značilna ($p < 0,05$). Vrsta *A. alpinus* je v povprečju tekom sezone predstavljala 15 % zooplanktona (Slika 4). Med vsemi tremi lokacijami znotraj jezera nismo ugotovili statistično značilnih razlik ($p > 0,05$).

4.2.1.2 Rjavo jezero

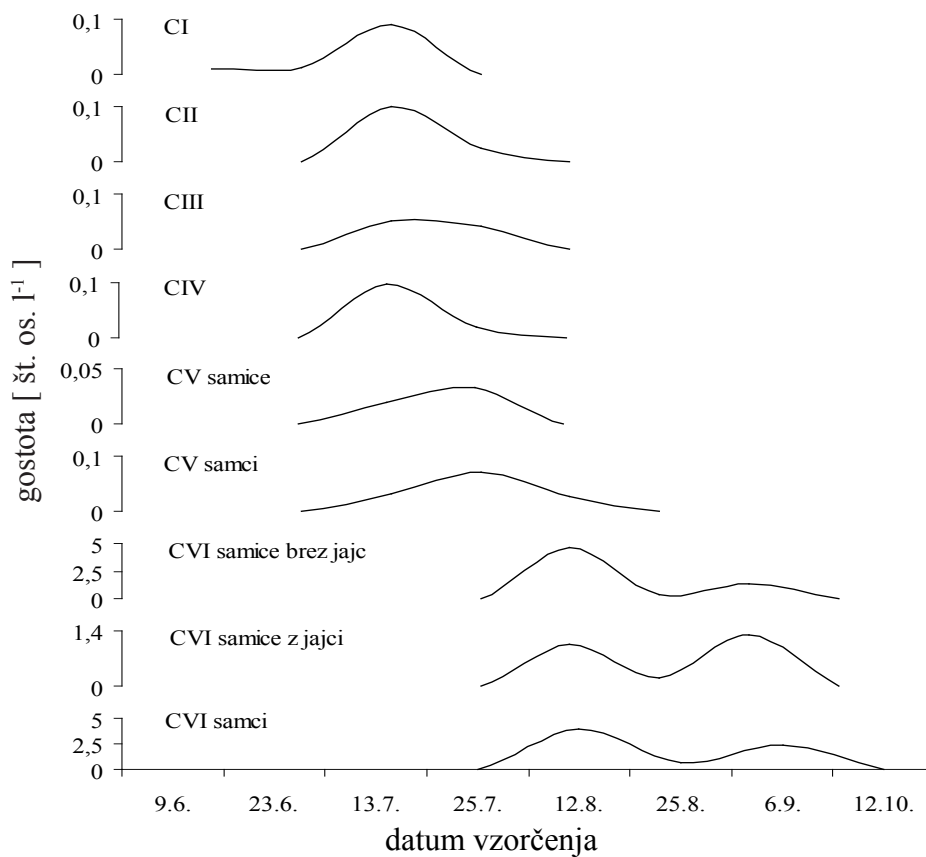
Prve kopepodite CI smo opazili, enako kot v jezeru v Ledvicah, v začetku junija (Slika 5). Šele ob tretjem vzorčevanju, sredi julija, so bili prisotni tudi kasnejši stadiji, do vključno kopepoditov CV. Odrasle osebke obeh spolov smo prvič opazili konec julija. Sredi avgusta so bili izmed kopepoditov prisotni le še kopepoditi CV, odrasli osebki pa so dosegli največjo gostoto v sezoni.



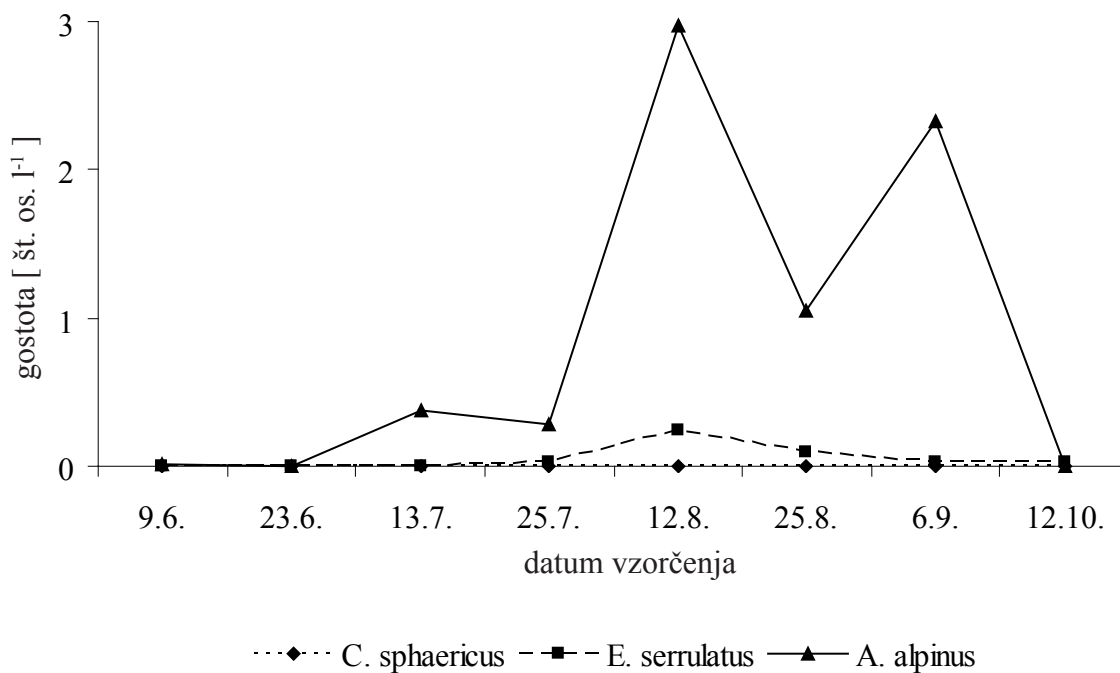
Slika 3: Gostote posameznih razvojnih stopenj vrste *A. alpinus* v planktonu Jezera v Ledvicah v letu 2005.



Slika 4: Gostote populacij treh zooplanktonskih vrst v Jezeru v Ledvicah v letu 2005.



Slika 5: Gostote posameznih razvojnih stopenj vrste *A. alpinus* v planktonu Rjavega jezera v letu 2005.



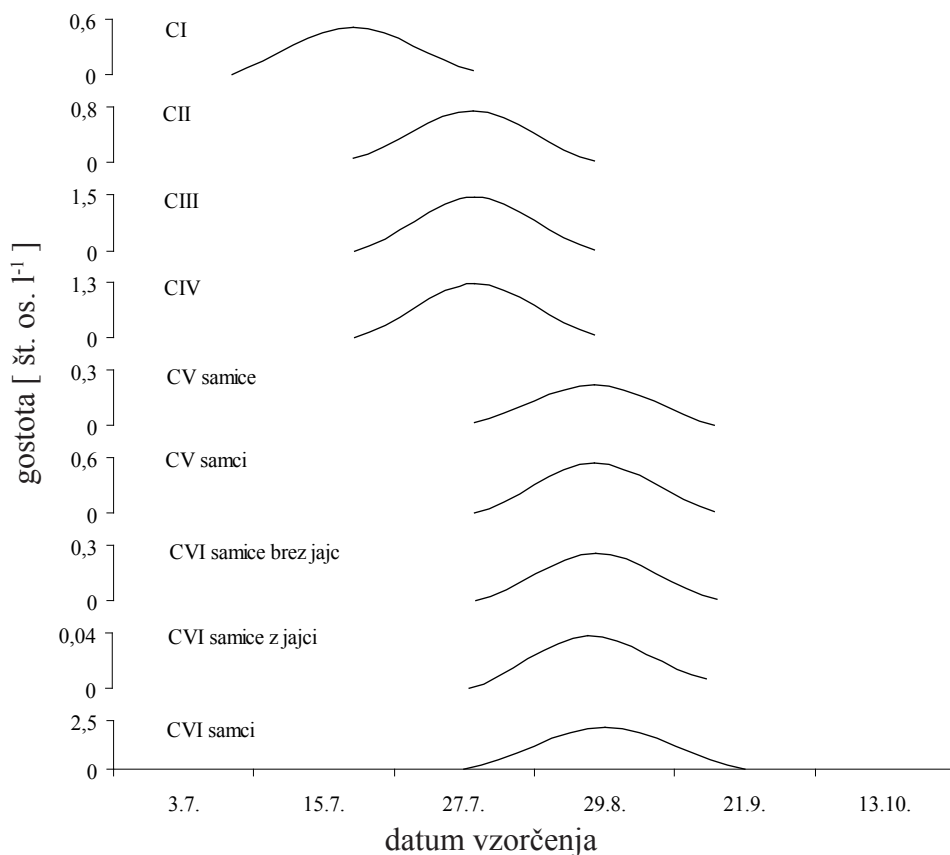
Slika 6: Gostote populacij treh zooplanktonskih vrst v Rjavem jezeru v letu 2005.

Osebkke vrste *Eucyclops serrulatus* smo prvič opazili konec julija, en mesec kasneje smo v planktonu tudi edinkrat našli vodne bolhe vrste *Chydorus sphaericus* (Slika 6). Tekom celotne sezone je bil *A. alpinus* najštevilčnejša planktonska vrsta, v povprečju je predstavljal 96 % zooplanktona. Med obema vrstama ceponožnih rakov smo ugotovili pozitivno korelacijo, vendar brez statistične značilnosti ($p > 0,05$).

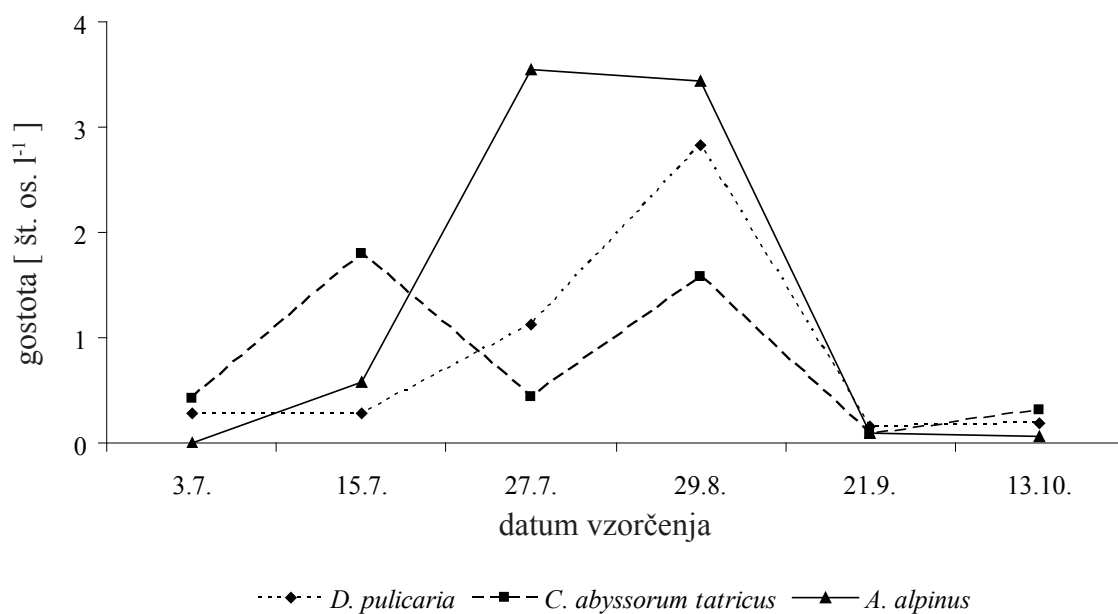
4.2.1.3 Zgornje Kriško jezero

V začetku julija so bile v vodnem stolpcu prisotne vse tri zooplanktonske vrste (Slika 8). Od vrste *A. alpinus* so bili prvi prisotni kopepoditi CI (Slika 7). Ob naslednjem vzorčenju, sredi julija, so bili v stolpcu prisotni tudi CII in CIII. Kopepoditi stopenj CII do CIV so dosegli najvišje gostote populacij proti koncu julija. Takrat so bili prisotni tudi samci in samice CV. Odrasle osebkke smo prvič opazili v koncu avgusta. Najvišjo skupno gostoto vseh treh zooplanktonskih vrst smo ugotovili proti koncu julija (Slika 9). Med vsemi tremi vrstami smo ugotovili pozitivno korelacijo, vendar brez statistične značilnosti ($p > 0,05$). Vrsta *A. alpinus* je v povprečju tekom sezone predstavljala 30 % zooplanktona. Med lokacijami nismo ugotovili statistično značilnih razlik.

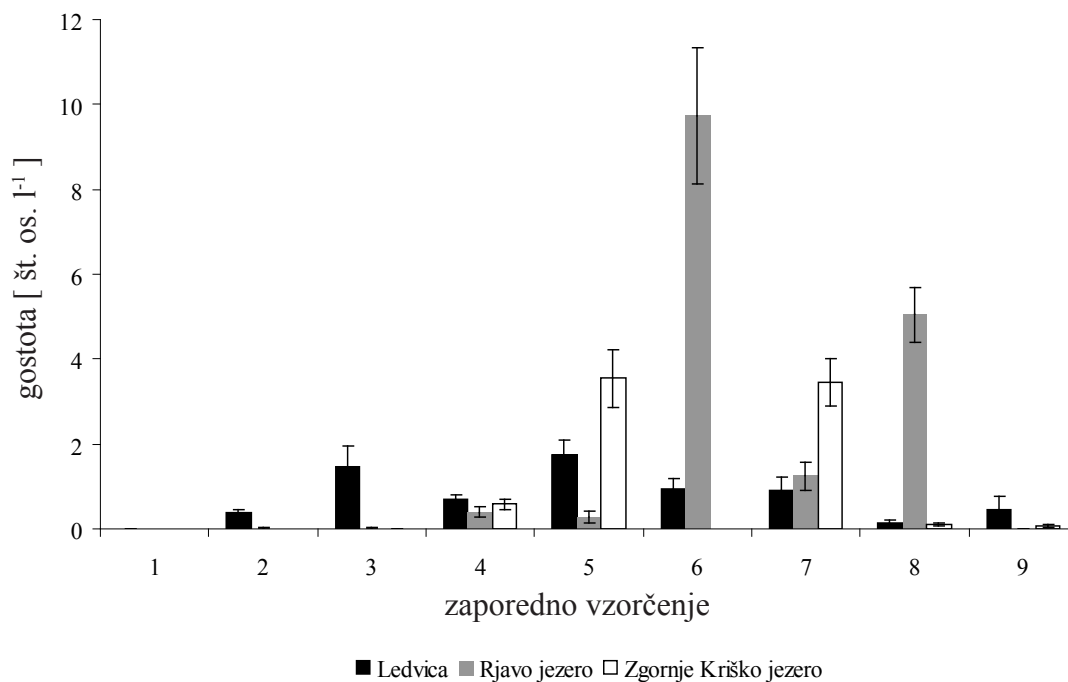
Jezero v Ledvicah in Zgornje Kriško jezero imata približno enake povprečne gostote zooplanktona tekom sezone, v Rjavem jezeru pa so ob določenih mesecih dosegle tudi več kot 2-krat višje vrednosti (Slika 9). Razlike v povprečnih vrednostih gostot tekom celotne sezone niso statistično značilne ($p > 0,05$).



Slika 7: Gostote posameznih razvojnih stopenj vrste *A. alpinus* v planktonu Zgornjega Kriškega jezera v letu 2005.



Slika 8: Gostote populacij treh zooplanktonskih vrst v Zgornjem Kriškem jezeru v letu 2005.



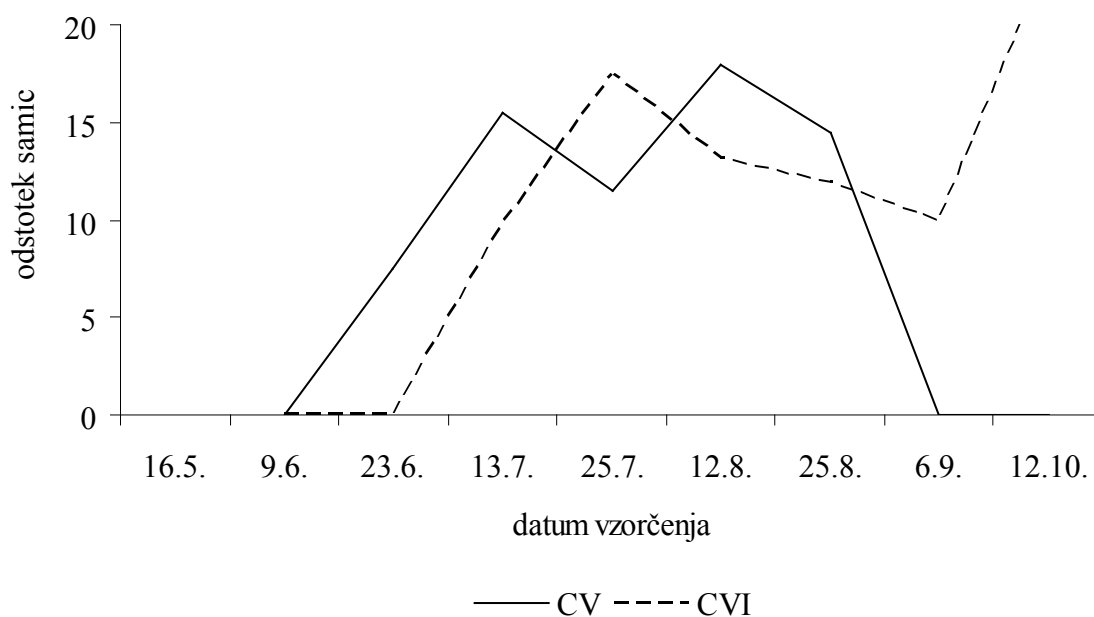
Slika 9: Gostota osebkov vrste *A. alpinus* (vsota vseh razvojnih stadijev) v vodnem stolpcu v letu 2005 v vseh treh jezerih. Podane so 95 % meje zaupanja. Datumi odvzema vzorcev so podani v Preglednici 4.

4.2.2 Številčno razmerje med spoloma

4.2.2.1 Jezero v Ledvicah

Proti koncu junija smo prvič našli kopepodite CV obeh spolov (Slika 10). Tekom celotne sezone predstavljajo samci večji del te starostne skupine v vodnem stolpcu. Najvišji odstotek samic pri kopepoditih CV smo ugotovili sredi avgusta, ko so predstavljale približno 30 % osebkov te starostne skupine. V povprečju pa so (glede na povprečje vseh vzorčevanj) samice CV predstavljale približno 17 % starostne skupine CV tekom leta 2005. Linearna regresija odstotka samic nakazuje padanje odstotka tekom poletja ($R^2=0,07$).

Prve odrasle osebkke smo našli sredi julija, približno dva tedna za prvimi opaženimi kopepoditi CV (Slika 10). Največji odstotek odraslih samic smo ugotovili ob zadnjem vzorčenju, sredi oktobra. Takrat so predstavljale približno 40 % odraslih osebkov vrste *A. alpinus* v vodnem stolpcu. Na sezonskem nivoju so odrasle samice predstavljale približno 18 % populacije odraslih osebkov v vodnem stolpcu Jezera v Ledvicah leta 2005. Pri obeh starostnih skupinah (kopepoditi CV in odrasli CVI) so ves čas vzorčenja prevladovali samci. Linearna regresija odstotka samic nakazuje naraščanje deleža tekom poletja ($R^2=0,08$).

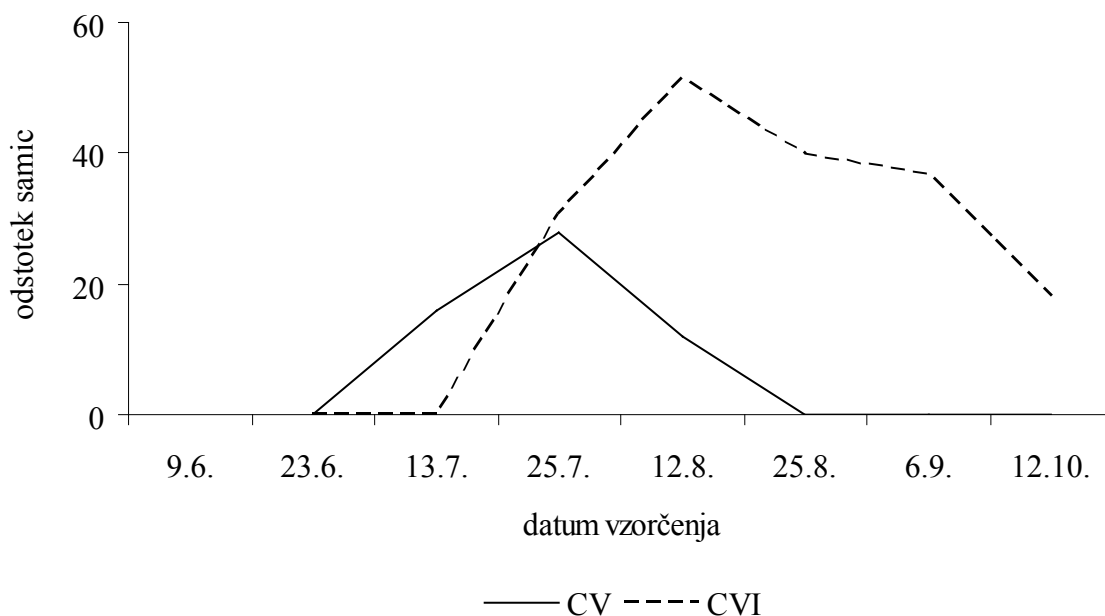


Slika 10: Drseče povprečje (s periodo 2) odstotka samic CV in CVI vrste *A. alpinus* v Jezeru v Ledvicah v letu 2005.

4.2.2.2 Rjavo jezero

Kopepodite CV smo prvič opazili sredi julija. Prisotna sta bila oba spola (Slika 11). Najvišji odstotek samic CV (približno 32 %) smo ugotovili proti koncu julija, v povprečju pa so predstavljale približno 28 % te starostne skupine tekom leta 2005. Med kopepoditi te starostne skupine v Rjavem jezeru so torej ves čas prevladovali samci. Linearna regresija odstotka samic nakazuje njegovo padanje tekom poletja ($R^2=0,07$).

Odrasle osebkke obeh spolov smo prvič opazili približno dva tedna za prvimi kopepoditi CV, proti koncu julija (Slika 11). V tem obdobju smo ugotovili tudi najvišji odstotek samic (približno 60 %) med odraslimi osebkki, v povprečju pa so predstavljale približno 44 % odraslih osebkov v vodnem stolpcu. Odrasle samice so torej prevladovale le proti koncu julija, preostali del sezone pa so med odraslimi osebkki prevladovali samci. Linearna regresija odstotka samic nakazuje njegovo naraščanje tekom poletja ($R^2=0,1$).

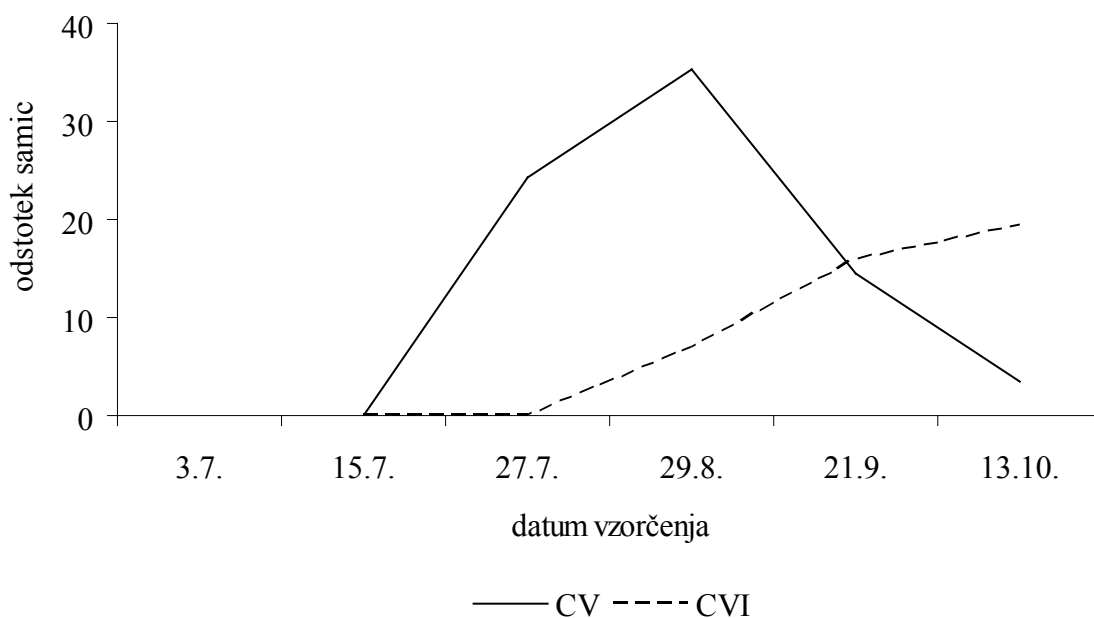


Slika 11: Drseče povprečje (s periodo 2) odstotka samic CV in CVI vrste *A. alpinus* v Rjavem jezeru v letu 2005.

4.2.2.3 Zgornje Kriško jezero

Prve kopepodite CV smo opazili na koncu julija. Takrat smo tudi ugotovili največji odstotek samic (približno 48 %) te starostne skupine (Slika 12). V povprečju so samice CV predstavljale približno 26 % te starostne skupine v letu 2005. Linearna regresija odstotka samic nakazuje njegovo padanje tekom poletja ($R^2=0,001$).

Prve odrasle osebke smo opazili konec avgusta (Slika 12). Največji odstotek samic med odraslimi osebki smo ugotovili oktobra (približno 21 %), v povprečju pa so predstavljale približno 18 % te starostne skupine v vodnem stolpcu Zgornjega Kriškega jezera. Linearna regresija odstotka samic nakazuje njegovo naraščanje tekom poletja ($R^2=0,87$). Pri obeh starostnih skupinah (kopepoditi CV in CVI) so sicer ves čas prevladovali samci.

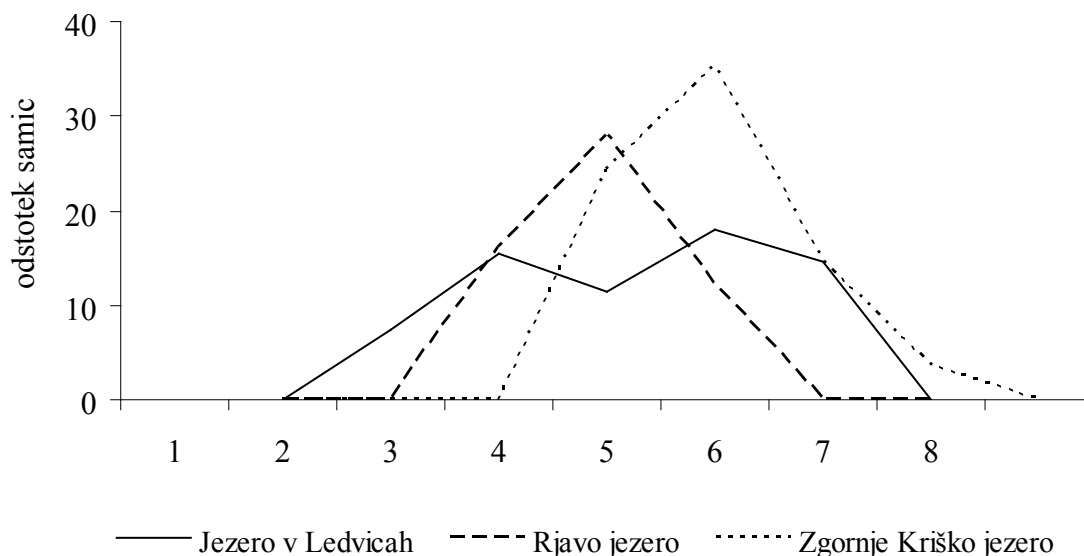


Slika 12: Drseče povprečje (s periodo 2) odstotka samic CV in CVI vrste *A. alpinus* v Zgornjem Kriškem jezeru v letu 2005.

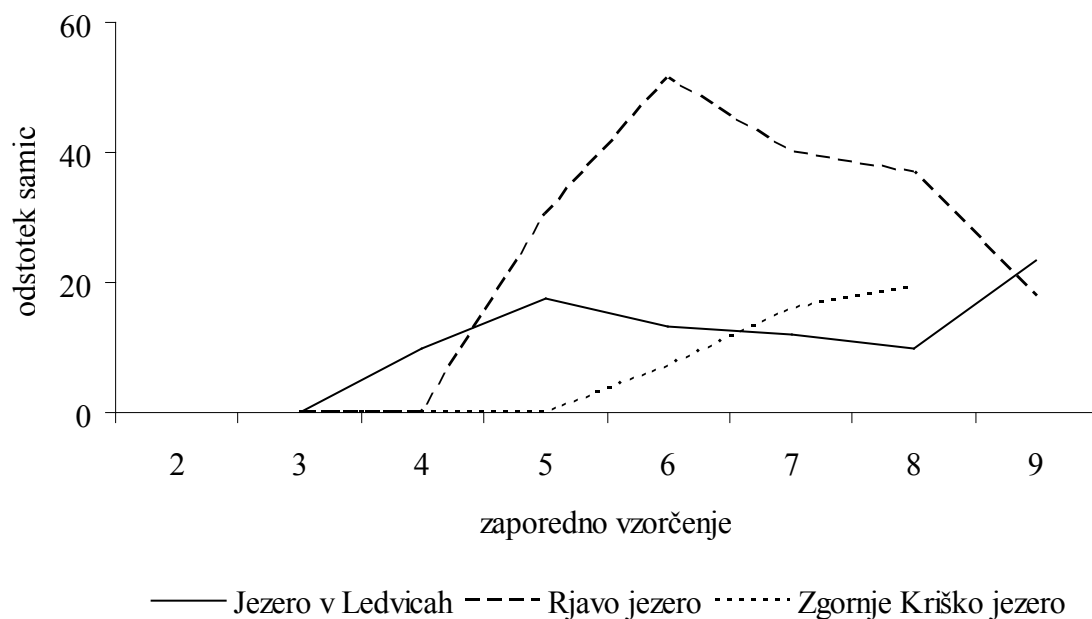
4.2.2.4 Primerjava odstotkov samic med jezери

Kopepodite CV smo najprej našli v Jezeru v Ledvicah, nato v Rjavem jezeru in nazadnje v Zgornjem Kriškem jezeru. Med najdbami na posameznih lokalitetah je minilo približno 14 dni (Slika 13). Med povprečnimi vrednostmi odstotka samic te starostne skupine v vseh treh jezerih tekom poletja 2005 nismo ugotovili statistično značilnih razlik ($p > 0,05$).

Podoben vzorec pojavljanja starostnih skupin v jezerih smo ugotovili tudi pri odraslih osebkih vrste *A. alpinus*. Med posameznimi najdbami odraslih osebkov je ponovno minilo približno 14 dni. Večji zamik je opažen pri Zgornjem Kriškem jezeru, kjer smo prve odrasle osebkke našli šele na koncu avgusta (Slika 14). Med povprečnimi vrednostmi odstotka odraslih samic med odraslimi osebki smo ugotovili statistično značilne razlike med Rjavim in Zgornjim Kriškim jezerom ter Rjavim in Jezerom v Ledvicah (v obeh primerih $p < 0,05$).



Slika 13: Drseče povprečje (s periodo 2) odstotka samic CV vrste *A. alpinus* v vseh treh v nalogi obravnavanih jezerih v letu 2005. Datumi odvzema vzorcev so podani v Preglednici 4.



Slika 14: Drseče povprečje (s periodo 2) odstotka odraslih samic vrste *A. alpinus* v vseh treh v nalogi obravnavanih jezerih v letu 2005. Datumi odvzema vzorcev so podani v Preglednici 4.

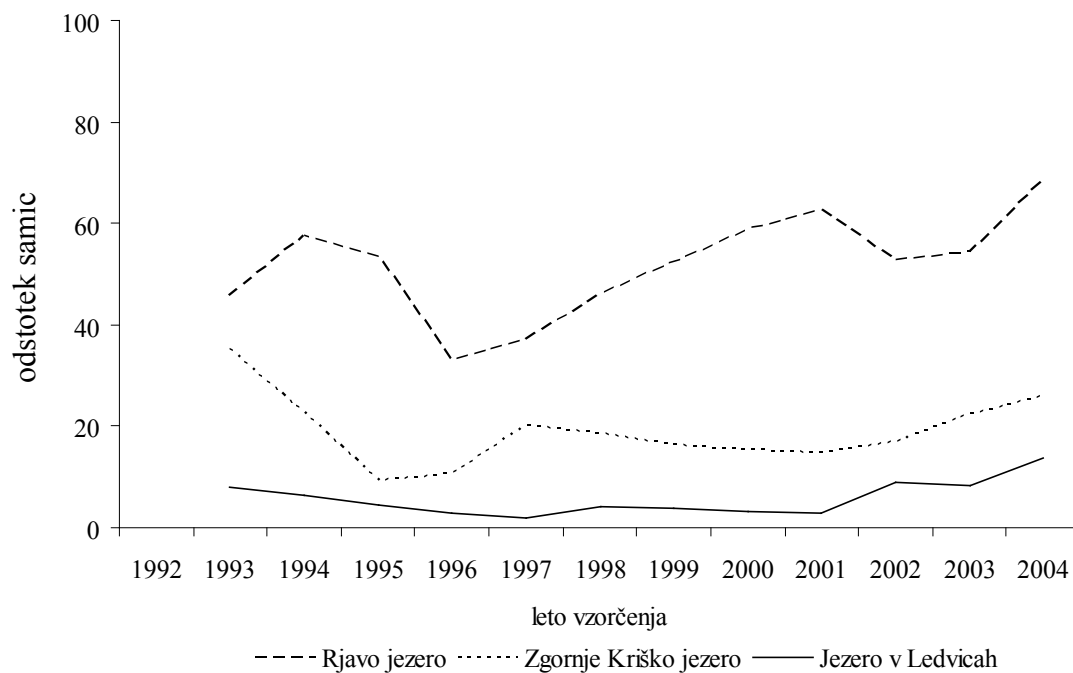
4.3 VEČLETNA DINAMIKA

Izmed vseh, v tej nalogi obravnavanih jezer, ima Jezero v Ledvicah najmanjša nihanja v vrednosti odstotkov odraslih samic glede na celotno populacijo odraslih osebkov v jesenskih vzorcih večletnega obdobja (od 2 % do 20 %). Največji razpon odstotkov ima Rjavo jezero (od 28 % do 70 %), v Zgornjem Kriškem jezeru pa je razpon od 8 % do 32 % (Preglednica 5).

Rjavo jezero ima v večletnem obdobju v povprečju največji odstotek samic med odraslimi osebki v prosti vodni masi (53 %). V Zgornjem Kriškem jezeru je jeseni v vodnem stolpcu med odraslimi osebki vrste *A. alpinus* približno 19 % samic, v Jezeru v Ledvicah pa približno 5 % (Slika 15). Razlike v povprečnih vrednostih odstotka samic med odraslimi osebki v vodnem stolpcu vseh treh jezer so statistično značilne (med Zgornjim Kriškim in Jezerom v Ledvicah je $p < 0,05$, med Rjavim jezerom in ostalima dvema jezeroma pa je $p < 0,01$).

Preglednica 5: Odstotki samic v populaciji odraslih osebkov vrste *A. alpinus* v prosti vodni masi v večletnem obdobju v vseh treh jezerih. Znak “-” pomeni, da vzorci takrat niso bili odvzeti.

leto vzorčenja	Jezero v Ledvicah	Rjavo jezero	Zgornje Kriško jezero
1993	8%	46%	38%
1994	5%	69%	8%
1995	4%	38%	11%
1996	2%	28%	-
1997	-	46%	20%
1998	4%	-	17%
1999	3%	-	16%
2000	3%	59%	15%
2001	-	67%	-
2002	9%	39%	17%
2003	7%	70%	28%
2004	2%	67%	24%
povprečje	5%	53%	19%



Slika 15: Drseče povprečje (s periodo 2) odstotka samic med odraslimi osebki vrste *A. alpinus* v jesenskih vzorcih tekom večletnega obdobja za vsa tri jezera.

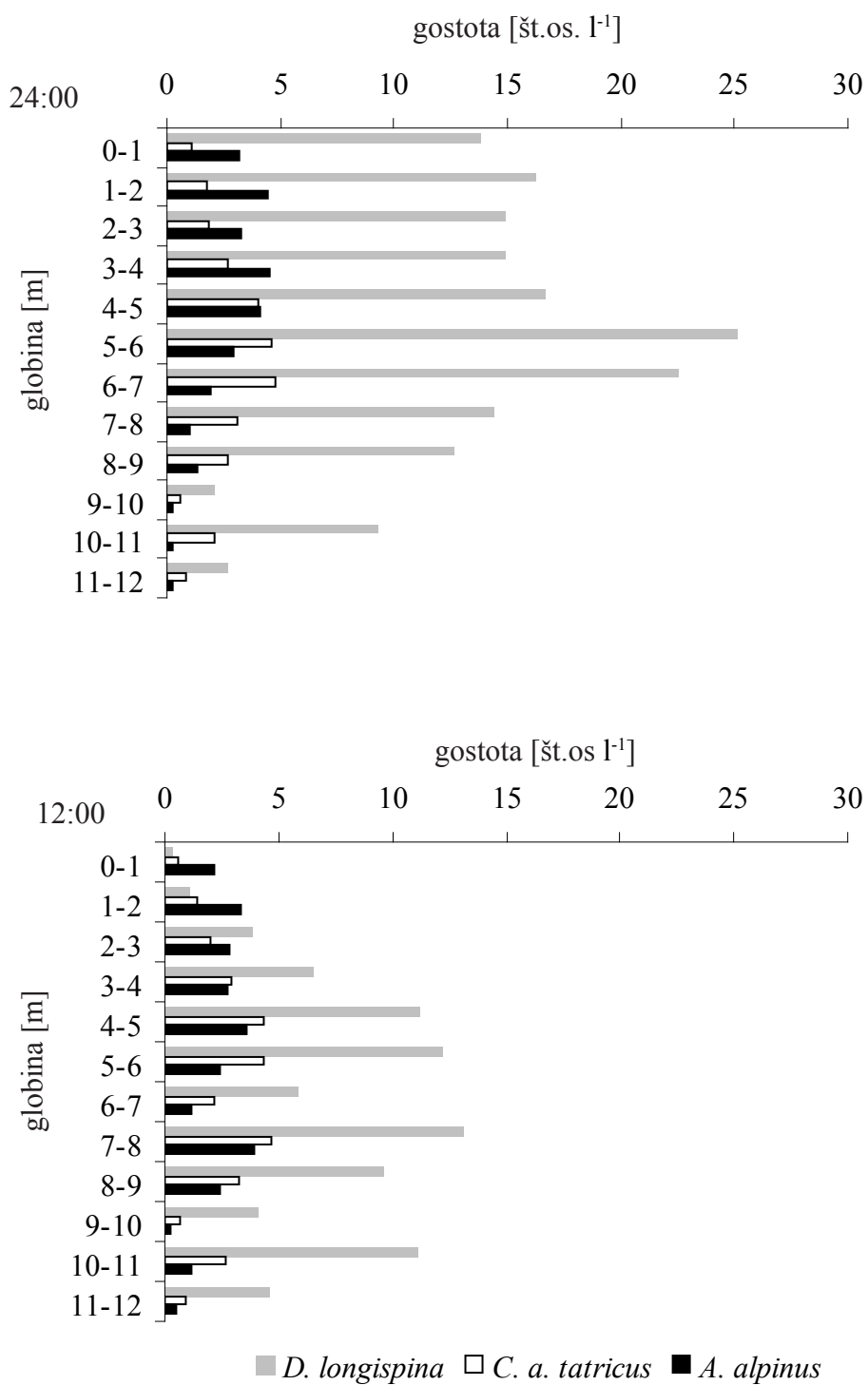
4.4 NAVPIČNE DNEVNO-NOČNE SELITVE ZOOPLANKTONA

4.4.1 Jezero v Ledvicah

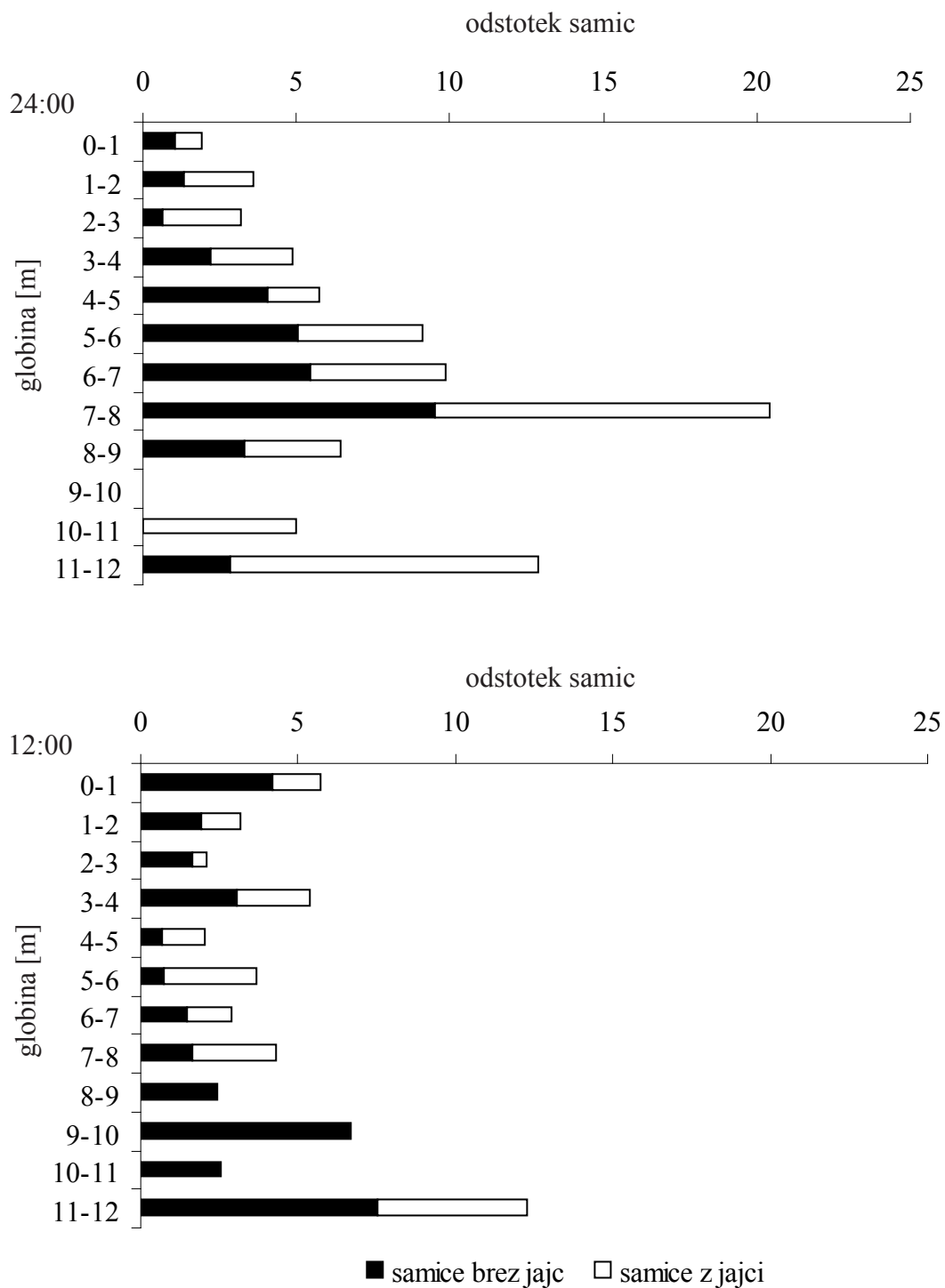
Pregled vzorcev dnevno-nočnih selitev zooplanktona v 24 urah je pokazal sledečo sliko. Med zooplanktonskimi organizmi so vodne bolhe v času obeh odvzemov vzorcev v vodnem stolpcu dosegle največje gostote (Slika 16). Najmanjšo gostoto so dosegle opoldne od površine do globine 1 metra (0,3 os. l⁻¹), največjo pa ponoči na globini med 5 in 6 m (25 os. l⁻¹). Povprečna gostota vodnih bolh vrste *Daphnia longispina* v vodnem stolpcu se je ponoči, v primerjavi z dnevom, povečala za do 2 x. Razlika med povprečnima vrednostima gostote vodnih bolh v vodnem stolpcu med obema časoma odvzema vzorcev je statistično značilna ($p < 0,01$).

Pri ceponožnih rakah je prav tako opazno večanje gostot od površine do globine 8 metrov (Slika 16), razlike med povprečnimi vrednostmi gostot v vodnem stolpcu med obema časoma odvzema vzorcev pa niso statistično značilne ($p > 0,05$). *C. a. tatricus* je dosegel največjo dnevno gostoto na globini med 8 in 9 m (4,7 os. l⁻¹) in največjo nočno na globini med 6 in 7 m (4,8 os. l⁻¹), Populacija vrste *A. alpinus* pa je imela največjo dnevno gostoto na globini med 7 in 8 m (3,9 os. l⁻¹) in največjo nočno pri globini med 3 in 4 m (4,5 os. l⁻¹). Pri obeh vrstah ceponožnih rakov je bil opazen nočen premik v višje sloje, nad 8 m globine. Najbolj izraziti premiki so bili pri vrsti *A. alpinus*, kjer je bilo ponoči od površine do globine 9 m približno 96 % osebkov, pri ciklopoidnih rakah pa približno 86 % osebkov v vodnem stolpcu. Pri vrsti *A. alpinus* so ob obeh časih odvzema vzorcev v celotnem vodnem stolpcu prevladovali odrasli samci (Slika 17). Samice so predstavljale od 0 % do 20 % populacije odraslih osebkov v vodnem stolpcu. Podnevi so predstavljale približno 4 % odraslih osebkov vrste *A. alpinus* v vodnem stolpcu, ponoči pa 7 %. Gostote samic so se ponoči, v primerjavi z dnevom, mestoma podvojile (Slika 18).

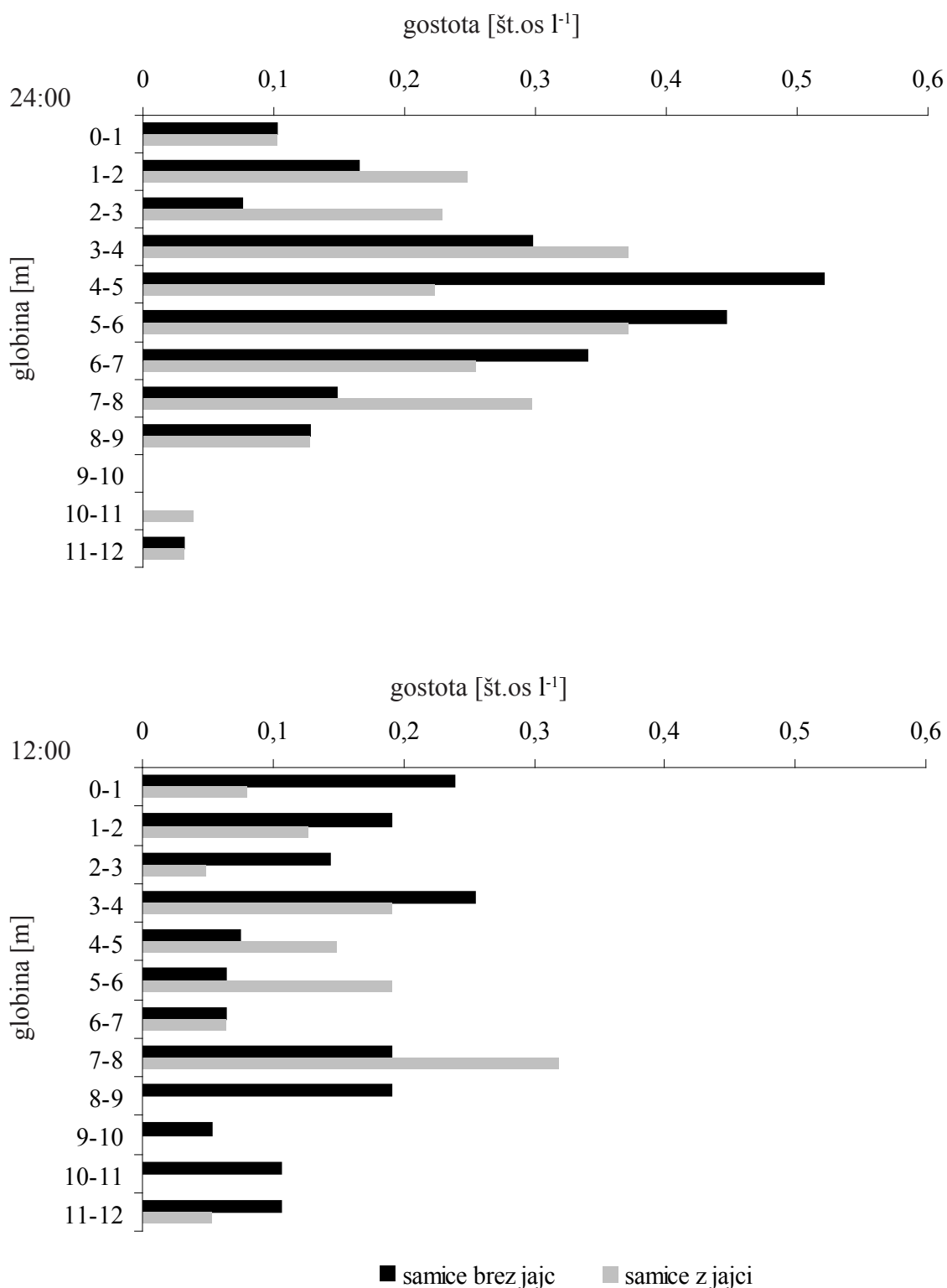
Med povprečnimi vrednostmi odstotkov in gostot posameznih skupin samic (samice z jajci, samice brez jajc in vsota odstotkov oz. gostot vseh odraslih samic) ob obeh časih odvzema vzorcev nismo ugotovili statistično značilnih razlik ($p > 0,05$).



Slika 16: Gostote treh vrst zooplanktona v vodnem stolpcu Jezera v Ledvicah ponoči (dne 9.9.1999 ob 24:00; zgornji graf) in podnevi (dne 30.9.1999 on 12:00; spodnji graf).



Slika 17: Odstotki samic brez in samic z jajci med odraslimi osebki vrste *A. alpinus* v vodnem stolpcu Jezera v Ledvicah ponoči (dne 9.9.1999 ob 24:00; zgornji graf) in podnevi (dne 30.9.1999 ob 12:00; spodnji graf).



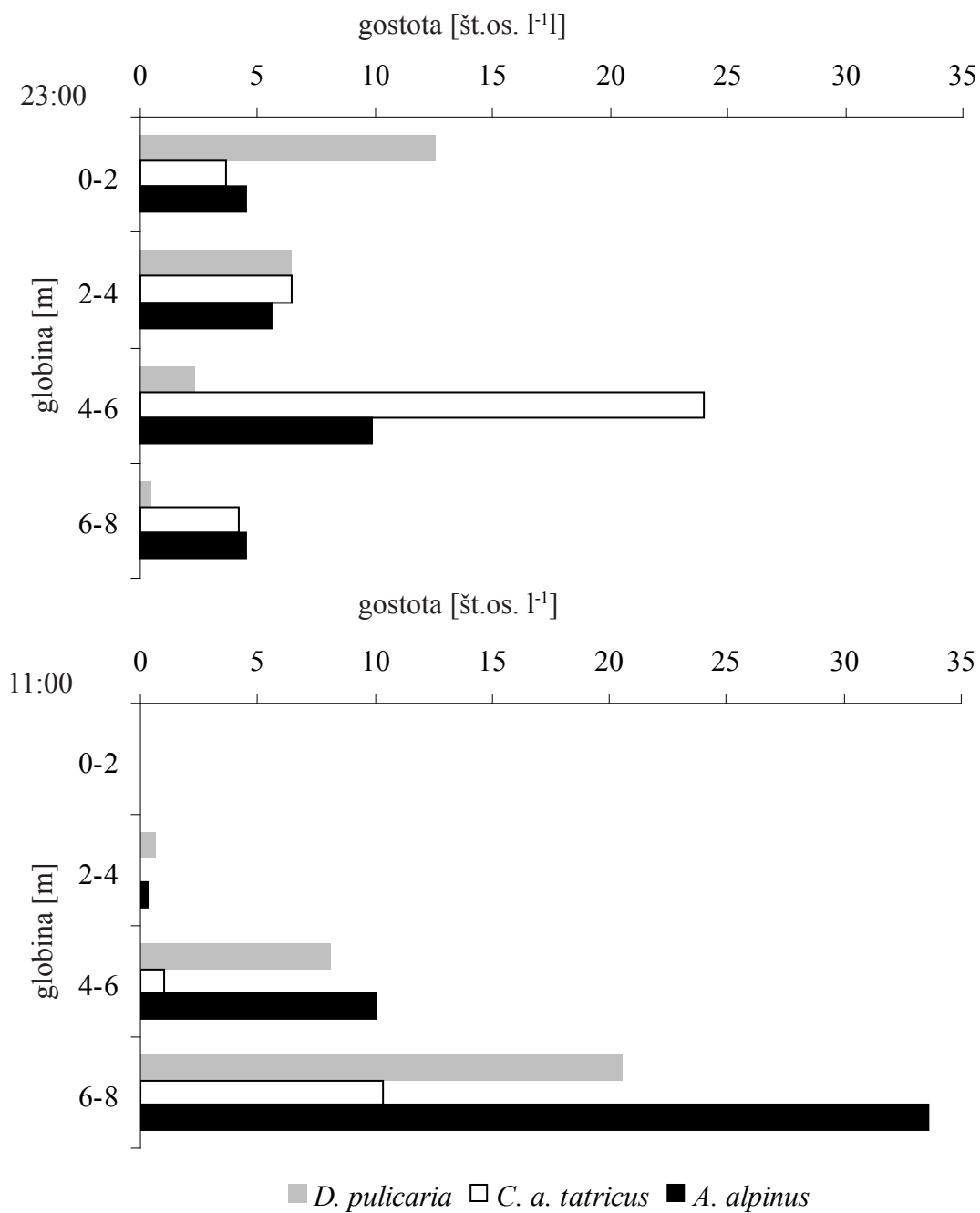
Slika 18: Gostote odraslih samic brez in samic z jajci vrste *A. alpinus* v vodnem stolpcu Jezera v Ledvicah ponoči (dne 9.9.1999 ob 24:00; zgornji graf) in podnevi (dne 30.9.1999 ob 12:00; spodnji graf).

4.4.2 Zgornje Kriško jezero

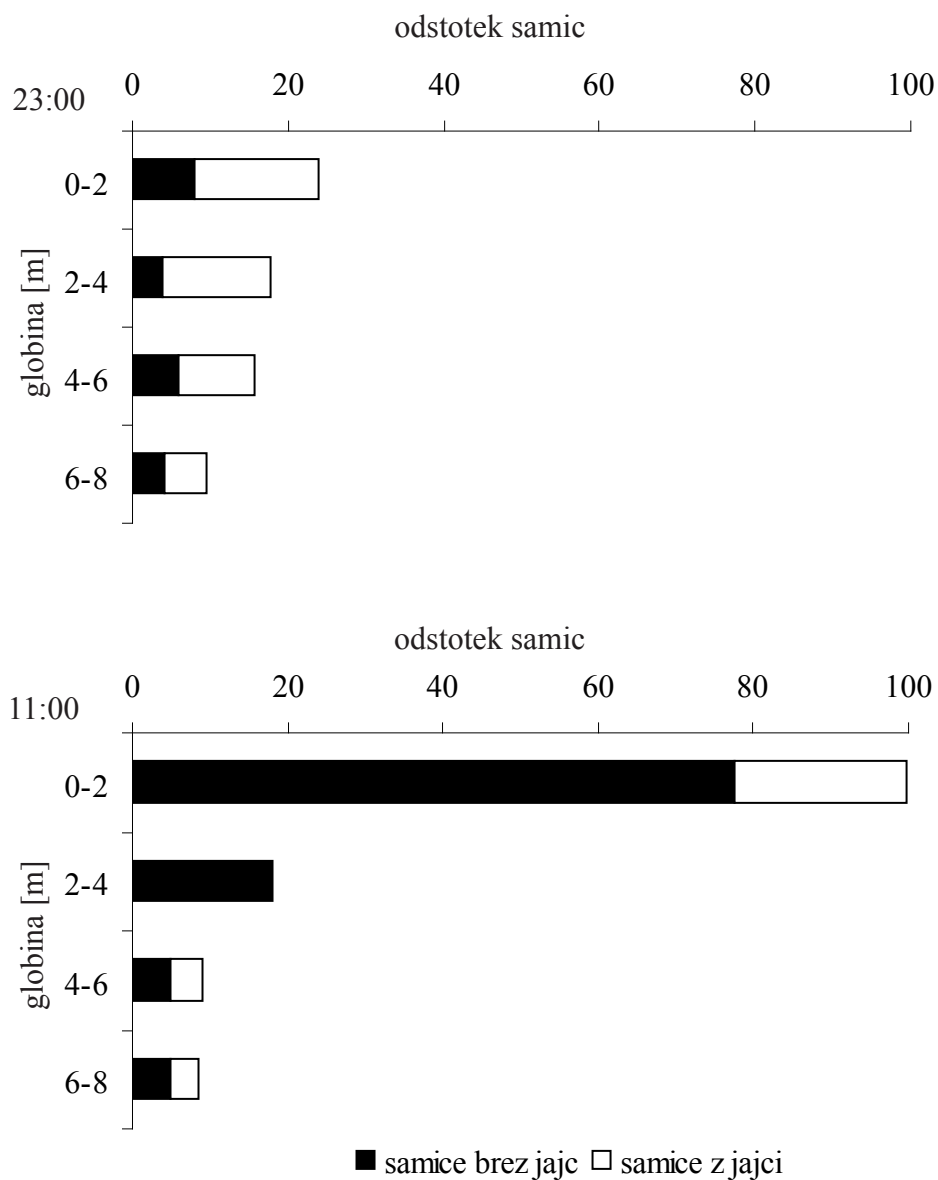
Podnevi so bili v zgornjih dveh metrih vodnega stolpca prisotni le kalanoidni raki vrste *A. alpinus*. Na globini med 2 in 4 m so se pojavile tudi vodne bolhe in ciklopidni raki (Slika 19). Pri vseh treh skupinah so gostote naraščale z globino in dosegle največje vrednosti na globini med 6 in 8 m (34 os. l⁻¹ za *A. alpinus*, 10 os. l⁻¹ za *C. abyssorum tatricus* in 23 os. l⁻¹ za *D. pulicaria*). Ponoči so pri vseh treh vrstah potekle razmeroma izrazite selitve proti površini. Povprečne gostote vodnih bolh in kalanoidnih rakov v vodnem stolpcu so ponoči upadle (za 1,3 oz. 1,8x), pri ciklopidnih rakih pa so narastle (za približno 3x). Med obema vzorčenjima nismo ugotovili statistično značilnih razlik v gostotah osebkov. Povprečna gostota samcev vrste *A. alpinus* v vodnem stolpcu se je ponoči povečala za približno 2x v primerjavi z dnevom, medtem ko so gostote samic ostale približno enake (Slika 22).

Podnevi so se od površine do globine 2 m zadrževale le odrasle samice vrste *A. alpinus* (Slika 20). Od globine 2 m naprej se je večalo število odraslih samcev, odstotek samic med odraslimi osebki vrste *A. alpinus* pa je z globino upadal. Ta trend se je ohranil tudi ponoči. Ob obeh časih odvzema vzorcev je bil do globine 2 m najvišji odstotek samic med odraslimi osebki, najnižji odstotek pa smo ugotovili na globini 6 do 8 m. Samice z jajci so ob obeh časih vzorčenja v povprečju predstavljale enak odstotek odraslih osebkov v vodnem stolpcu (približno 15 %), povprečen odstotek samic brez jajc pa je upadel iz dnevnih 25 % na nočno vrednost 7 %. Razlike v povprečnih vrednostih odstotkov in gostot posameznih skupin odraslih samic (samice z jajci in brez jajc ter vsota odstotkov oz. gostot vseh odraslih samic) v vodnem stolpcu niso statistično značilne ($p > 0,05$).

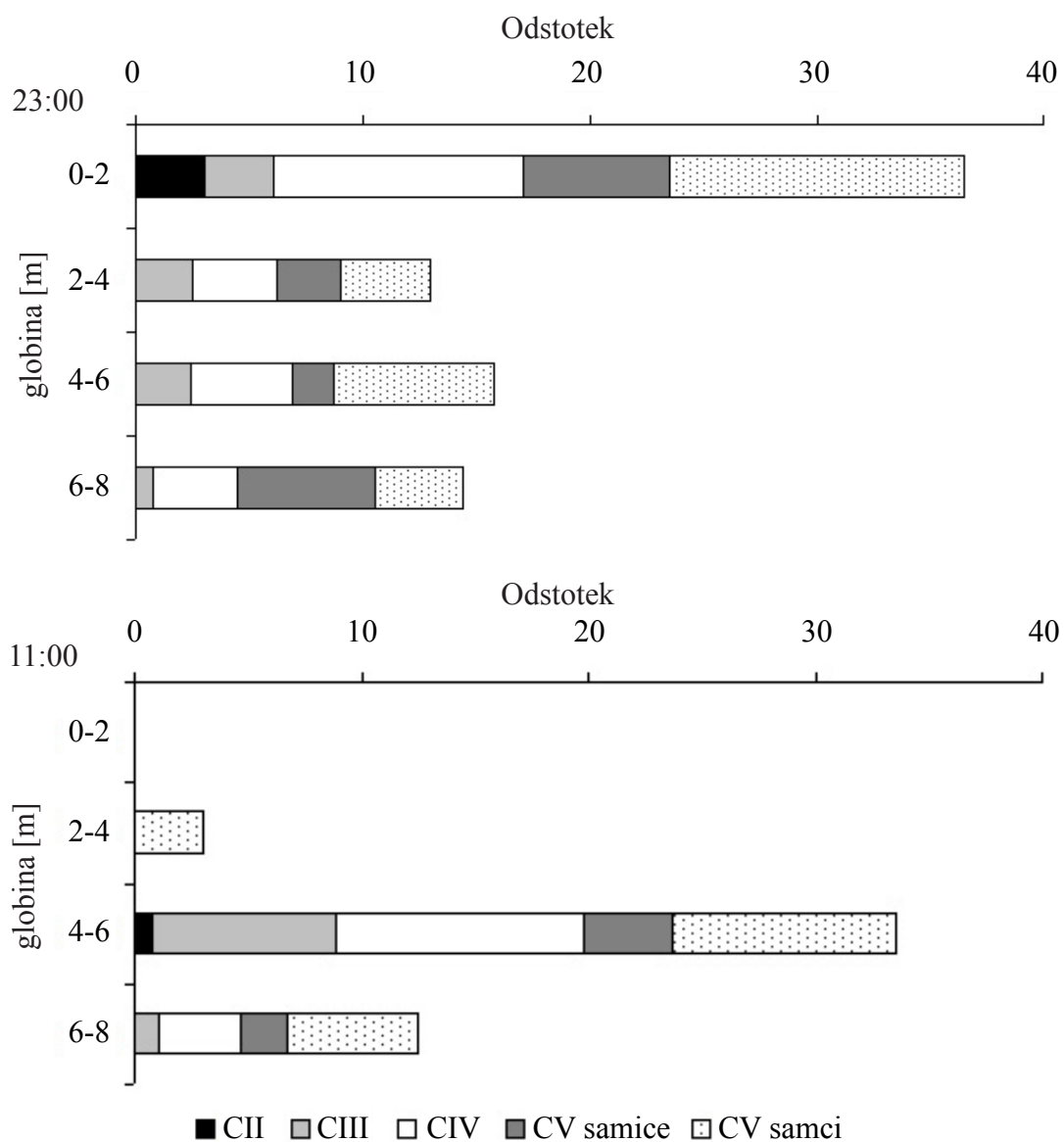
Spolno nezreli osebki vrste *A. alpinus* so predstavljali največ 37 % osebkov te vrste na posamezni globini. Opoldne jih je bilo največ na globini med 4 in 6 m (34 %), ponoči pa na površini (37 %). Kopepodite CII smo našli le na eni globini pri vsakem vzorčenju, podnevi na globini med 4 in 6 m, ponoči pa na globini do 2 m. Samci kopepoditov CV so bili podnevi edini spolno nezreli osebki na globini 2 do 4 m (Slika 21). Kopepoditov CI vrste *A. alpinus* v vodnem stolpcu Zgornjega Kriškega jezera nismo našli.



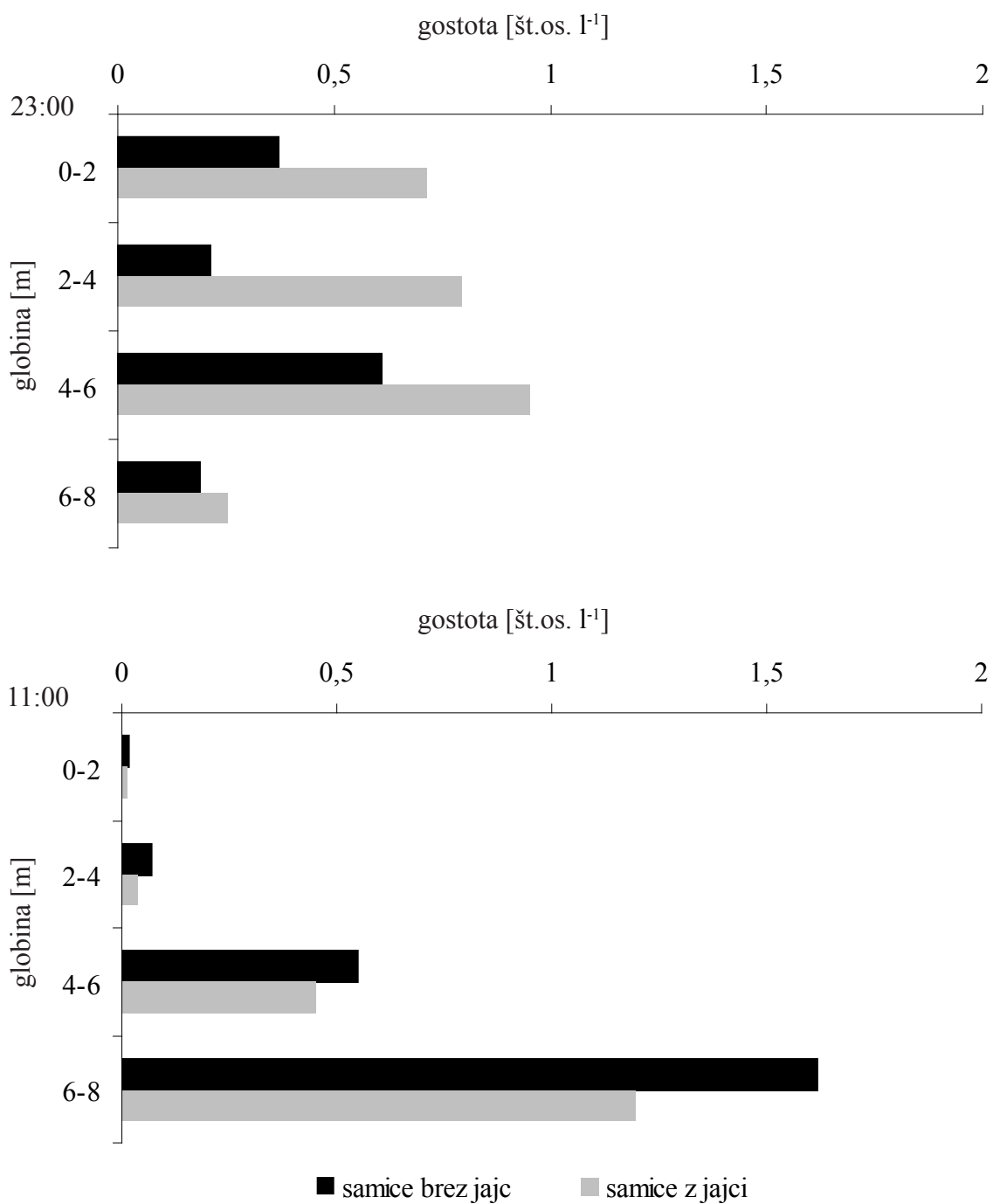
Slika 19: Gostote treh vrst zooplanktona v vodnem stolpcu Zgornjega Kriškega jezera ponoči (9.9.1998 ob 23:00; zgornji graf) in ponevi (10.9.1998 ob 11:00; spodnji graf).



Slika 20: Odstotki samic brez in samic z jajci med odraslimi osebki vrste *A. alpinus* v vodnem stolpcu Zgornjega Kriškega jezera ponoči (9.9.1998 ob 23:00; zgornji graf) in podnevi (10.9.1998 ob 11:00; spodnji graf).



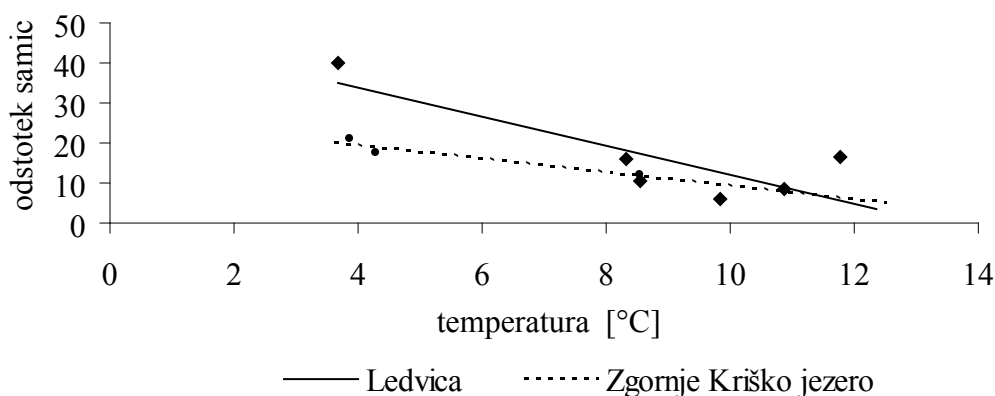
Slika 21: Odstotki spolno nezrelih osebkov v populaciji vrste *A. alpinus* v vodnem stolpcu Zgornjega Kriškega jezera ponoči (9.9.1998 ob 23:00; zgornji graf) in podnevi (10.1998 ob 11:00; spodnji graf).



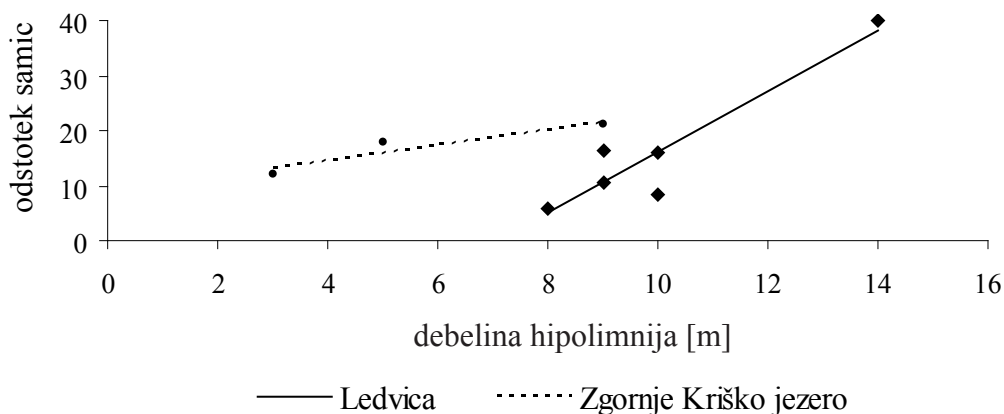
Slika 22: Gostote odraslih samic brez in samic z jajci vrste *A. alpinus* v vodnem stolpcu Zgornjega Kriškega jezera ponoči (9.9.1998 ob 23:00; zgornji graf) in podnevi (10.9.1998 ob 11:00; spodnji graf).

4.5 VPLIV ABIOTSKIH DEJAVNIKOV

Z linearno regresijo smo ugotavljali vpliv temperature in debeline epilimnija na odstotek samic vrste *A. alpinus* v vodnem stolpcu Jezera v Ledvicah in Zgornjega Kriškega jezera od pomladi do jeseni leta 2005. V obeh jezerih je prisotna negativna korelacija med odstotkom samic in temperaturo, vendar zveza ni statistično značilna ($p > 0,05$) (Slika 21). Na enak način smo ugotavljali zvezo med debelino hipolimnija in odstotkom samic tekom sezone 2005. V obeh jezerih je prisotna rahla pozitivna korelacija med globino epilimnija in odstotkom samic, vendar zveza ponovno ni statistično značilna ($p > 0,05$) (Slika 22).



Slika 23: Povezava med povprečno temperaturo epilimnija tekom topllega obdobja v letu 2005 (vključno z začetnim obdobjem homotermije) ter odstotkom samic med odraslimi osebki vrste *A. alpinus* v vodnem stolpcu Zgornjega Kriškega jezera ter Jezera v Ledvicah.



Slika 24: Povezava med debelino hipolimnija v topllem obdobju leta 2005 (vključno z začetnim obdobjem homotermije) ter odstotkom samic med odraslimi osebki vrste *A. alpinus* v vodnem stolpcu Zgornjega Kriškega jezera ter Jezera v Ledvicah.

5 RAZPRAVA IN SKLEPI

5.1 RAZPRAVA

5.1.1 Fizikalni dejavniki

Večina jezer v Julijskih Alpah je dimiktičnih (Muri in Brancelj, 2002), med drugim tudi Jezero v Ledvicah in Zgornje Kriško jezero. V teh jezerih se voda v celotnem vodnem stolpcu premeša dvakrat letno (v času spomladanske in jesenske homotermije). V tem, razmeroma kratkem, obdobju je temperatura v celotnem vodnem stolpcu enotna in znaša 4 °C. Zaradi majhne globine med poletjem, se v Rjavem jezeru plastovitost vzpostavi le pozno spomladi / zgodaj poleti, takoj za talitvijo ledu. Potem pa se gladina vode niža in termična stabilnost jezera se manjša. Jezero tako dejansko uvrščamo med polimiktična jezera, saj je voda premešana večkrat letno. Plitva jezera so bolj izpostavljena vremenskim dejavnikom, saj lahko že kratkotrajen dež ali veter občutno vpliva na temperaturo vode (Jersabek in Schabetsberger, 1996a). V takšnih jezerih, kjer so v celotnem vodnem stolpcu približno enaki fizikalni okoljski dejavniki (temperatura, intenzivnost sončnega sevanja, vsebnost kisika), tudi ni navpične porazdelitve zooplanktona. Zaradi razmeroma majhne vodne mase, oz. majhne globine, se v vodnem stolpcu pogosto zadržujejo tudi sicer bentoške vrste oziroma so blizu dna osebki pelaških vrst, ki se normalno zadržujejo višje nad usedlinami (Jersabek in Schabetsberger, 1996a; Moder, 1986). Ker niso možne navpične selitve, se živali poskušajo izogniti premočnemu sončnemu sevanju na druge načine. V Rjavem jezeru smo tako lahko opazovali ceponožne rake vrste *A. alpinus*, kako se podnevi zadržujejo na sedimentu v senci kamnov (lastna opažanja).

Muri in Brancelj (2002) navajata, da so absolutne vrednosti temperature podpovršinske vode petih jezer v Julijskih Alpah pogojene z nadmorsko višino - s temperaturnim gradientom 0,56 °C na 100 m višine. Temperaturni profili so bili tekom poletja v Jezeru v Ledvicah ter Zgornjem Kriškem jezeru zelo podobni, razlike so nastopile le pri absolutnih temperaturah. V to raziskavo so bila sicer zajeta samo razmeroma globoka jezera z izrazito

temperaturno slojevitostjo (Zgornje in Spodnje Kriško, Krnsko jezero, Jezero na Planini pri Jezeru in Jezero v Ledvicah).

Izmed treh jezer obravnavanih v tej nalogi, je imelo najvišjo povprečno temperaturo epilimnija Jezero v Ledvicah, najnižjo pa Rjavo jezero, kar se ne sklada s temperaturnim gradientom, ki ga navajata Muri in Brancelj (2002), saj leži Rjavo jezero nižje od Zgornjega Kriškega jezera. Razlog za to razliko je verjetno nizek vodostaj Rjavega jezera tekom poletja (poleti je nivo vodostaja nihalo od 6 m do 1,5 m) in razmeroma pogoste nevihte in nalivi v omenjeni sezoni, ki so vodni stolpec premešali in vodo ohladili.

Medtem ko v obeh Triglavskih jezerih temperatura tekom poletne sezone niha, je pri Zgornjem Kriškem jezeru viden izrazit vrh konec julija. V slednjem jezeru je bil epilimnij do konca julija tudi najbolj obstojen in je segal do globine 2 m. Naraščanje povprečne temperature epilimnija v juliju je opazno v vseh treh jezerih, najbolj izrazito je v Zgornjem Kriškem jezeru (Slika 1). V tem obdobju tudi ni bilo neviht ali močnejših padavin.

Na južnem robu Zgornjega Kriškega jezera je razmeroma velik ponor, ki vzdržuje gladino vode na razmeroma stalnem nivoju. Takšni ponori imajo lahko razmeroma močan vpliv na populacijo zooplanktona, saj je osebek, ki ga odplavi iz jezera, za populacijo izgubljen. Jezero je tudi brez površinskih pritokov, neposredno ga napaja le deževnica (Dobravec in Šiško, 2002). Zaradi izrazite obstojnosti epilimnija se je zgornja plast razmeroma zelo segrela in dosegla najvišjo izmerjeno temperaturo (13,6 °C) konec julija. Kot omenjeno, segrevanje epilimnija v tem obdobju je opazno tudi v drugih dveh jezerih, vendar je bilo Rjavo jezero preplitko za vzpostavitev plastovitosti in so vetrovi lahko vodni stolpec ves čas mešali. Jezero v Ledvicah pa ima na severni strani dokaj močan podvodni dotok, ki prinaša hladno vodo v zgornjo plast vodnega stolpca (Gams, 1962; Dobravec in Šiško, 2002). Različne temperature v posameznih delih jezera lahko vplivajo na različno navpično in vodoravno porazdelitev zooplanktona v jezeru (Winder, 2002).

Zgornje Kriško jezero je bilo toplejše od Jezera v Ledvicah, čeprav je na višji nadmorski višini, kar sicer nasprotuje ugotovljenemu temperaturnemu gradientu Dobravca in Šiška

(2002). Potrebno je upoštevati, da je omenjen temperaturni gradient le povprečje med vsemi jezeri poletja leta 2000 in 2001. Iz njunih podatkov je razvidno, da je temperatura Zgornjega Kriškega jezera tekom poletja občasno preseгла temperaturo Jezera v Ledvicah. Prav tako je v določenem obdobju jeseni, proti koncu septembra, Zgornje Kriško jezero ponovno topleje od Jezera v Ledvicah. Ker so bila vzorčevanja zadnjih 10 let opravljena približno v tem obdobju, je lahko višja povprečna temperatura Zgornjega Kriškega jezera le posledica različnih časov vzorčenja. Višja temperatura omenjenega jezera je posledica že omenjenih dejavnikov, namreč razmeroma stabilnega epilimnija in odsotnosti stalnih pritokov, ki bi površinsko vodo ohlajali.

5.1.2 Sezonska dinamika zooplanktona

5.1.2.1 Številčno razmerje med spoloma

V literaturi so opisani številni dejavniki, ki lahko vplivajo na številčno razmerje med spoloma (Gophen, 1979; Cruz-Pizarro, 1983; Dussart in Defaye, 1995). Avtorji prav tako navajajo možnost spreminjanja številčnega razmerja med spoloma s časom, v vodoravni in navpični smeri znotraj jezera ter med različnimi starostnimi skupinami (Anderson, 1972; Gophen, 1979; Schabetsberger in Jersabek, 2004).

V Rjavem jezeru so odrasle samice vrste *A. alpinus* dosegle najvišji odstotek v populaciji odraslih osebkov, povprečje v sezoni približno 50 %. Izmed obravnavanih jezer je bilo to v povprečju v epilimniju tudi najhladnejše. V tem jezeru je tudi opazno izrazito povišanje odstotka odraslih samic, v primerjavi s samicami CV. Slednje so bile v vodnem stolpcu prisotne ob višjem vodostaju, odrasle samice pa so se pojavile, ko je vodostaj dosegel najnižje vrednosti. Živali so se tako razporedile po manjši prostornini vode, število osebkov na liter vode se je torej povečalo. S tem se je povečal tudi odstotek odraslih samic v vodnem stolpcu.

Najnižjo prisotnost v vodnem stolpcu so samice dosegle v Jezeru v Ledvicah. V Zgornjem Kriškem so bile vrednosti med obema Triglavskima jezeroma. V vseh treh jezerih je nakazano upadanje odstotka samic med kopepoditi CV in naraščanje odstotka samic med odraslimi osebki

vrste *A. alpinus* tekom sezone. Samice CV prehajajo v naslednjo starostno skupino, torej med odrasle osebkke. Ker ni priliva mlajših osebkov, se številčnost kopepoditov CV tekom sezone manjša. Povprečna odstotka samic obeh starostnih skupin sta tekom sezone približno enaka, torej so izgube pri prehodu med odrasle osebkke zanemarljive. Ob primerjavi odstotka samic med kopepoditi CV in odraslimi samicami vrste *A. alpinus*, lahko sklepamo, da samci odraščajo hitreje od samic. To pomeni, da ob približno enako dolgi fiziološki življenjski dobi, samci umrejo pred samicami. To je vidno v razmerju med spoloma le, ko ni več priliva novih samcev, torej ko se populacija stara. Zadnje kopepodite CV smo našli proti koncu avgusta, približno dva tedna kasneje pa smo ugotovili naraščanje odstotka odraslih samic. Samice so torej jeseni dosegle največje odstotke med odraslimi osebki vrste *A. alpinus*.

Samci vrste *A. alpinus* se razvijajo hitreje in so že spolno zreli, ko se spolno zrele samice šele začnejo pojavljati v populaciji (Schabetsberger in Jersabek, 1996b). Tak trend smo lahko opazili v vseh treh jezerih. V Jezeru v Ledvicah so osebki vrste *A. alpinus* potrebovali približno en teden za prehod med starostnimi skupinami. Od pojava prvih kopepoditov do prvih odraslih osebkov je tako poteklo približno 35 dni. V drugih dveh jezerih so se odrasli osebki pojavili po približno 45 dneh. Hitrost razvoja posameznih starostnih stadijev je odvisna od več dejavnikov, med drugim od temperature in razpoložljivosti hrane. Med jezери sicer so razlike v povprečni temperaturi tekom poletne sezone, vendar te niso statistično značilne. Razmeroma velike razlike so v vrstni sestavi fitoplanktona. Slednja vpliva na prehrano spolno nezrelih starostnih skupin in s tem na hitrost njihovega razvoja. Največ hranil imajo fitoplanktoni na razpolago v Jezeru v Ledvicah, v obeh višjih jezerih pa je bila količina klorofila *a* pod mejo detekcije uporabljene metode (Šiško in Kosi, 2002). V Zgornjem Kriškem jezeru je tudi najmanjša vrstna pestrost fitoplanktona.

Čeprav se ceponožni raki pojavijo v prosti vodni masi ob različnih časih v proučevanih jezerih in kljub različnim okoljskim pogojem, traja razvoj do odraslih osebkov približno enako dolgo. Možni sta dve razlagi: 1) razlike v abiotskih in biotskih dejavnikih, ki vplivajo na hitrost razvoja vrste *A. alpinus* niso tako velike, da bi prihajalo do večjih razlik v hitrosti razvoja, ali 2) hitrost razvoja je regulirana predvsem z notranjimi dejavniki, zunanji dejavniki pa imajo le omejen vpliv. Čas pojava posameznih starostnih skupin in spolno zrelih osebkov

ter hitrost prehanjanja med starostnimi skupinami vrste *A. alpinus* v vseh treh jezerih kažejo, da tvori omenjena vrsta le eno generacijo letno.

Med harpaktikoidi je razmeroma pogost pojav določitve spola pod vplivom okoljskih dejavnikov (t.i. "Environmental sex determination", v nadaljevanju "ESD"). Pri takšnih vrstah je spol določen po oploditvi preko enega izmed okoljskih dejavnikov (temperatura, UV-B sevanje, slanost, svetloba in hidrostatski tlak) (Voourdouw in Anholt, 2002a). ESD je razširjeno pri razmeroma velikem številu vrst (Bull, 1983), nujen pogoj za njegovo evolucijo pa je odsotnost spolnih kromosomov (Bull, 1980). V takšnih sistemih je razmerje med spoloma odvisno od občutljivosti mehanizma za določevanje spola na okoljske dejavnike in jakost spreminjanja teh dejavnikov. Izjemna nihanja okoljskih dejavnikov lahko privedejo do razmerij, ki so zelo nagnjena v prid enemu od spolov. V takšnih primerih je populacija lahko nagnjena k izumrtju (Bulmer in Bull, 1982). ESD ima tudi prilagoditvene lastnosti. Če je habitat razdrobljen (fragmentiran) in ima en spol v določenih območjih višji fitness, potem bo selekcija favorizirala osebkke, ki se razvijejo v, za to območje, najustreznejši spol (Charnov in Bull, 1977). Termin "fragment" lahko pomeni prostorsko ali časovno ločitev okolja. ESD, ki temelji na prostorski ločitvi, je značilen za zajedalske populacije, kjer sta za zajedalca pomembna velikost in kvaliteta gostitelja. Časovna ločenost pa je omejena na vrste, ki živijo v sezonsko spreminjajočem se okolju. Pri takšnih vrstah je pomemben datum prehoda med starostnimi skupinami, saj je s tem določen potencial za nadaljno rast (Voourdouw in Anholt, 2002a).

V sistemih z ESD so pogosti pojavi nagnjenja številčnega razmerja med spoloma v prid enemu izmed njiju. Modeli ESD predvidevajo nastanek primarnega številčnega razmerja med spoloma, ki je nagnjeno v prid spolu, ki se razvija v manj ugodnih območjih (Bull, 1981). Pri vrsti *Tigriopus californicus* (Crustacea: Harpacticoida) se določa spol pod vplivom temperature. Visoke temperature sprožijo maskulinizacijo (številčno prevladovanje moškega spola) in privedejo do primarnega razmerja med spoloma, ki je nagnjeno v prid samcem. Slednji izkoriščajo razmeroma slabe razmere toplega okolja v čim večjo lastno korist. Vpliv višjih temperatur na ESD in s tem številčno razmerje med spoloma pa je razmeroma težko oceniti.

Pri vrsti *T. californicus* so povišane temperature povečale odstotek samcev v populaciji za 5 - 10 %, izjemoma do 30 % (Voourdouw in Anholt, 2002b).

5.1.2.2 Medvrstni odnosi

Raki vrste *C. a. tatricus* so omnivorni (s poudarkom na predaciji), tako kot razmeroma veliko predstavnikov tega rodu (Moder, 1986). Stadiji od CIII naprej se lahko prehranjujejo z zgodnjimi spolno nezrelimi starostnimi skupinami lastne vrste, drugih ceponožnih rakov in vodnih bolh. Kanibalizem je lahko pomemben dejavnik regulacije rasti populacije, najbolj nagnjene h kanibalizmu pa so odrasle samice. Pri vrstah, ki odlagajo jajca v prosto vodno maso, niso bili ugotovljeni mehanizmi preprečevanja plenjenja lastnih potomcev. Glede na veliko število jajc, je to verjetno sprejemljivo tveganje za posamezno samico (Polis, 1981; Bosch *in sod.*, 1991; Bonnet *in sod.*, 2004).

Ciklopidni raki se prehranjujejo oportunistično, torej ni izrazitih nagnenj k določeni skupini plena. Prehrana je odvisna tudi od razpoložljivosti plena. Če je na razpolago več živalske hrane kot alg, bodo pogosteje pojedli navplije in mladiče vodnih bolh. Vendar bodo živalski plen konzumirali tudi ob zadostni številčnosti drugega plena (na primer alg ali kotačnikov), če se ponudi priložnost. Plena ne lovijo aktivno, temveč pojedjo, kar slučajno priplava mimo oz. mimo česa priplavajo sami.

V prosti vodni masi Jezera v Ledvicah so se prvi pojavili osebki vrste *C. a. tatricus*, ko je bilo jezero v večji meri še pod ledenim pokrovom. V naslednjih 24 dneh so se pojavile tudi vodne bolhe in kopepoditi vrste *A. alpinus*. Če predpostavimo približno enak čas ontogenetskega razvoja osebkov obeh vrst ceponožnih rakov, so prisotni že odrasli osebki vrste *C. a. tatricus*, ko kopepoditi CIII vrste *A. alpinus* dosežejo največje gostote. Velikost osebkov posameznih kohort obeh vrst ceponožnih rakov je približno enaka (lastna opažanja), torej lahko predpostavimo, da plenijo le mlajše osebke, kot so sami (navplije ter kopepodite CI in CIII) (Santer, 1994). Na tej starostni stopnji še ni vidnih razlik med spoloma (navpliji in kopepoditi CI do CIV) in ker je plenjenje naključno, lahko predpostavimo, da sta oba spola pod enakim plenitvenim pritiskom. Plenjenje s strani

C. a. tatricus torej ne more biti razlog za v prid samcem nagnjeno terciarno številčno razmerje med spoloma.

Vodne bolhe rodu *Daphnia* so filtratorji in se verjetno prehranjujejo z istimi vrstami alg, kot *A. alpinus*. Med njima torej lahko prihaja do kompeticije (Matveev, 1991). Vendar je potrebno upoštevati, da se bolhe prehranjujejo z manjšimi delci, kot kalanoidi (Gliwicz, 1977; Moder, 1986). Ko doseže populacija vodnih bolh vrh gostote, je gostota kalanoidnih rakov nekoliko upadla. Kasneje je gostota kalanoidnih rakov ponovno narasla, kar sovpada z upadom gostote bolh. Možno je, da so se kalanoidni raki selili v del jezera, kjer je kompeticija z bolhami manjša. Migracije so lahko vodoravne (na primer v obrežje) ali navpične (kalanoidi gredo v zgornje sloje, vodne bolhe v spodnje).

Pojavu mladih vodnih bolh in naraščanju njihove gostote v prosti vodni masi sledi naraščanje gostote ciklopidnih rakov, ki so prej sledili gostotam kalanoidnih rakov. Možno je, da je prišlo do spremembe priložnostne prehrane k mladim vodnim bolham. Kalanoidni raki so v tem času že dosegli starejše stadije in so tako postali neprimerni za plenjenje. Mlade vodne bolhe bi jih lahko nadomestile v prehrani ciklopidnih rakov.

Poleg omenjenih prostorskih rešitev za izogib kompeticiji, je možen tudi zamik pojava posameznih vrst. Schabetsberger in Jersabek (2004) opisujeta pojavljanje dveh vrst kalanoidnih rakov *A. alpinus* in *Acanthodiaptomus denticornis*, ki se hkrati pojavljata v razmeroma majhnem alpskem jezeru in izkoriščata iste prehranske vire. *A. denticornis* se pojavi v prosti vodni masi pred *A. alpinus*. Ko slednji doseže glavne populacijske gostote, so osebki *A. denticornis* že dosegli starejše stadije, ki imajo drugačno prehrano.

Ob odsotnosti vretenčarskih plenilcev (rib in pupkov) plenjenje praktično nima vpliva na številčno razmerje med spoloma. Možen vpliv je še plenjenje s strani nevretenčarskih plenilcev (na primer larve vrste *Chaoborus sp.*) (Christoffersen, 1990; Mumm, 1997). Slednje niso prisotne v jezerih, obravnavanih v tej nalogi. Rib v teh treh jezerih prav tako ni, tudi na splošno so v gorskih jezerih odsotne. Kjer so, so bile naseljene (Pechlaner, 1971; Schabetsberger in Jersabek, 1999; Brancelj, 2002). Drugi možni plenilci so planinski pupki

(*Triturus alpestris*), ki pa imajo manjši vpliv na populacije ceponožnih rakov, kot ribe (Schabetsberger, 1994; Schabetsberger in Jersabek, 1995; Schabetsberger *in sod.*, 1995; Jersabek in Schabetsberger, 1998). Pupkov v okolici vseh treh jezer nismo našli. Najbližje nahajališče je Črno jezero nad Komarčo, ki leži okoli 300 m nižje. Od tu naprej smo našli le še črne močerade (*Salamandra atra*) (lastna opazanja), ki pa se ne prehranjujejo z vodnimi živalmi.

Ob prisotnosti vretenčarskih plenilcev so pod največjim pritiskom večji in barvni osebki (Schabetsberger in Jersabek, 1999). Ob prisotnosti plenilcev se zmanjša povprečna velikost populacije oz. velikost odraslih osebkov, saj so večji osebki plenjeni prvi (vizualno orientirani plenilci, na primer ribe). Pri ceponožnih rakih so tako pod večjim pritiskom samice, ki so večje od samcev. Poleg tega samice nosijo še jajčne pakete, kar lahko vpliva na njihovo vidljivost in sposobnost plavanja oz. izmikanja plenilcem. Vidljivost osebkov je tudi odvisna od njihove obarvanosti. Živo rdeče obarvani ceponožni raki so tako bolj izpostavljeni plenjenju.

Izgubo osebkov s plavljenjem (drift) iz jezera lahko štejemo kot obliko plenjenja (slednje je sicer biotski dejavnik, medtem ko je plavljenje abiotski), saj je osebek za populacijo tega jezera izgubljen. Osebki s slabšimi plavalnimi sposobnostmi, kot so navpliji in odrasle samice z jajci, verjetno doživijo največ izgub. V majhnih jezerih brez vretenčarskih plenilcev, je to možen razmeroma močan vpliv na številčno razmerje med spoloma. V Zgornjem Kriškem jezeru je razmeroma velik ponor, kamor se voda steka neposredno iz jezera, v Jezeru v Ledvicah pa voda ponikne skozi prod, ki lahko deluje kot filter. V Jezeru v Ledvicah so torej lahko manjše izgube zaradi plavljenja, kot v Zgornjem Kriškem jezeru. Vendar podatki o izgubah z izlivom iz jezera niso znani.

Gostote osebkov v obeh večjih jezerih (Jezero v Ledvicah ter Zgornje Kriško jezero) so bile približno enake. V Rjavem jezeru pa je bil prisoten izrazit dvig gostot sredi poletja. Vzrok je izrazit upad vodostaja, ki je sredi avgusta dosegel najnižjo vrednost (1,5 m). Osebki, ki so se sicer normalno zadrževali bliže sedimentu ali obrežju, so lahko zašli tudi v vodni stolpec oz. so bili ob vzorčenju zajeti v vzorcih, odvzetih iz vodnega stolpca. V vodnem stolpcu

so se tako v tem obdobju pojavili ciklopidni raki vrste *Eucyclops serrulatus*, ki so sicer bentoški organizmi (Moder, 1986). V tem obdobju so lahko bili neposredni tekmeči osebki vrste *A. alpinus* za hrano. Drugih morebitnih tekmecev za hrano nismo našli (vodne bolhe vrste *Chydorus sphaericus* smo našli le enkrat, pa še to v majhnem številu).

V Jezeru v Ledvicah in Zgornjem Kriškem jezeru so opazne razmeroma velike razlike v gostotah posameznih starostnih skupin. Kopepoditi so dosegli največje gostote v starostni skupini CIII in kasneje med odraslimi osebki. Verjetno so prisotne razlike v času razvoja med posameznimi starostnimi skupinami. Razvoj med kopepoditi CI do CII in CII do CIII verjetno poteka hitreje, kot od CIII do CIV. Tako so se kopepoditi pričeli nabirati v skupini CIII in gostota te starostne skupine se je povečala, kljub izgubam v zgodnejših skupinah. Ko so gostote mladičev največje, so v vodnem stolpcu prisotni že odrasli osebki vrste *C. a. tatricus*, ki se z njimi verjetno prehranjujejo. Tako so prisotne dodatne izgube pri prehodu osebki iz CIII v CIV. Slednji so bili v vodnem stolpcu Jezera v Ledvicah prisotni dalj časa, kot v Zgornjem Kriškem jezeru. To je verjetno tudi razlog za tako veliko razliko med gostotami kopepoditov CIV med obema jezeroma (v Zgornjem Kriškem jezeru je bila gostota približno 2x višja). Gostote osebki so se ponovno povečale jeseni, ko so bili prisotni odrasli osebki. Odrasli osebki se ne razvijajo več, torej ni prehodov v druge starostne skupine. Zaradi majhnega vpliva plenilcev, so se osebki v tej starostni skupini nabirali, dokler ni bilo več prisotnih mladičev in je tako priliv novih osebki presahnil.

V Rjavem jezeru je opazno povišanje gostot šele pri kopepoditih CV in odraslih osebkih. Poleg že omenjenega razloga naraščanja gostot odraslih osebki, je pri tem jezeru treba upoštevati tudi nizek vodostaj. Živali se ne morejo razporediti v prostoru, tako da se je povečala gostota živali v vodnem stolpcu.

Povezava med temperaturo in odstotkom samic tekom sezone je bila v Jezeru v Ledvicah in Zgornjem Kriškem jezeru rahlo negativna. Možen razlog za to je, da je odstotek samic pričel naraščati proti koncu poletja in jeseni, ko so pričele temperature v epilimniju jezer že padati, kar se je odražalo tudi na večanju debeline hipolimnija. Tu je razlog za pozitivno korelacijo med debelino hipolimnija in odstotkom samic. Za točno ugotovitev vpliva temperature

na razvoj posameznega spola in za določitev obstoja ESD pri *A. alpinus*, bi bilo potrebno dodatno laboratorijsko delo. Tako bi ugotovili, ali so med primarnim in terciarnim številčnim razmerjem med spoloma res prisotne izrazite razlike, ki nastanejo tekom življenja, ali pa je spol že določen z ESD. V kolikor razlik ni, bi lahko predpostavili, da je ESD glavni razlog za opaženo terciarno številčno razmerje med spoloma. Če pa bi bila odstotka obeh spolov približno enaka, bi to pomenilo, da so prisotni še drugi dejavniki, ki privedejo do opisanega razmerja.

5.1.3 Večletno obdobje

V obdobju desetih let so razlike v povprečnih vrednostih odstotka samic v posameznih jezerih v jesenskem času statistično značilne. Najmanjše in najhladnejše jezero, Rjavo jezero, je imelo najvišji odstotek samic v prosti vodni masi, največje in najtoplejše, Jezero v Ledvicah, pa najnižje deleže. Vzorci sicer niso bili odvzeti ob istem datumu vsako leto, temveč v časovnem razponu 30 dni. V tem času je lahko prišlo do sprememb v odstotku prisotnosti samic v prosti vodni masi, kar se je izkazalo tudi v tej nalogi (Slike 10, 11 in 12). Kljub različnim datumom odvzema vzorcev so razlike v povprečnih vrednostih odstotka samic v vseh treh jezerih ostale statistično značilne. Največja nihanja v številčnem razmerju med spoloma smo ugotovili v Rjavem jezeru. Vodostaj jezera zelo niha tudi v jesenskem času med leti, kar je verjetno dodaten razlog za večja nihanja odstotka samic, kot v drugih dveh jezerih. Opisana nihanja odstotka samic med odraslimi osebki vrste *A. alpinus* v večletnem obdobju so torej posledica različnih časov odvzema vzorcev in naključnega statističnega nihanja, prisotnega v vseh vzorcih (Fowler *in sod.*, 1998).

Povprečna temperatura epilimnija je povezana z njegovo globino in obstojnostjo. V Rjavem jezeru poleti praktično ni temperaturne plastovitosti, saj je jezero preplitvo. Vetrovi in padavine imajo tako razmeroma večji vpliv na temperaturo vode v jezeru, kot v večjih in temperaturno dobro plastovitih jezerih. Jeseni so odstotki samic v populaciji najvišji, ko so jezera pogosto že homotermna, torej premešana, in razmeroma hladna. V tem času ni več priliva novih samcev (iz kategorije CV), zaradi različnih fiziologij slednji hitreje odmirajo, kar se na razmerju med spoloma pozna šele v jeseni. Pojav različnih hitrosti razvoja obeh spolov

sta pri vrsti *Chirocephalus croaticus* (Crustacea: Anostraca) opisala Simčič in Brancelj (2000). Kot enega glavnih okoljskih vplivov na razvoj osebkov navajata temperaturo. Hitrejši razvoj samcev, v primerjavi s samicami, je lahko prednost za le-te, saj proti koncu rastne sezone samci pričnejo odmirati. Tako se zmanjša kompeticija za hrano in samice imajo boljše možnosti za razvoj trajnih jajc.

Povprečne vrednosti odstotka samic vrste *A. alpinus* so si bile v večletnem obdobju v obeh večjih jezerih bolj podobne, kot je bila primerjava v podobnosti z najmanjšim jezerom. Takšno stanje je lahko posledica razmeroma majhne prostornine Rjavega jezera, še zlasti če je prisotna izrazita prostorska ločenost v zadrževanju samcev in samic na različnih globinah (to je tik nad sedimentom jezer) (Schabetsberger in Jersabek, 2004). V tako majhni prostornini in brez temperaturne plastovitosti je verjetnost za obsežnejše vodoravne ali navpične selitve samic, ki lahko vplivajo na razmerje med spoloma, manjša. Če tudi samice oblikujejo jate oz. oblake ali se zadržujejo podnevi le v določenem delu jezera, je v plitvem jezeru verjetnost, da smo jih zajeli ob vzorčevanju, razmeroma velika. Drugo Triglavsko jezero je tekom celotne poletne sezone prosojno do dna. Tako smo s planktonsko mrežo lažje pobrali živali tik ob sedimentu, kot v obeh večjih jezerih, kjer večinoma dna nismo razločno videli, čeprav je svetloba v obeh jezerih prodirala do dna. Razlika v povprečni številčni vrednosti razmerja med spoloma med vsemi tremi jezeri je tako delno lahko tudi posledica načina vzorčenja.

5.1.4 Navpične dnevno-nočne selitve

Tako letna kot dnevno-nočna navpična razporeditev zooplanktona v jezerskih sistemih sta odvisni od številnih bioloških in okoljskih (abiotskih) dejavnikov. Med najpomembnejšimi okoljskimi dejavniki so temperatura, UV-sevanje, intenzivnost osvetlitve, turbulence, vsebnost kisika, kemizem vode. Med biološkimi pa so količina razpoložljive hrane, oz. medvrstni odnosi (kompeticija za vire, plenilstvo, plodnost) (Moder, 1986; Stich, 1989; Lampert, 1993; Kasprzak *in sod.*, 2005).

Zanimiva je razlika v odstotku samic v vodnem stolpcu obeh jezer podnevi. V Jezeru v Ledvicah v celotnem vodnem stolpcu prevladujejo samci, odstotek samic pa je z globino

rahalo naraščal. Možno je, da se je velik del samic zadrževal tik nad sedimentom in/ali da smo jih z našo metodo vzorčenja splašili. Ob navpičnem potegu planktonske mreže jih tako nismo ujeli in v vzorcu so prevladali samci. V Zgornjem Kriškem jezeru pa so bile opoldne v zgornjih dveh metrih prisotne izključno samice vrste *A. alpinus*, čeprav z najnižjimi gostotami v vodnem stolpcu. Z globino je odstotek samic padal, njihova absolutna gostota pa je naraščala. Velika razlika je bila tudi med gostotami samcev podnevi in ponoči, saj je bila povprečna gostota v vodnem stolpcu dva krat večja kot ponoči. To delno potrjuje hipotezo o dnevnem refugiju, ki je bil izven dosega našega načrta vzorčenja. Odstotek samic je ob obeh časih vzorčenja (opoldne in opolnoči) z globino upadal, kar je ravno nasprotno, kot v Jezeru v Ledvicah, kjer je naraščal. Ponoči so se samice selile navzgor, predvsem samice z jajci, katerih odstotki so se v globinah pod 2 m mestoma podvojili. Ponoči je tudi rahlo narasla povprečna gostota samic v vodnem stolpcu. Schabetsberger in Jersabek (2004) opisujeta, kako se samice zadržujejo ločeno od samcev v večjih globinah, navpično pa se selijo v glavnem samice brez jajc. V Zgornjem Kriškem jezeru je nakazan obraten primer, kjer se samice zadržujejo v plitvi vodi, samci pa v globoki. Vendar je potrebno upoštevati, da je podnevi gostota samic na površini zelo majhna in se ponoči poveča. Samice se torej ponoči skupaj s samci selijo po vodnem stolpcu navzgor.

Samice vrste *A. alpinus* dosežejo največjo plodnosti pri temperaturi okrog 10 °C (Jersabek in Schabetsberger, 1995). Poleti so temperature temu optimumu bliže v večjih globinah in samice lahko tako večajo svoj razmnoževalni potencial z zadrževanjem v globljih, hladnih plasteh jezer. Izbira primerne habitata za posamezen spol je lahko dedna. Pri ceponožnih rakih sprožajo značilno vedenje za izogib plenilcem vizualni, mehanski in kemični dejavniki (Neill, 1990; Bollens *in sod.*, 1994). Številni avtorji poročajo o vrstah zooplanktona, ki izkoristijo sestoj makrofitov kot zaščito pred ribami (Timms in Moss, 1984; Lauridsen in Buenk, 1996). Oblikovanje jat pa lahko zniža prehranjevalno uspešnost plenilskih rib (Jacobsen in Johnsen, 1987).

Če je stopnja plenjenja v plitvih vodah nizka, je ločitev med samci in samicami z jajci v reprodukcijskem smislu koristna, saj se tako izognejo razmeroma visokemu deležu neuspešnih paritev (pri samicah, ki so že oplojene oz. že imajo pritrjene spermatoforje),

število uspešnih parjenj pa se poveča, če se samice brez jajc zbirajo v plitvi vodi. Samice z jajci se zato lahko aktivno izogibajo plitvih voda. Potem, ko samice odložijo jajca, se lahko ponovno selijo v plitve predele, kjer prevladujejo samci, s čimer povečajo možnost parjenja ("mate encounter hypothesis"). Po parjenju samci stražijo samico v povprečju za uro in pol (Schabetsberger in Jersabek, neobjavljeni podatki). Ob neuspešnih parjenjih oba spola izgubljata energijo (in čas), saj je njuna učinkovitost prehranjevanja med razmnoževanjem zmanjšana.

Oblikovanje jat, kjer prevladujejo samci, v plitvi vodi lahko poveča razmnoževalno uspešnost pri vrsti *A. alpinus*. Podobne jate so opisane pri nekaterih morskih vrstah (Buskey, 1998) in v arktičnih mlakah (Hebert *in sod.*, 1980). V teh jatah je bilo približno 60 % samic, medtem ko so lahko v jatah vrste *A. alpinus* zastopane z manj kot 10 %. Verjeten razlog je, da se samice selijo v globlje predele jezera, kjer ostanejo, dokler jajca ne dozori in jih odložijo. Oblikovanje jat, kjer prevladujejo samci, je lahko tako genetsko konzervativno, da se ohranja tudi v predelih z nizko pozitivno selekcijo. V ultra-oligotrofnih visokogorskih jezerih, kjer so osebki vrste *A. alpinus* razmeroma pogosti (Kiefer, 1978), je oblikovanje jat lahko nujno za uspešno najdbo potencialnih partnerjev (Schabetsberger in Jersabek, 2004). V populacijah, kjer spola ne vložita enake količine energije v potomce, postane spol z višjo starševsko investicijo redki vir za drug spol in njegova porazdelitev naj bi oblikovala osnovo paritvenega sistema (Seidelmann, 1999). V kolikor je to res, so jate samcev ugodne za samice, saj jih oskrbijo z genetsko in fizično sposobnimi samci, medtem ko so samci v medsebojni kompeticiji za samice (Tokeshi in Reinhardt, 1996). V primeru vrste *A. alpinus* bi bili samci prisiljeni potovati iz globljih v plitve predele, s čimer bi si povečali verjetnost prenosa genov v naslednjo generacijo.

Odrasle samice, iz zgornjih dveh metrov vodnega stolpca Zgornjega Kriškega jezera, so se torej verjetno selile v jato samcev, kjer so iskale partnerje za razmnoževanje. Samice z jajci pa so se zadrževale predvsem v večjih globinah, kjer so ugodnejši pogoji za razvoj jajc. Ponoči pa so se selile nazgor, kjer so verjetno boljši prehrabeni pogoji.

Eden glavnih dejavnikov, ki vplivajo na čas razvoja jajc, je temperatura, ki vpliva predvsem na hitrost razvoja. V splošnem velja, da se hitrost razvoja večja premosorazmerno s temperaturo v okolju (Jacobs in Bouwhuis, 1979; Meyer, 2003). Takšna zveza velja le do določene, vrstno specifične, temperature pri kateri nastopijo poškodbe celic in tkiv, kar lahko vodi v smrt. Pri določenih, razmeroma nizki, temperaturi pa se razvoj ustavi, organizmi preidejo v dormanco. Govorimo o t. i. biološki ničli, ki je vrstno specifična. Hladnoljubne vrste imajo nizko biološko ničlo, torej so zmožne ontogenetskega razvoja pri razmeroma nizkih temperaturah, vendar pa je čas razvoja daljši, kot pri toploljubnih vrstah, ki imajo višjo biološko ničlo (Meyer, 2003). Pri določenih pogojih torej vsaka vrsta potrebuje določen čas za razvoj posameznih starostnih skupin. Govorimo o t. i. dnevni stopinjah (day-degrees), ki so definirane kot količina razvoja v 24 urah, če je temperatura okolja 1 °C nad razvojnim pragom (najnižjo temperaturo, pri kateri poteka razvoj). V širšem pomenu lahko pojem razvojni prag (oz. sprožilec) uporabljamo tudi v povezavi z drugimi fizikalnimi dejavniki (na primer vsebnost kisika), ne le s temperaturo.

Eden možnih razlogov opisane navpične razporeditve samic z jajci vrste *A. alpinus* v obravnavanih jezerih je torej lahko tudi zadrževanje razvoja jajc in temperaturna indukcija dormance. Samice z zadrževanjem v globinah, kjer je nižja temperatura, preprečijo predčasen razvoj jajc, saj navpliji ne bi preživelih zime. V času zimske plastovitosti so jezera prekrita z ledom, pod katerim je temperatura epilimnija okrog 1 °C, temperatura hipolimnija pa ne presega 4 °C. Po talitvi ledu se površinska plast segreje in vetrovi premešajo vodni stolpec, s čimer se vpostavi pomladanska homotermija (Wetzel, 2001). V tem obdobju znaša temperatura celotnega vodnega stolpca okrog 4 °C. Prve osebkke *A. alpinus* smo našli, ko so bila jezera že plastovita, temperatura hipolimnija pa je bila okrog 4 °C. Tako majhne razlike v temperaturi verjetno niso razlog za prekinitvev dormance jajc in nadaljevanje razvoja mladičev. Verjetno je glavni dejavnik, ki vpliva na prekinitvev dormance, vsebnost raztopljenega kisika v vodnem stolpcu. Pozimi tudi v hipolimniju še vedno poteka poraba kisika, kar privede do hipoksije. Ob pomladni homotermiji, ko se celoten vodni stolpec premeša, pride v globine s kisikom bogata voda. Ko vsebnost raztopljenega kisika doseže razvojni prag vrste *A. alpinus*, se nadaljuje razvoj navplijev te vrste. Vrsta *C. a. tatricus* ima verjetno nižjo biološko ničlo in razvojni prag, tako da se njeni navpliji pričnejo razvijati pred navpliji vrste *A. alpinus*. Zato se tudi v vodnem stolpcu prej pojavijo kopepoditi vrste *C. a. tatricus*.

Različni avtorji navajajo različne dejavnike kot glavni razlog za dnevno-nočne navpične selitve (Ringelberg, 1964, 1969; Pijanowska, 1993). Številni poskusi so pokazali, da je optimalno izkoriščanje hrane glavni razlog selitev (Bohrer, 1980; Bollens *in sod.*, 1992; Lampert, 1992; Flik in Ringelberg, 1993). S tem sta povezana tudi kompeticija in plenilstvo (Bohrer, 1980). V oligotrofnih jezerih so pogoste razmeroma velike populacije alg v globljih plasteh. Razlog je verjetno v manjšem plenilskem pritisku, manjšem sončnem sevanju in večji razpoložljivosti hranil bliže sedimentu (Tilzer in Schwarz, 1976; Pilati in Wurtsbaugh, 2003). V visokogorskih jezerih lahko UV-B sevanje v zgornjih slojih zavira rast alg (Tilzer in Schwarz, 1976). Zooplankton se tako zadržuje bliže sedimentu, kjer je več hrane. Vendar so te alge pogosto modrozeleno cepljivke, katere so za ceponožne rake neprimerne, saj so energetsko nezadosten vir hrane za uspešen razvoj navplijskih stadijev številnih vrst ceponožnih rakov (Hansen in Santer, 1995).

V globljih slojih je tudi bolj ugodno razmerje C:N:P, saj je proizvodnja C manjša, razpoložljivost hranil pa večja (Elser *in sod.*, 2001). Različne zooplanktonske vrste imajo različna razmerja C:N:P (Elser, 2000). Vodne bolhe rodu *Daphnia* imajo visoke zahteve po fosforju, medtem ko ga ceponožni raki ne potrebujejo veliko (Sterner *in sod.*, 1992). Viri hrane v globokih slojih so tako verjetno bolj ugodni za vodne bolhe.

Schabetsberger in Jersabek (2004) sta v jezeru Dreibrüdersee v Avstrijskem Mrtvem Gorovju opisala prvi primer pretežno bentoškega življenjskega sloga sicer pelaške vrste *A. alpinus*. V omenjenem jezeru živijo skupaj z vrsto *A. denticornis*, s katero so v kompeticiji za prehrabene vire. V vodnem stolpcu so izmed odraslih osebkov vrste *A. alpinus* prevladovali samci, odstotek samic pa je naraščal z globino in oddaljenostjo od obale. Samci so tvorili tudi izrazite oblake med sestojem *Ranunculus sp.* Večina samic se je nahajala v globinah pod 5 m, približno 71 % odraslih samic, pa se je zadrževalo tik nad sedimentom. Število opaženih kopulacij se je spreminjalo obratno sorazmerno s številom samic. Izogibanje povečanim jakostim UV-B sevanja verjetno ni razlog za takšno navpično razporeditev, saj so vrsto *A. alpinus* našli v zelo prosojnih jezerih do nadmorske višine 2650 m, medtem ko so vrsto *A. denticornis* našli najpogosteje na nadmorskih višinah med 1500 in 2000 m (Jersabek, 2001). Najverjetnejši razlog je prostorska delitev ekoloških niš, saj je

zaradi anoksičnih zimskih pogojev časovna delitev niš nemogoča (Jersabek in Schabetsberger, 1996b). Poleg razmeroma izrazitih navpičnih dnevno-nočnih selitev, sta avtorja ugotovila tudi možnost razmeroma izrazitih vodoravnih selitev iz plitvih obrežnih predelov v sredino jezera ponoči. Kot možne razloge za razmeroma izrazito spolno specifično prostorsko razdelitev avtorja izključujeta plenilstvo in kompeticijo. Nobeden izmed plenilcev, *Triturus alpestris*, *Acanthocyclops vernalis*, *C. a. taticus* in *Sialis lutaria*, ne more biti vzrok za opisano prostorsko razporeditev obeh spolov. Nadalje ni razloga, da bi kompeticija s strani pelaške vodne bolhe *Daphnia rosea*, vplivala na porazdelitev ceponožnih rakov ob sedimentu. Opisana prostorska porazdelitev je torej verjetno posledica spolno specifične selekcije habitata. Verjetnost uspešnega razvoja jajc je verjetno večja v večjih globinah, ki niso pod vplivom nihanja vodostaja. V naravi samice proizvedejo 2 - 3 jajčnih paketov v življenju, primerno mesto za odlaganje jajc je torej zelo pomembno (Jersabek in Schabetsberger, 1995). Razmnoževalna proizvodnja samic je v precejšnji meri odvisna od oskrbe s hrano (Jersabek in Schabetsberger, 1995). Verjetno sta sedimentacija in koncentracija epibentoških prehranskih delcev večja na mehkem sedimentu v večjih globinah. Osebkci vrste *A. alpinus* verjetno tudi plenijo bentoške organizme (na primer bentoške alge in protozoje) (Hartmann *in sod.*, 1993), kateri so v globini bolj številčni.

Winder *in sod.* (2003c) so proučevali navpično porazdelitev fitoplanktona in ceponožnih rakov v visokogorskem jezeru Oberer Arosasee v švicarskih Alpah. Ugotovili so, da se vse zooplanktonske vrste in njihove razvojne skupine izogibajo površinskih slojev, ter da potekajo izrazite dnevno-nočne navpične selitve odraslih osebkov zooplanktona. Spolno nezreli osebkci ceponožnih rakov tako niso izvajali dnevno-nočnih navpičnih selitev, temveč so dan in noč ostajali v istih globinah.

V Jezeru v Ledvicah in Zgornjem Kriškem jezeru so potekale razmeroma izrazite dnevno-nočne navpične selitve. Zanimivo je tudi, da so se ponoči v Jezeru v Ledvicah gostote vodnih bolh v sredini jezera podvojile. Tekom dneva so bile v vodnem stolpcu razporejene dokaj enakomerno (pod globino 3 m). Tekom dneva je sredina jezera ves čas osvetljena, nekateri predeli jezera pa so bili delno tudi v senci in vodne bolhe bi se lahko zadrževale v teh predelih. Vendar pa so horizontalne razdalje za takšne selitve prevelike, da bi jih vodne

bolhe lahko opravile v nekaj urah. Najbolj verjetna razlaga so torej navpične selitve. Vodne bolhe se tekom dneva pogosto zadržujejo tik nad ali neposredno na sedimentu. Ponoči se ti osebki selijo proti površini, kjer je več hrane in tako izrazito povečajo številčnost v prosti vodni masi (Winder, 2002). V Zgornjem Kriškem jezeru so bile gostote vrst podnevi in ponoči dokaj podobne, živali torej izvajajo le razmeroma izrazite navpične selitve.

Plenjenje je lahko eden od razlogov za navpične selitve (Sprules, 1972; Vega, 1997). Starejši kopepoditi in odrasli osebki vrste *C. a. tatricus* lahko plenijo spolno nezrele osebke drugih in lastne vrste. Spolno nezreli osebki vrste *A. alpinus* so se ponoči tudi selili navzgor. Podnevi so imeli največje gostote na globini 4 - 6 m, kjer so bile gostote ciklopoidov razmeroma nizke. Tukaj gre verjetno za kompromis med izpostavljenostjo sevanju in plenitvenim pritiskom. Ponoči so bili bolj enakomerno razporejeni v vodnem stolpcu, najvišji odstotek pa so ponovno dosegli višje kot ciklopoidni raki.

Gliwicz in Pijanovska (1988) sta dokazala, da se zooplankton alpskih jezer ne seli, če ni povečane količine hrane na površini. Winder *in sod.* (2003a) so ugotovili enako za vrsti *C. a. tatricus* in *Eudiaptomus gracilis*. V našem primeru pa se obe vrsti ceponožnih rakov selita. Tako kot za vodne bolhe, so prehranjevalne razmere za vrsto *A. alpinus* bližje površini verjetno boljše, vrsta *C. a. tatricus* pa lahko sledi kalanoidnim rakom, kot plenu. Podobne selitve med vrstama *A. alpinus* in *C. a. prealpinus* je opisal Moder (1986).

5.2 SKLEPI

V prosti vodni masi Jezera v Ledvicah so se najprej pojavili osebki vrste *Cyclops abyssorum tatricus*, katerim sta sledila *Arctodiaptomus alpinus* in *Daphnia longispina*. V Zgornjem Kriškem jezeru so bile ob prvem vzorčevanju prisotne vse tri vrste (namesto *D. longispina* je prisotna *D. pulicaria*), v Rjavem jezeru pa so se druge vrste, kot *A. alpinus*, pojavile šele ob padcu gladine. Potek gostot zooplanktona tekom sezone in v vertikalnem profilu nakazuje, da se *C. a. tatricus* verjetno delno prehranjuje z mladimi osebki vodnih bolh in vrste *A. alpinus*. Ne glede na jakost plenjenja, le-ta ne more imeti vpliva na terciarno razmerje med spoloma.

Med odraslimi osebki vrste *A. alpinus* se samci in samice pojavijo hkrati. Samci že takoj prevladujejo v vodnem stolpcu. Podoben je potek pri kopepoditih CV, kjer tudi prevladujejo samci. Tekom sezone se ohranja takšno stanje do konca poletja, ko ni več priliva novih odraslih samcev (iz kopepoditov CV) in prične naraščati odstotek samic med odraslimi osebki.

Čas pojava posameznih starostnih skupin in spolno zrelih osebkov ter hitrost prehajanja med starostnimi skupinami vrste *A. alpinus* v vseh treh jezerih kažejo, da tvori omenjena vrsta le eno generacijo letno. V vseh treh jezerih potrebuje *A. alpinus* približno 40 dni, da doseže odrasli stadij.

V obdobju desetih let (1994 - 2004) obstajajo statistično značilne razlike v odstotku samic v jesenskih vzorcih zooplanktona v vseh treh jezerih. Znotraj enega jezera je razmerje med spoloma razmeroma stalno. Nihanja so verjetno predvsem posledica različnih datumov odvzema vzorcev in različnih vremenskih razmer v posameznih letih.

Vpliva povprečne temperature epilimnija in debeline hipolimnija na odstotek odraslih samic nismo mogli oceniti. Odstotek samic je pričel naraščati jeseni, ko so temperature pričele padati in se je hipolimnij debelil. Podobne rezultate smo dobili tudi pri navpični porazdelitvi, kjer se je odstotek samic z globino večal. Z globino pa se je tudi nižala temperatura. Ugotovljene

korelacije so tako posledica populacijske dinamike in prostorske razporeditve vrste *A. alpinus*. Eden možnih razlogov za v prid samcev nagnjeno razmerje med spoloma je določitev spola pod vplivom okoljskih dejavnikov. Za zanesljivo podajanje sklepov o vplivu okolja na določitev spola, so potrebni razmeroma obsežni laboratorijski poskusi.

Pri vrsti *A. alpinus* se navpično selijo vse starostne skupine od kopepoditov CI naprej. V jezeru v Ledvicah odstotek samic z globino raste, v Zgornjem Kriškem pa pada. V tem jezeru so bile opoldne v zgornjih 2 m izmed vrste *A. alpinus* prisotne izključno samice, katerih odstotek je nato z globino padal, gostota pa je naraščala.

Večina odraslih samic vrste *A. alpinus* se podnevi verjetno zadržuje tik ob ali neposredno na sedimentu. Samice z jajci se podnevi zadržujejo v globljih predelih, kjer so ugodnejši pogoji za razvoj jajc, samice brez jajc pa se lahko selijo v plitkejše predele, kjer iščejo partnerje za razmnoževanje. Ponoči samice z jajci splavajo navzgor, kjer so verjetno ugodnejši prehrambeni pogoji.

6 POVZETEK

Pri kalanoidnem ceponožnem raku vrste *Arctodiaptomus alpinus* smo v treh visokogorskih jezerih Triglavskega narodnega parka proučevali populacijsko dinamiko, spreminjanje terciarnega številčnega razmerja med spoloma tekom sezone, v časovnem obdobju več let ter navpične dnevno-nočne selitve.

Vsa tri jezera (Jezero v Ledvicah, Rjavo jezero in Zgornje Kriško jezero) so med seboj hidrološko ločena, ležijo na različnih nadmorskih višinah, imajo različne limnološke lastnosti in različne planktonske združbe. Skupni so jim razmeroma majhna količina hranil (dve sta ultraoligotrofni, eno oligotrofno), majhna vrstna pestrost zooplanktona, razmeroma kratko obdobje brez ledu in visoka sončna obsevanost.

Vrsta *A. alpinus* je splošno razširjena v visokoležečih stoječih vodah evropskih Alp. V visokogorskih jezerih Triglavskega narodnega parka je med najbolj razširjenimi vrstami, saj naseljuje kar sedem od štirinajstih jezer.

V pregledih kvalitativnih jesenskih vzorcev zooplanktona, nabranih v obdobju od 1994 do 2004, so ugotovili visok odstotek odraslih samcev vrste *A. alpinus*, ki so mestoma predstavljali tudi 90 % odraslih osebkov.

Terensko delo je potekalo od 16. 5. do 13. 10. 2005, v času od spomladanske do jesenske homotermije. Vzorčevanja so potekala vsaka dva tedna, vzorce smo odvzeli na treh lokacijah na vsakem jezeru. Odvzem vzorcev je potekal s planktonsko mrežo s premerom ustja 20 cm in velikostjo okenc 0,1 mm. Vzorce smo shranili v 4 % raztopini formalina, kateri smo v laboratoriju dodali glicerol. Meritve temperature v vodnem stolpcu smo opravljali z aparatom WTW MultiLine P4. Vzorce smo nato pregledali v laboratoriju skozi stereolupo pri povečavah do 100x. Osebkje *A. alpinus* smo ločili po starostnih skupinah od kopepoditov CI do CVI in spolih od kopepoditov CV naprej. Pri odraslih osebkih smo posebej šteli samice z in samice brez jajc.

Poleg populacijske dinamike vrste *A. alpinus*, smo ugotavljali tudi spreminjanje gostot vodnih bolh in ciklopoidov v vodnem stolpcu in poskusili oceniti njihov vpliv na terciarno številčno razmerje med spoloma pri vrsti *A. alpinus*.

Čas pojava posameznih kohort in spolno zrelih osebkov ter hitrost prehajanja med kohortami vrste *A. alpinus* v vseh treh jezerih kažejo, da tvori omenjena vrsta le eno generacijo letno. Hitrost razvoja juvenilnih stadijev do odraslega osebkja je bila v vseh treh jezerih približno enaka, to je 40 dni.

V dveh jezerih, Jezero v Ledvicah in Zgornje Kriško jezero, smo proučili tudi dnevno-nočne navpične selitve v zgodnje-jesenskem obdobju. V Jezeru v Ledvicah je odstotek samic med odraslimi osebki vrste *A. alpinus* z globino naraščal ob obeh časih odvzema vzorcev. V Zgornjem Kriškem jezeru so bili še prisotni kopepoditi, ki so se tudi navpično selili. Odstotek samic je ob obeh časih odvzema vzorcev z globino padal.

V obdobju 10 let smo ugotovili statistično značilne razlike v odstotku samic v jesenskih vzorcih vseh treh jezer. V povprečju je odstotek samic v daljšem časovnem obdobju razmeroma konstanten, prisotna pa so rahla nihanja, ki so verjetno posledica različnega časa odvzema vzorcev in tudi bioloških ter okoljskih dejavnikov.

7 VIRI

Anderson R. S. 1972. Zooplankton composition and change in an alpine lake. Verh. Internat. Verein. Limnol., 18: 264 - 268

Berner E. K., Berner R. A. 1987. The global water cycle, geochemistry and environment. Prentice-Hall, New Jersey: 35 - 43

Bertram B. C. R. 1975. Social factors influencing reproduction in wild lions. J. Zool., 177: 463 - 482

Bohrer R. N. 1980. Experimental studies on diel vertical migration. V: Kerfoot W. C. (ur.). Evolution and Ecology of Zooplankton Communities. University Press of New England: 792 str.

Bollens S. M., Frost B. W., Cordell J. R. 1994. Chemical, mechanical and visual cues in the vertical migration behaviour of the marine planktonic copepod *Acartia hudsoni*. J. Plankton Res., 16: 555 - 564

Bollens S. M., Frost B. W., Thoreson D. S., Watts S. J. 1992. Diel vertical migration in zooplankton – field evidence in support of the predator avoidance hypothesis. Hydrobiologia, 234: 33 - 39

Bonnet D., Titelman J., Harris R. 2004. Calanus the cannibal. J. Plankton Res., 26: 937 - 948

Bosch F. van den, Gabriel W. 1991. The impact of cannibalism on the population dynamics of cyclopoid copepods. Verh. Internat. Verein. Limnol., 24: 2848 - 2850

Brancelj A. 1998. Planktonski raki v gorskih jezerih. Triglavski razgledi, 2 (3): 3 - 13

Brancelj A. 1999. The extinction of *Arctodiaptomus alpinus* (Copepoda) following the introduction of charr into a small alpine lake Dvojno jezero (NW Slovenia). *Aquatic Ecology*, 33: 335 - 361

Brancelj A. 2002. Živalstvo: zooplankton, bentos in ribe. V: Brancelj A. (ur.). Visokogorska jezera v vzhodnem delu Julijskih Alp. Založba ZRC, ZRC SAZU, Nacionalni Inštitut za biologijo, Ljubljana: 266 str.

Brancelj A., Šiško M., Kosi G. 1997. Distribution of algae and crustaceans (Copepoda & Cladocera) in mountain lakes in Slovenia with different trophic levels. *Periodicum Biologorum*, 99: 87 - 96

Brancelj A., Urbanc-Berčič O., Krušnik C., Kosi G., Povž M., Dobravec J. 1995. Življenje v vodah Triglavskega narodnega parka. Triglavski narodni park, Razprave in raziskave 4: 101 str.

Bull J. J. 1980. Sex determination in reptiles. *Quarterly Review of Biology*, 55: 3 - 21

Bull J. J. 1981. Sex ratio evolution when fitness varies. *Heredity*, 46: 9 - 26

Bull J. J. 1983. Evolution of sex determining mechanisms. Benjamin/Cummings Publ. Co., Menlo Park, Calif: 316 str.

Bulmer M. G., Bull J. J. 1982. Models of polygenic sex determination and sex ratio control. *Evolution*, 36: 13 - 26

Buskey E. J. 1998. Components of mating behaviour in planktonic copepods. *J. Mar. Syst.*, 15: 13 - 21

Charnov E. L., Bull J. J. 1977. When is sex environmentally determined? *Nature*, 266: 828 - 830

Christoffersen K. 1990. Evaluation of *Chaoborus* predation on natural populations of herbivorous zooplankton in a eutrophic lake. *Hydrobiologia*, 200/201: 459 - 466

Cruz-Pizarro L. 1983. Reproductive activity of *Mixodiaptomus laciniatus* (Copepoda, Calanoida) in a high mountain lake (La Caldera, Granada, Spain). *Hydrobiologia*, 107: 97 - 105

de Bernardi R., Manca M. 1982. The consequences of life history strategies on competition between two cladocerans. *Mem. Ist. Ital. Idrobiol.*, 40: 145 - 161.

Dobravec J., Šiško M. 2002. Geografska lega in opis jezer. V: Brancelj A. (ur.). *Visokogorska jezera v vzhodnem delu Julijskih Alp*. Založba ZRC, ZRC SAZU, Nacionalni Inštitut za biologijo, Ljubljana: 266 str.

Dussart B. H., Defaye D. 1995. *Copepoda: Introduction to the Copepoda*. SPB Academic Publishing bv, Amsterdam: 277 str.

Elgmork K. 1964. Dynamics of zooplankton communities in some small inundated ponds. *Folia Limnologica Scandinavica*, 12: 83 str.

Elser J. J. 2000. Ecological stoichiometry: from sea to lake to land. *Trend. Ecol. Evol.*, 15: 393 - 394

Elser J. J., Hayakawa K., Urabe J. 2001. Nutrient limitation reduces food quality for zooplankton: *Daphnia* response to seston phosphorus enrichment. *Ecology*, 82: 898 - 903

Ferrari I., 1971. I popolamenti zooplanctonici. V: Ferrari, I. (ur.). *Limnologia ed ecologia dei laghi di Bolsena, Bracciano, Trasimeno e Vico: situazione attuale e possibili conseguenze derivanti da una loro utilizzazione multipla*. Pallanza, Ist. Ital. Idrobiol.: 253 str.

Fowler J., Cohen L., Jarvis P. 1998. *Practical statistics for field biology*. 2nd Edition. John Wiley & Sons, West Sussex: 255 str.

- Gams I. 1962. Visokogorska jezera v Sloveniji. Geografski zbornik, 7: 195 - 262
- Gliwicz Z. M. 1977. Food size selection and seasonal succession of filter feeding zooplankton in an eutrophic lake. Ekologia Polska, 25 (2): 179 - 225
- Gliwicz Z. M., Pijanowska J. 1988. Effect of predation and resource depth distribution on vertical migration of zooplankton. Bull. Mar. Sci., 43: 695 - 709
- Gophen M. 1979. Sex ratio in *Mesocyclops leuckarti* (Claus) populations in lake Kinneret (Israel). Hydrobiologia, 66 (1): 41 - 43
- Grimšičar A. 1962. Geologija doline Triglavskih jezer. Varstvo narave, 1: 21 - 33
- Gulati R. D. 1978. The ecology of common planktonic crustacea of the freshwater in the Netherlands. Hydrobiologia, 59 (2): 101 - 112
- Hansen A. M., Santer B. 1995. The influence of food resources on the development, survival and reproduction of the two cyclopoid copepods - *Cyclops vicinus* and *Mesocyclops leuckarti*. J. Plankton Res., 17: 631 - 646
- Hartman H. J., Taleb H., Aleya L., Lair N. 1993. Predation on ciliates by the suspension-feeding calanoid copepod *Acanthodiaptomus denticornis*. Can. J. Fish. Aquat. Sci., 50: 1382 - 1393
- Hebert P. D. N., Good A. G., Mort M. A. 1980. Induced swarming in the predatory copepod *Heterocope septentrionalis*. Limnol. Oceanogr., 25: 747 - 750
- Jacobs R. P. W. M., Bouwhuis A. M. J. 1979. The year cycle of *Eudiaptomus vulgaris* (Schmeil, 1896) (Copepoda: Calanoida) in a small, acid water body during 1973. Development in the natural habitat and relationships between temperature and duration of developmental stages. Hydrobiologia, 64 (1): 17 - 36

Jacobsen P. E., Johnsen G. E. 1987. The influence of predation on horizontal distribution of zooplankton species. *Freshwater Biol.*, 17: 501 - 507

Jersabek C. D. 2001. Distribution and ecology of copepods in mountainous regions of the Eastern Alps. *Hydrobiologia*, 453/454: 309 - 324

Jersabek C. D., Schabetsberger R. 1995. Resting egg production and oviducal cycling in two sympatric species of alpine diaptomids (Copepoda: Calanoida) in relation to temperature and food availability. *J. Plankton Res.*, 17: 2049 - 2078

Jersabek C. D., Schabetsberger R. 1996a. Limnological Aspects of an Alpine Karst Lake with Extreme Changes in Water Level. *Limnologica*, 26 (1): 1 - 13

Jersabek C. D., Schabetsberger R. 1996b. Naupliar development of *Acanthodiaptomus denticornis* (Wierzejski, 1887) and *Arctodiaptomus alpinus* (Imhof, 1885) (Copepoda: Calanoida) and a comparison with other Diaptomidae. *Journal of Plankton Research*, 18 (11): 2027 - 2061

Jersabek C. D., Schabetsberger R. 1998. Planktonic crustaceans in high altitude lakes: adaptive strategies and reproductive patterns. *Deutsche Gesellschaft für Limnologie, Tagungsbericht, Tutzing*: 125 - 129

Kamps D. M., 1978. The effect of temperature on the development time and brood size of *Diaptomus pallidus*. *Hydrobiologia*, 61: 75 - 80.

Kasprzak P., Reese C., Koschel R., Schulz M., Hambaryan L., Mathes J. 2005. Habitat characteristics of *Eurytemora lacustris* (Poppe, 1887) (Copepoda: Calanoida): The Role of lake depth, temperature, oxygen concentration and light intensity. *Internat. Rev. Hydrobiol.*, 90 (3): 292 - 309

Kiefer F. 1978. Freilebende Copepoda. V: Thienemann A.H., Elster J., Ohle W. (ur.). Das Zooplankton der Binnengewässer. Schweizerbart'sche Verlagsbuchhandlung, Stuttgart, 26 (2): 380 str.

Krebs C. J. 2001. Ecology: The experimental analysis of distribution and abundance. 5th Ed., Benjamin Cummings, an imprint of Addison Wesley Longman, Inc., The University of British Columbia: 695 str.

Lampert W. 1989. The adaptive significance of diel vertical migration of zooplankton. *Funct. Ecol.*, 3: 21 - 28

Lampert W. 1992. Zooplankton vertical migrations: Implications for phytoplankton-zooplankton interactions. *Arch. Hydrobiol. Beih.*, 35: 69 - 78

Lampert W. 1993. Ultimate causes of diel vertical migration of zooplankton: New evidence for the predator-avoidance hypothesis. *Arch. Hydrobiol. Beih.*, 39: 79 - 88

Lauridsen T. L., Buenk I. 1996. Diel changes in the horizontal distribution of zooplankton in the littoral zone of two shallow eutrophic lakes. *Arch. Hydrobiol.*, 137: 161 - 176

Legros J. P. 1992. Soils of Alpine mountains. V: Martini I. P., Chesworth W. (ur.). *Weathering, soils and paleosols*, Elsevier, Amsterdam: 608 str.

Luger M. S., Schabetsberger R., Jersabek C. D. 1998. Limnologische Aspekte eines Alpenen Karstsees. *Deutsche Gesellschaft für Limnologie, Tagungsbericht, Tutzing*: 120 - 124

Maly E. J. 1970. The influence of predation on the adult sex ratio of two copepod species. *Limnol. Oceanogr.*, 15: 566 - 573.

Matveev V. 1991. Exploitative and interference competition among planktonic crustaceans in a subtropical lake. *Arch. Hydrobiol.*, 123 (1): 53 - 68

Meyer J. R. The Concept of Physiological Time. 2003. Department of Entomology, NC State University (4.11.2003)

<http://www.cals.ncsu.edu/course/ent425/tutorial/phystime.html> (28.8.2007)

Metzler S. 1957. Über die Beeinflussbarkeit des Geschlechtsverhältnisses von *Cyclops viridis* Jurine durch aussen Faktoren. Zool. Jb., 67 (1): 81 - 110.

Moder R. 1986. Das Zooplankton des Grundlseees – Populationsdynamik und produktion. Doktorska disertacija. Zoološki inštitut, Univerza Karla Franzena, Gradec: 172 str.

Monakov A. V. 1965. Influence of temperature on ratio of sexes in progeny of *Macrocyclops albidus*. Zool. Zh., 44 (4): 606 - 608.

Mumm H. 1997. Effects of competitors and *Chaoborus* predation on the cladocerans of a eutrophic lake: an enclosure study. Hydrobiologia, 360: 253 - 246

Muri G., Brancelj A. 2002. Fizikalne in kemijske lastnosti jezerske vode in ledeni pokrov. V: Brancelj A. (ur.). Visokogorska jezera v vzhodnem delu Julijskih Alp. Založba ZRC, ZRC SAZU, Nacionalni Inštitut za biologijo, Ljubljana: 266 str.

Neill W. E. 1990. Induced vertical migration in copepods as a defense against invertebrate predation. Nature, 34: 524 - 526

Ogrin D. 1996. Podnebni tipi v Sloveniji. Geografski vestnik, 68: 39 - 56

Ogrin D., Brancelj A. 2002. Klimatske in dendroklimatske značilnosti vzhodnega dela Julijskih Alp. V: Brancelj A. (ur.). Visokogorska jezera v vzhodnem delu Julijskih Alp. Založba ZRC, ZRC SAZU, Nacionalni Inštitut za biologijo, Ljubljana: 266 str.

Ozenda P. 1985. La végétation de la chaîne alpine dans l'espace montagnard européen. Paris, Masson: 330 str.

- Pechlaner R. 1971. Factors that control the production rate and biomass of phytoplankton in high-mountain lakes. Verh. Int. Ver. Limnol., 19: 125 - 145
- Pechlaner R. 1981. Historical evidence for the introduction of Arctic Charr into highmountain lakes of the Alps by man. V: Johnson L., Clarke R. M., Marshall K. E. (ur.). Biology of Arctic Charr. Proceedings International Symposium Arctic Charr. University Manitoba Press, Winnipeg: 642 str.
- Pijanowska J. 1993. Diel vertical migration in zooplankton: fixed or inducible behaviour? Arch. Hydrobiol. Beih., 39: 89 - 97
- Pilati A., Wurtsbaugh W. A. 2003. Importance of zooplankton for the persistence of a deep chlorophyll layer: A limnocorral experiment. Limnol. Oceanogr., 48: 249 - 260
- Polis G. A. 1981. The evolution and dynamics of intraspecific predation. Ann. Rev. Ecol. Syst., 12: 225 - 251
- Rakovec I. 1951. K paleografiji Julijskih Alp. Geografski vestnik, 23: 109 - 139
- Ramovš A. 1985. Iz geološke zgodovine. Triglavski narodni park, Bled: 242 str.
- Ringelberg J. 1964. The positively phototactic reaction of *Daphnia magna* Straus: a contribution to the understanding of diurnal vertical migration. Neth. J. Sea. Res., 2: 319 - 406
- Rott E. 1988. Some aspects of the seasonal distribution of flagellates in mountain lakes. Hydrobiologia, 161: 159 - 170
- Rupert E. E., Barnes R. D. 1996. Invertebrate zoology. 6th Edition. Saunders College Publishing: 1056 str.

Santer B. 1994. Influences of food type and concentration on the development of *Eudiaptomus gracilis* and implications for interactions between calanoid and cyclopoid copepods. Arch. Hydrobiol., 131 (2): 141 - 159

Schabetsberger R. 1994. Gastric evacuation rates of adult and larval alpine newts (*Triturus alpestris*) under laboratory and field conditions. Freshwater Biology, 31: 143 - 151

Schabetsberger R., Jersabek C. D. 1995. Alpine newts (*Triturus alpestris*) as top predators in a high-altitude karst lake: daily food consumption and impact on the copepod *Arctodiaptomus alpinus*. Freshwater biology, 33: 47 - 61

Schabetsberger R., Jersabek C. D. 1999. Fish introduction into high altitude lakes: the impact on prey communities. Deutsche Gesellschaft für Limnologie, Tagungsbericht, Klagenfurt: 130 - 134

Schabetsberger R., Jersabek C. D. 2004. Shallow males, deep females: sex biased differences in habitat distribution of the freshwater calanoid copepod *Arctodiaptomus alpinus*. Ecography, 27: 1 - 15

Schabetsberger R., Jersabek C. D., Brozek S. 1995. The impact of Alpine newts (*Triturus alpestris*) and minnows (*Phoxinus phoxinus*) on the microcrustacean communities of two high altitude karst lakes. Alytes, 12 (4): 183 - 189

Seidelmann K. 1999. The race for females: The mating system of the red mason bee, *Osmia rufa* (L.) (Hymenoptera: Megachilidae). J. Insect Behav., 12: 13 - 25

Siebeck O., Böhm U. 1991. UV-B effects on aquatic animals. Verh. Internat. Verein. Limnol., 24: 2773 - 2777

Simčič T., Brancelj A. 2000. Energy exploitation in *Chirocephalus croaticus* (Steuer, 1899) (Crustacea: Anostraca): survival strategy in an intermittent lake. Hydrobiologia, 437: 157 - 163

Sket B. 2003. Raki - Crustacea. V: Sket B., Gogala M., Kuštor V. (ur.). Živalstvo Slovenije. Tehniška založba Slovenije, Ljubljana: 664 str.

Sprules W. G. 1972. Effects of size-selective predation and food competition on high altitude zooplankton communities. *Ecology*, 53 (3): 375 - 386

Starkweather P. L. 1990. Zooplankton community of high elevation lakes: Biogeographic and predator-prey interactions. *Verh. Int. Ver. Limnol.*, 24: 513 - 517

Stella E. 1982. Calanoidi (Crustacea, Copepoda, Calanoida). Prva izdaja. Consiglio nazionale delle ricerche, Verona: 67 str.

Sterner R. W., Elser J. J., Hessen D. O. 1992. Stoichiometric relationships between producers, consumers and nutrient cycling in pelagic ecosystems. *Biogeochem.*, 17: 49 - 67

Stich H. B. 1989. Seasonal changes of diel vertical migrations of crustacean plankton in Lake Constance. *Arch. Hydrobiol. Suppl.*, 83 (3): 355 - 405

Šiško M., Kosi G. 2002. Alge. V: Brancelj A. (ur.). Visokogorska jezera v vzhodnem delu Julijskih Alp. Založba ZRC, ZRC SAZU, Nacionalni Inštitut za biologijo, Ljubljana: 266 str.

Tarman K. 1992. Osnove ekologije in ekologija živali. Državna založba Slovenije, Ljubljana: 547 str.

Thomas M. P. 1961. Some factors influencing the life history of *Diaptomus gracilis* Sars. *Verh. Internat. Verein. Limnol.*, 14: 943 - 945

Tilzer M. 1972. Dynamik und Produktivität von Phytoplankton und pelagischen Bakterien in einem Hochgebirgssee (Vorderer Finstertaler See, Österreich). *Arch. Hydrobiol. Suppl.*, 40: 201 - 273

Tilzer M., Schwarz K. 1976. Seasonal and vertical patterns in phytoplankton light adaptation in a high mountain lake. *Arch. Hydrobiol.*, 77 (4): 488 - 504

Timms R. M., Moss B. 1984. Prevention of growth of potentially dense phytoplankton populations by zooplankton grazing, in the presence of zooplanktivorous fish, in a shallow wetland ecosystem. *Limnol. Oceanogr.*, 29: 472 - 486

Tokeshi M., Reinhardt K. 1996. Reproductive behaviour in *Chironomus anthracinus* (Diptera: Chironomidae), with a consideration of the evolution of swarming. *J. Zool. Lond.*, 240: 103 - 112

Vega M. P. A. 1997. Functional response of copepodid stages to adult of *Parabroteas sarsi* (Copepoda: Calanoida). *Int. Revue ges. Hydrobiol.*, 82 (1): 95 - 105

Voordouw M. J., Anholt B. R. 2002a. Environmental sex determination in a splash pool copepod. *Biological Journal of the Linnean Society*, 76: 511 - 520

Voordouw M. J., Anholt B. R. 2002b. Heritability of sex tendency in a harpacticoid copepod, *Tigriopus californicus*. *Evolution*, 56: 1754 - 1763

Voordouw M. J., Robinson H. E., Anholt B. R. 2005a. Paternal inheritance of the primary sex ratio in a copepod. *J. Evol. Biol.*, 18: 1304 - 1314

Voordouw M. J., Robinson E. H., Stebbins G., Albert A. Y. K., Anholt B. R. 2005b. Larval density and the Charnov-Bull model of adaptive environmental sex determination in a copepod. *Can. J. Zool.*, 83: 943 - 954

Wetzel R. G. 2001. *Limnology. Lake and river ecosystems*. 3th edition. Academic Press, San Diego: 1006 str.

Winder M. 2002. Zooplankton ecology in high-mountain lakes. Doktorska disertacija. Swiss Federal Institute of Technology, Zürich: 177 str.

Winder M., Boersma M., Spaak P. 2003a. On the cost of vertical migration: are feeding conditions really worse at greater depth? *Freshwat. Biol.*, 48: 383 - 393

Winder M., Bürgi H. R., Spaak P. 2003b. Factors regulating zooplankton succession in a high-mountain lake. *Freshwat. Biol.*, 48: 795 - 809

Winder M., Bürgi H. R., Spaak P. 2003c. Seasonal vertical distribution of phytoplankton and copepod species in a high-mountain lake. *Arch. Hydrobiol.*, 158 (2): 197 - 213

Žmijewska M.I., Bielecka L., Grabowska A. 2000. Seasonal and diel changes in the vertical distribution in relation to the age structure of *Microcalanus pygmaeus* Sars and *Ctenocalanus citer* Bowman & Heron (Pseudocalanidae, Copepoda) from Croker Passage (Antarctic Peninsula). *Oceanologia*, 42 (1): 89 - 103

ZAHVALA

Prof. dr. Antonu Branclju se zahvaljujem za mentorstvo, popravke in komentarje pisnega dela diplome ter občasne pogovore o obravnavani tematiki.

Predsedniku komisije za zagovor diplomske naloge, prof. dr. Borisu Sketu, in recenzentu prof. dr. Mihaelu J. Tomanu se prav tako zahvaljujem za vse pripombe in hitro pregledovanje diplomskega dela.

Komisiji za dodiplomski študij Oddelka za biologijo Biotehniške fakultete Univerze v Ljubljani se zahvaljujem za podaljšanje absolventskega staža. Zdenki Repanšek najlepša hvala za vso pomoč in hitro reševanje birokracije.

Dr. Alu Vrezcu in dr. Milijanu Šišku hvala za vso pomoč pri statistiki in matematiki. Dr. Davorinu Tometu najlepša hvala za posredovane fotografije. Skupini za raziskovanje sladkovodnih in kopenskih ekosistemov Nacionalnega inštituta za biologijo najlepša hvala za topel sprejem in vso pomoč, ki ste mi jo nudili tekom let. Posebej sem hvaležen Andreji Jerebic za vse debate in vedno prijazen nasmeh, ko sem ga najbolj potreboval.

Dr. Robertu Schabetsbergerju se zahvaljujem za številne pogovore in ideje, majhno goro literature in priložnost, da se dokažem tudi izven Slovenije.

Zahvalil bi se vsem, ki so mi pomagali pri terenskem delu: Nadi Labus, Tini Leskošek, Mihi Kroflu, Petri Zor, Dejanu Bordjanu, Petru Novaku, Michi Herdtfelderju, Andreju Kapli, Simonu Lukančiču, Tadeju Mezku in dr. Gregorju Muriju. Skupaj smo prebijali led, zmrzovali, se poskušali ne prevrniti, s čolnom spustili po zasneženih pobočjih, se izgubljali, jedli čokolado, se greli z babičinim borovničevcem, prepevali pesmi, imeli srečanja tretje vrste z gamsi in kozorogi, preganjali svizce, reševali krivokljune, preskakovali gade, občudovali prve cvetove, ki gledajo iz snežne oddeje, počivali na mehkih blazinah triglavskih rož in se sončili na čolnu sredi jezera. Skupaj smo preživeli čudovite dneve, obdani z lepoticami kamnitega srca.

Nejcu z Doma pri Triglavskih jezerih hvala za oskrbo bojda premražene Tine, ko je lovila ribe.

Posebna zahvala tudi ekipi Pogačnikovega doma na Kriških podih, Mateji, Danaji, Simonci, Polonci, Petri, Simoni in Simonu. Prepotene, utrujene in premražene posnemovalce Jehovovih prič z Nacionalnega inštituta za biologijo ste konkretno razvajale in nam dale nov dom, daleč od domačega ognjišča. Uspelo vam je nekaj, kar doslej še ni nikomur: prvič v življenju sem se z veseljem ustavil v gorski koči. Še več, celo vrnil sem se. Uspe vam ustvariti prav neverjetno domače vzdušje, ki hitro pozdravi še tako stare in boleče kosti.

Družini. Karkoli napišem, bo premalo. Oče Bojan, mama Elvira, sestra Andreja ter babica in dedek, Milena in Zmago, ste me podpirali pri čisto vsaki, čeprav še tako butasti in občasno nevarni dejavnosti. Andreja me vedno zna postaviti na realna tla, ko imam v oblakih zgrajene gradove, kakršne bi mi zavidal sam Ludvik Bavarski. Očetu sem še posebej hvaležen za prve obiske hribov na njegovih ramenih, dedku pa za vse podrobne opise tur, na katerih je bil prejšnji konec tedna ter potrpežljivost z mladim navdušencem, ki mu je bila previdna hoja španska vas. Vidva sta me pripeljala v gorski raj, me spremljala pri prvih gorniških korakih in mi pokazala njegove radosti.

Etbinu in Nini hvala za vse jalove poskuse socializacije.

Vsak izmed vas me je naučil nekaj novega. Nekateri ste mi dali strokovno znanje, drugi ste me naučili kaj o življenju, tretji o ljudeh, pri četrth pa mi še vedno ni jasno, kaj točno ste mi želeli povedati. Nekaj že. Vsi ste mi nekaj dali, eni več, drugi manj, in pripomogli, da sem danes, v vseh pomembnih pogledih, bogatejši kot kdaj koli prej.

Na koncu bi se želel zahvaliti še soncu za občasen nasmeh, oblakom za senco, dež in sneg, vetru za valove in korenčkom, da so se izkazali za tako trd oreh.

Če sem koga pozabil, ni bilo nalašč. Hvala.