

Univerzita Palackého v Olomouci  
Přírodovědecká fakulta  
Katedra ekologie a životního prostředí



Bc. Petra Zetochová

Vliv environmentálních podmínek na emergenci pošvatek podřádu  
Setipalpia

Diplomová práce  
Studijní program: Biologie  
Studijní obor: Hydrobiologie  
Forma studia: Prezenční  
Vedoucí práce: RNDr. Vladimír Uvíra, Dr.  
Olomouc 2020

**Prohlášení:**

Prohlašuji, že jsem předloženou diplomovou práci vypracovala samostatně pod vedením RNDr. Vladimíra Uvíry, Dr. za použití citované literatury. Veškeré zdroje a použitá literatura jsou řádně citovány a uvedeny v seznamu použité literatury.

V Olomouci dne 13.12. 2019

.....  
Podpis

## **PODĚKOVÁNÍ**

Ráda bych touto cestou vyjádřila mé poděkování vedoucímu práce, RNDr. Vladimíru Uvírovi, Dr. za odborné vedení, konzultace a cenné rady při zpracování této diplomové práce a Mgr. Petru Pyszkovi za pomoc při statistickém zpracování dat.

## **Bibliografická identifikace**

**Jméno a příjmení autora:** Bc. Petra Zetochová

**Název práce:** Vliv environmentálních podmínek na emergenci pošvatek podřádu Setipalpia

**Typ práce:** diplomová práce

**Pracoviště:** Katedra ekologie a životního prostředí

**Vedoucí práce:** RNDr. Vladimír Uvíra, Dr.

**Rok obhajoby:** 2020

**Abstrakt:** Diplomová práce je zaměřena na životní cyklus a emergenci pošvatek podřádu Setipalpia. Dále se tato práce zabývá ekologickým významem pošvatek a zkoumá vliv abiotických faktorů, které ovlivňují abundanci, emergenci, mortalitu a celkovou biomasu.

**Klíčová slova:** pošvatky, emergence, životní cyklus, environmentální faktory

**Počet stran:** 44

**Počet příloh:** /

**Jazyk:** čeština

## **Bibliographical identification**

**Author's first name and surname:** Bc. Petra Zetochová

**Title of thesis:** Influence of the environmental conditions on the emergence of Setipalpia stoneflies

**Type of thesis:** master thesis

**Department:** Department of Ecology and Environment

**Supervisor:** RNDr. Vladimír Uvíra, Dr.

**The year of presentation:** 2020

**Abstract:** The thesis focuses on the life cycle and the emergence of stonefly of suborder Setipalpia. Furthermore, this thesis deals with the ecological significance of stoneflies and examines the influence of biotic and abiotic factors that affect abundance, emergence, mortality and total biomass.

**Keywords:** stoneflies, emergence, life cycle, environmental factors

**Number of pages:** 44

**Number of appendices:** /

**Language:** Czech

## Obsah

1. Problematika.....	2
1.1 Základní charakteristika pošvatek .....	2
1.2 Fylogeneze pošvatek .....	2
1.3 Základní charakteristika skupiny Arctoperlaria .....	4
1.3.1 Základní charakteristika podskupiny Systellognatha .....	4
1.3.2 Základní charakteristika skupiny Perloidea (Setipalpia).....	4
1.3.2.1 Perlodidae .....	5
1.3.2.2 Chloroperlidae .....	7
1.3.2.3 Perlidae .....	7
1.4 Potravní strategie pošvatek skupiny Setipalpia.....	9
1.5 Životní cyklus.....	9
1.5.1 Emergence .....	11
1.5.2 Generační doba .....	12
1.5.3 Dormance.....	12
1.6 Abiotické faktory ovlivňující životní cyklus.....	13
2. Projekt Ritrodat .....	16
2.1 Cíle práce.....	17
2.2 Popis lokality.....	18
3. Metodika.....	19
3.1 Terénní odběry .....	19
3.2 Emergenční past .....	21
3.3 Laboratorní zpracování vzorků a determinace .....	22
3.3.1 Determinace do řádu a čeledí .....	22
3.3.2 Determinace na nejnižší taxonomickou úroveň.....	23
3.4 Statistické metody zpracování dat.....	23
4. Výsledky.....	24

4.1 Obecná charakteristika společenstva.....	25
4.2 Vztah emergence k abiotickým faktorům .....	26
4.2.1 Poměr pohlaví.....	28
4.3 Rozdíly v emergenci.....	29
4.4 Kanonická korespondenční analýza (CCA) .....	31
5. Diskuze.....	36
6. Závěr.....	40
7. Literatura .....	41

## Seznam obrázků

Obrázek č. 1: Kladogram pošvatek .....	3
Obrázek č. 2: Křídelní žilnatina zástupců čeledi Perlodidae.....	6
Obrázek č. 3: Samčí a samičí genitálie druhu <i>Perlodes microcephala</i> .....	7
Obrázek č. 4: Žilnatina zástupců čeledi Chloroperlidae.....	7
Obrázek č. 5: Žilnatina zástupců čeledi Perlidae .....	8
Obrázek č. 6: Samčí a samičí genitálie druhu <i>Dinocras cephalotes</i> .....	8
Obrázek č. 7: Životní cyklus pošvatek .....	11
Obrázek č. 8: Biologická stanice v Lunzu (Rakousko).....	17
Obrázek č. 9: Potok Oberer Seebach.....	18
Obrázek č. 10: Studovaný úsek potoka Oberer Seebach.....	19
Obrázek č. 11: Umístění jednotlivých pastí .....	20
Obrázek č. 12: Studovaný úsek, kde byly umístěné emergenční pastí .....	20
Obrázek č. 13: Emergenční past.....	21
Obrázek č. 14: Tarzální články.....	22
Obrázek č. 15: Křídelní žilnatina .....	23

## Seznam tabulek a grafů

Tabulka č. 1: Přehled zachycených jedinců v konkrétních pastech .....	25
Obrázek č. 16: Emergence podřádu Setipalpia v průběhu sezóny .....	26
Obrázek č. 17: Emergence ve vztahu k daným faktorům.....	27
Obrázek č. 18: Vztah emergence u jednotlivých čeledí k vybraným abiotickým faktorům ....	28
Obrázek č. 19: Poměr pohlaví při emergenci .....	29
Obrázek č. 20: Emergence pošvatek ( <i>Setipalpia</i> ) v průběhu sezóny .....	30
Obrázek č. 21: Srovnání emergence v jednotlivých pastech.....	30
Obrázek č. 22: Průběh emergence ve sledovaném období.....	31
Obrázek č. 23: CCA, druhy podřádu <i>Setipalpia</i> rozdělené podle pohlaví .....	32
Obrázek č. 24: CCA, konkrétní druhy podřádu <i>Setipalpia</i> .....	33
Obrázek č. 25: Parciální CCA, vliv hloubky vody na emergenci jednotlivých druhů .....	34
Obrázek č. 26: RDA, pro jednotlivé čeledi .....	35
Obrázek č. 27: Parciální RDA, vliv hloubky vody u pasti.....	36



## ÚVOD

Vodní bezobratlí živočichové jsou důležitou součástí potravního řetězce ve vodních ekosystémech a svou aktivitou se podílejí na samočisticí funkci toku. Některé druhy mají vyhraněné ekologické nároky a vyskytují se v toku pouze za určitých podmínek (teplota vody, pH, koncentrace kyslíku, množství potravy, rychlost proudu aj.). Pošvatky se vyskytují téměř na všech kontinentech, a to nám umožňuje sledovat rozsáhlé reakce na ekologické faktory. Proto se pošvatky hojně využívají pro bioindikaci vodního prostředí. Pošvatky (Plecoptera), jepice (Ephemeroptera) a chrostíci (Trichoptera) (EPT-taxony). Společně indikují kvalitu bentických společenstev a ekologický stav dané lokality (EPT index). Jedná se o významné bioindikační taxony. EPT-taxony mají úzkou ekologickou valenci, ta odráží citlivost organismů na změny v prostředí. Přítomnost/nepřítomnost jednotlivých druhů, či odchylky v životním cyklu, značí kvalitativní nebo kvantitativní změny ve vodním toku.

V rámci projektu Ritrodat byly odebírány vzorky emergujícího vodního hmyzu z potoka Oberer Seebach (Lunz am See, Rakousko) v období 1982–2005. Unikátní sérii vzorků vodního hmyzu studenti zpracovávají v hydrobiologické laboratoři Katedry zoologie PřF UP. Za nejdůležitější fázi v životním cyklu vodního hmyzu označujeme emergenci. Emergence znamená proměnu akvatické larvy, resp. kukly v dospělé terestrické imago. Larvy, resp. kukly vylézají z vodního prostředí na okolní substrát nebo do volné vody a stávají se snadnou kořistí pro predátory. Emergence je energeticky náročná a klíčová fáze v životním cyklu hmyzu.

Tato práce je zaměřena na biologii a ekologii pošvatek podřádu Setipalpia (Chloroperlidae, Perlodidae, Perlidae). Cílem je vyhodnotit emergenci vybraných druhů uvedených čeledí pošvatek v období 1982–2005.

# 1. Problematika

## 1.1 Základní charakteristika pošvatek

Pošvatky řadíme mezi starobylý sladkovodní hmyz, jehož fosilie datují raný Perm (McCulloch et al. 2016). V životním cyklu pošvatek se objevují vývojová stadia: vajíčko, larva a dospělec. Vodní larva prochází několika vývojovými stupni neboli larválními instary. Dlouhé období larválního stádia střídá krátké období dospělého imaga (Hynes 1977; Lillehammer 1988).

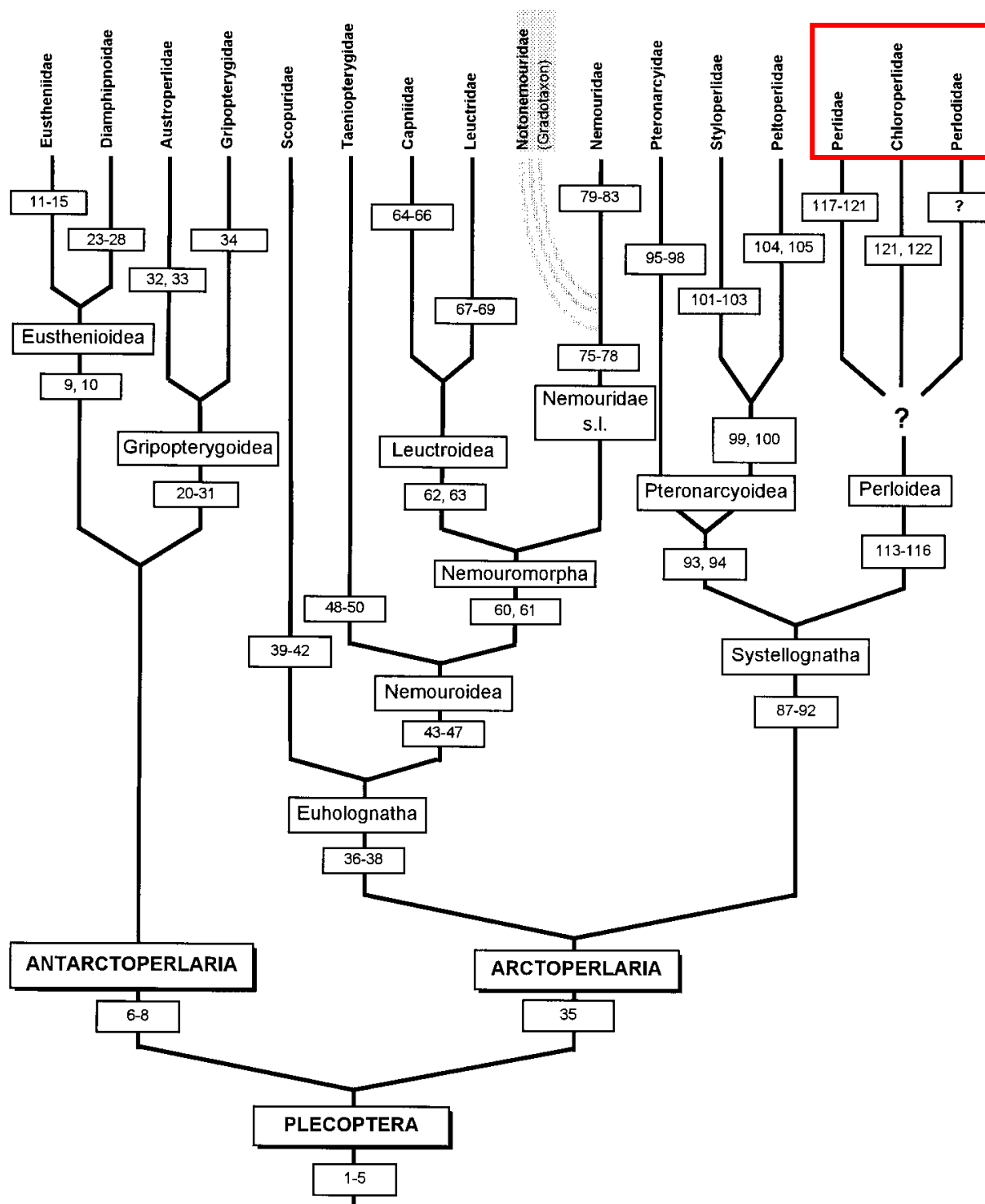
Pošvatky se vyskytují převážně v horních částech toku (Vannote et al. 1980). Zalesněné vysokohorské oblasti mají nižší pH (přirozeně slabě kyselé), dostatek rozpuštěného kyslíku, vyhovující teplotní poměry a absenci těžkých kovů (Tchakonté et al. 2015). Vyhraněné ekologické nároky pošvatek z nich činí velmi citlivé taxony (Tchakonté et al. 2015). Proto jsou pošvatky hojně využívány pro biomonitoring (Friberg et al. 2010; Xu et al. 2014).

## 1.2 Fylogeneze pošvatek

V posledních letech vzrostl počet objevených a nově determinovaných druhů pošvatek (Fochetti & Tierno de Figueroa 2008). Odhad popsáných druhů přesahuje hodnotu 4 000 (McCulloch et al. 2016).

Čeď Perlidae můžeme označit jako nejrozmanitější a nejrozšířenější čeď. Tato čeď zahrnuje přes 1 000 známých a popsáných druhů a její rozšíření zahrnuje Evropu, Asii, Severní i Jižní Ameriku a Afriku. Čtvrtinu světové rozmanitosti čeledi Perlidae bychom našli v Číně. Čeledi Perlodidae a Chloroperlidae jsou druhově chudší. Čeď Perlodidae zahrnuje zhruba 300 druhů (známý rod *Isoperla* má více než 100 druhů). Zatímco čeď Chloroperlidae zahrnuje jen 200 popsáných druhů (Fochetti & Tierno de Figueroa 2008).

Řád Plecoptera (pošvatky) se dělí na dvě skupiny (viz Obrázek č. 1): Antarctoperlaria a Arctoperlaria. Do skupiny Antarctoperlaria řadíme pošvatky obývající jižní polokouli. Jedná se o 4 čeledi zahrnující 318 druhů. Pošvatky ze skupiny Arctoperlaria se vyskytují na severní polokouli. Tato skupina je rozdělena do dvou podskupin: Euholognatha (6 čeledí) a Systellognatha (6 čeledí). Dohromady se jedná o 12 čeledí skupiny Arctoperlaria zahrnující 3 179 druhů (Lillehammer 1988; Fochetti & Tierno de Figueroa 2008).



Obrázek č. 1: Kladogram pošvatek (čísla znázorňují znaky podporující monofylii) (Zwick 2000)

Pošvatky jsou definovány spíše primitivními znaky (Zwick 2000). Jen pár odvozených znaků dokládá jejich monofylii. Mezi tyto znaky patří: oběhový systém, absence kladélka, sval umožňující horizontálně vlnivé plavání larev a gonády tvořící smyčky (Fochetti & Tierno de

Figuroa 2008; Zwick 2000). Monofylie skupiny *Antarctoperlaria* je podporována morfologickými znaky. U skupiny *Arctoperlaria* je monofylie doložena morfologickými i etologickými znaky (Fochetti & Tierno de Figuroa 2008).

### **1.3 Základní charakteristika skupiny *Arctoperlaria***

Skupina *Arctoperlaria* je velmi různorodá, jelikož sdružuje několik podskupin a čeledí. Monofylii této skupiny určují morfologické a behaviorální znaky (Fochetti & Tierno de Figuroa 2008; Zwick 2000). Příkladem může být charakteristické chování v období rozmnožování – jedná se o vysílání zvukových signálů specifickými útvary na jejich tělech (Boumans & Johnsen 2015). Toto signalizování je známo u všech čeledí podskupiny *Systemognatha* a některých čeledí podskupiny *Euhognatha*, konkrétně pouze *Nemouroidea* (Zwick 2000).

#### **1.3.1 Základní charakteristika podskupiny *Systemognatha***

Pro zástupce podskupiny *Systemognatha* jsou charakteristické následující znaky: samčí epiproct má různé modifikované útvary nebo podléhá redukci, samičí žlázy přítomné na receptakulárním kanálku, různorodost skulptur vajíček a plovací svaly larev (Zwick 2000).

Ačkoli vykazují zástupci z čeledi *Styloperlidae* a *Peltoperlidae* se skupinou *Perloidea* podobnost, v některých znacích se liší. Jedinci z čeledi *Styloperlidae* a *Peltoperlidae* mají redukovaný první pár semenných váčků. Dále se liší jejich pozice mikropyle na vajíčku. Skupina *Perloidea* sdílí společný znak s čeledí *Peltoperlidae* a jedná se o redukci clypeofrontálního švu. Další znak, který sdílí skupina *Perloidea* s oběma čeledi *Styloperlidae* i *Peltoperlidae*, se týká rozmnožování (Zwick 2000). Komplikované a různě utvářené samčí i samičí pohlavní útvary naznačují přímé oplození. Samec zavede skleritizovaný (penis) pohlavní útvar přímo do receptakulárního kanálku samice (Tierno de Figuroa et al. 2000; Zwick 2000). Zatímco u čeledi *Pteronarcyidae* musí samec přenést spermatofor k pohlavním útvarům samice (Zwick 2000).

#### **1.3.2 Základní charakteristika skupiny *Perloidea* (*Setipalpia*)**

Skupinu *Perloidea* nazýváme také *Setipalpia* nebo *Subulipalpia*. V tomto případě se jedná pouze o jiný název stejné skupiny. U skupiny *Setipalpia* je rozšířená redukce některých nebo všech částí epiproctálního aparátu. Role epiproctu při páření zůstává neznámá (Zwick 2000). Jak bylo popsáno výše u charakteristiky zástupců podskupiny *Systemognatha*, skupina

Setipalpia má oplození přímé (např. druh *Arcynopteryx compacta*, Perlodidae). K rozmnožování slouží specificky utvářené a modifikované pohlavní útvary u samic i samce. Pohlavní proces pozorován a doložen u rodů *Hydroperla*, *Afroperlodes* (Perlodidae) a *Sweltsa* (Chloroperlidae) (Tierno de Figueroa et al. 2000; Zwick 2000).

Monofylii skupiny Setipalpia potvrzuje masožravost všech larev čeledi této skupiny. Ústní ústrojí je komplexně utvářeno k lovu. Pomocí ústního ústrojí se snadno pošvatky diagnostikují i skrze další larvální znaky do čeledi a druhů (Zwick 2000).

Za možnou monofylií čeledi Perlidae a Perlodidae se považuje změna potravní preference k výrazné masožravosti larev. Larvy disponují zvětšeným základem maxilly. Posun potravní specializace vysvětluje přítomnost slepého střeva, které nikdy neměla původní (ancestrální) čeleď Chloroperlidae (Zwick 2000).

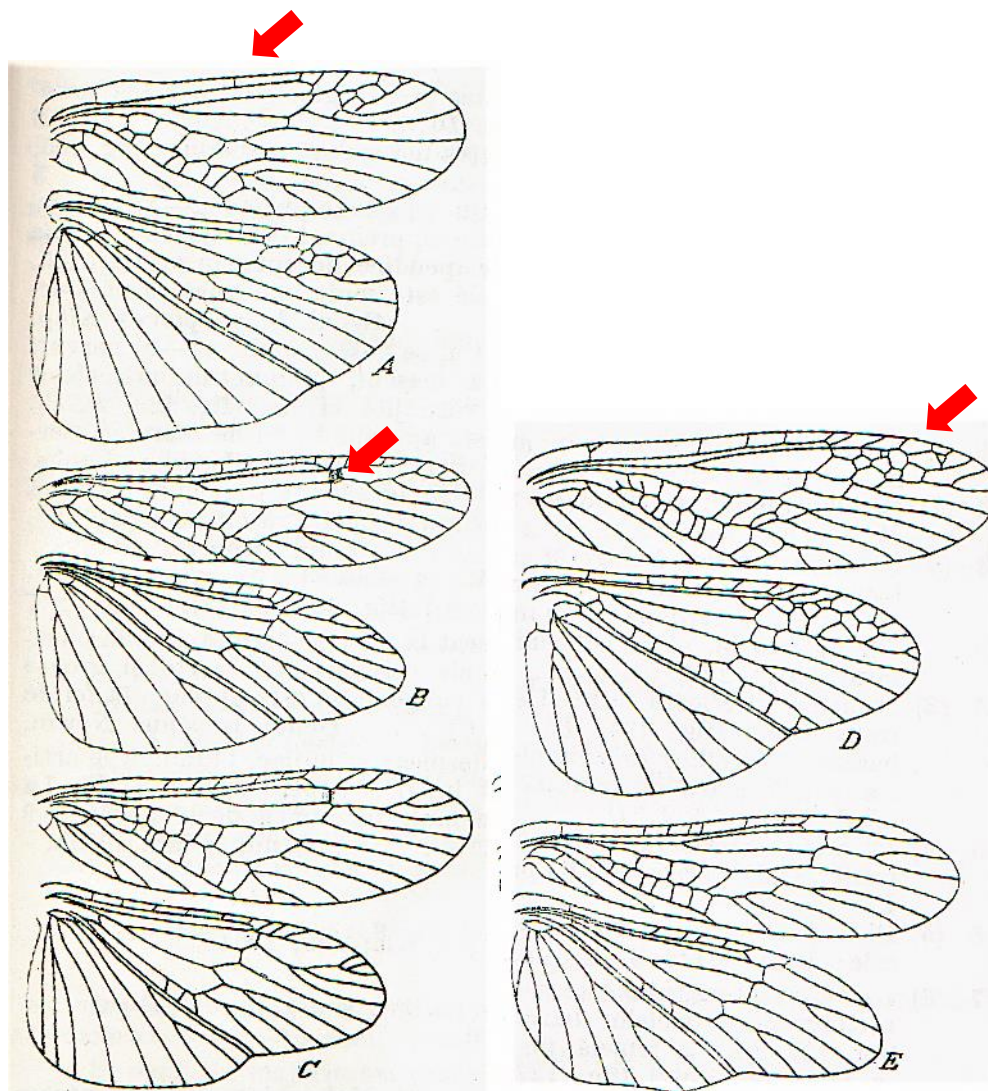
Vztah čeledi Chloroperlidae k čeledi Perlodidae je užší z důvodu přítomnosti kutikulárních fragmentů (acanthae) na mandibulách larev. Kutikulární fragmenty mohou sekundárně chybět např. u *Isoperlinae* (Perlodidae) (Zwick 2000).

### 1.3.2.1 Perlodidae

Některé morfologické znaky sdílí čeleď Perlodidae s čeledí Chloroperlidae (např. kutikulární fragmenty na mandibulách larev) (Zwick 2000). Správné zařazení do konkrétní čeledi, jedinců ze skupiny Setipalpia, umožňuje tvar křídel, jejich žilnatina a tvar pohlavních orgánů. Tyto důležité taxonomické znaky jsou klíčové pro určování do čeledi a pozdější determinaci do druhu (Kiss 1974).

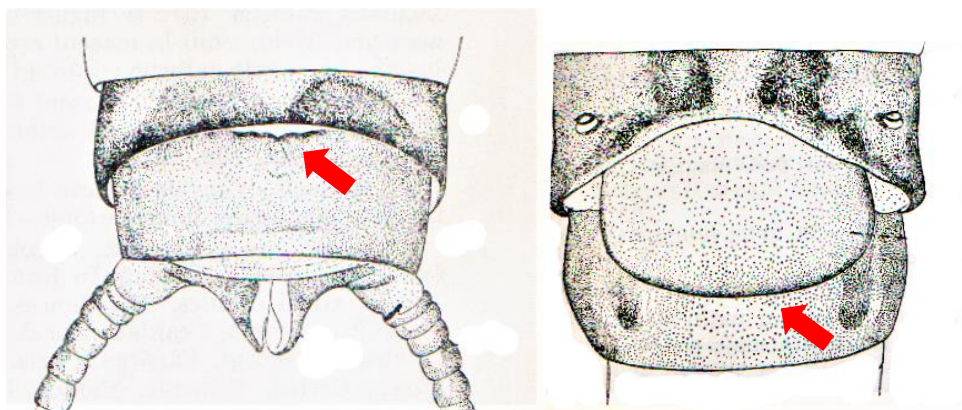
Tělo bývá dorzo-ventrálně zploštělé, zbarvené do tmavě hnědé nebo zelené barvy. Samci dorůstají menší velikosti než samice (Lillehammer 1988). Na konci chodidel mezi tarzálními drápkami nalezneme měkké vyboulené břicho zvané arolium. Tento znak sdílí s čeledí Perlidae (Zwick 2009). Imaga mohou nést žaberní pozůstatky, které postrádají chloridové buňky na rozdíl od larev (Zwick 2000).

Na předním křídle mezi žilkou C a  $R_1$  je pouze jedna nebo více transverzálních žilek, v druhém případě můžeme najít síť nepravidelných žilek v oblasti pterostigmy pt, nebo hnědou kouřovou skvrnu okolo transverzální žilky  $rs$  (viz Obrázek č. 2) (Kiss 1974). Anální oblast zadních křídel je dobře vyvinutá s rozvětvenými žilkami. Samice bývají makropterní a samci u některých druhů mikropterní (Lillehammer 1988).



Obrázek č. 2: Křídelní žilnatina zástupců čeledi Perlodidae (Kiss 1974)

Abdomen tvořený deseti články je zakončen segmentovanými cerky. Přítomné pohlavní orgány na abdomenu odlišují imaga od larev (Hynes 1977; Lillehammer 1988). Genitálie slouží jako další klíčový určovací znak s pozoruhodnou rozmanitostí tvarů (viz Obrázek č. 3) (Zwick 2009). Desátý tergít samce nemá prelungirální dorzální útvary s háčky. Subgenitální plát samice je dobře vyvinutý a široký (Kiss 1974).

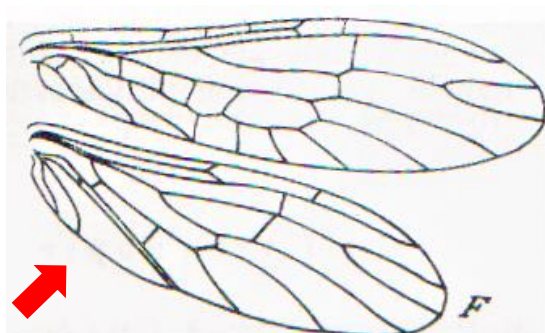


Obrázek č. 3: Samčí a samičí genitálie druhu *Perlodes microcephala* (Kiss 1974)

### 1.3.2.2 Chloroperlidae

Štíhlé tělo dospělců je obvykle světle zelené či žluté barvy. Abdomen zakončený cerky má někdy dorzální a laterální tmavé pruhy. Cerky nepřesahují délku abdomenu (Zwick 2000).

Anální pole zadního křídla se zredukovalo (viz Obrázek č. 4). Křídla oválného tvaru mají jednoduchou žilnatinu. Na hrudi jsou patrné švy tvaru U nebo W. Hrud' nese žaberní pozůstatky (Zwick 2000).



Obrázek č. 4: Žilnatina zástupců čeledi Chloroperlidae (Kiss 1974)

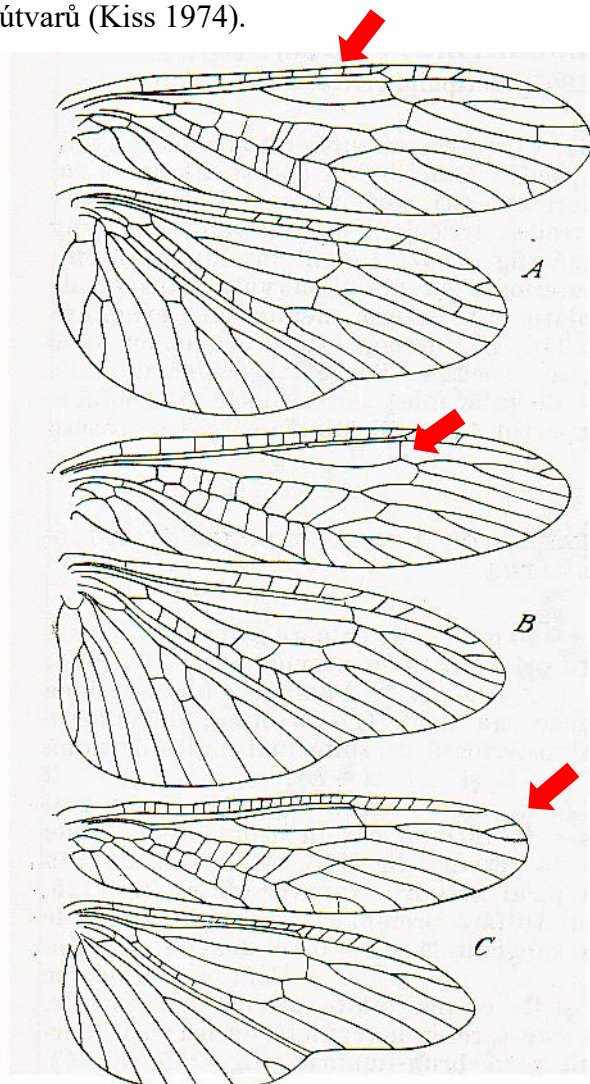
### 1.3.2.3 Perlidae

Dospělci z čeledi Perlidae dorůstají velkých rozměrů. Samice přerůstají samce. Tělo je mohutné, šedohnědé nebo černé doplněné žlutými skvrnami (Lillehammer 1988). Imaga mají zřetelné pozůstatky po žábrách (Zwick 2000).

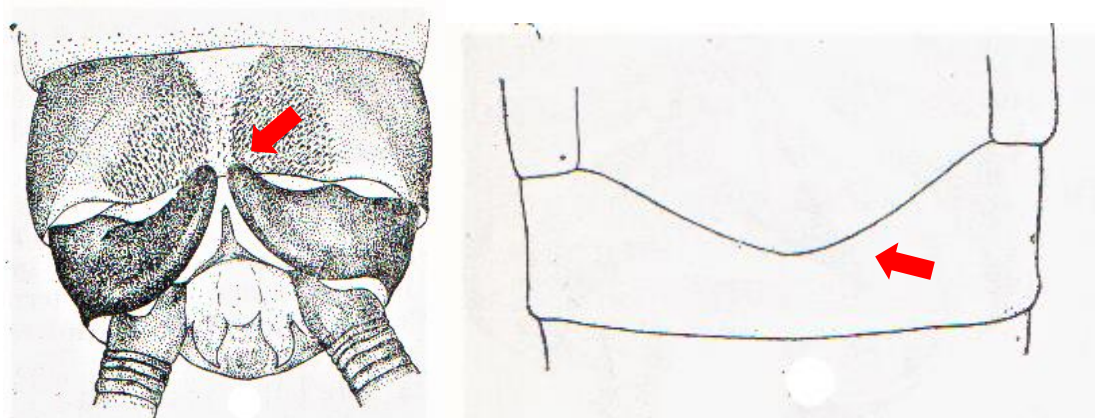
Charakteristickým znakem bývá žilnatina (viz Obrázek č. 5). Na předním křídle mezi žilkou C a  $R_1$  se vyskytuje několik transverzálních žilek, dále v oblasti pterostigma nepozorujeme síť nepravidelné žilnatiny (pouze u čeledi Perlodidae) a v neposlední řadě žilka  $rs$  nemá kouřově hnědou skvrnu (také jen u čeledi Perlodidae) (Kiss 1974).



Další determinační znak tvar genitálií (viz Obrázek č. 6) je u této čeledi patrný mírně konvexním tvarem u osmého sternitu samice nebo přítomností dvou prelungirálních samčích útvarů (Kiss 1974).



Obrázek č. 5: Žilnatina zástupců čeledi Perlidae (Kiss 1974)



Obrázek č. 6: Samčí a samičí genitálie druhu *Dinocras cephalotes* (Kiss 1974)



## 1.4 Potravní strategie pošvatek skupiny *Setipalpia*

Imaga potravu většinou nepřijímají (Fenoglio et al. 2010). Mnohdy konzumují potravu pouze v podobě pylu, sinic a lišejníků. Dospělí jedinci velkých druhů pošvatek pijí pouze vodu (Fochetti & Tierno de Figueroa 2008).

Během vývoje se potravní preference může měnit. Raná stádia larev se živí převážně detritem, posléze rostlinnými zbytky, a nakonec se z larvy stává predátor. Ukázkovým příkladem je druh *Isoperla sudetica*, který je zařazen jako predátor. Potrava se mění v závislosti na velikosti těla. Nezáleží na fotoperiodě ani na teplotě vody. Teplota vody ovlivňuje potravní preferenci nepřímo tím, že urychluje růst těla (Bottová et al. 2013).

Larvy většiny druhů pošvatek označujeme za drtiče (*shredders*), preferující hrubý organický materiál. Tyto larvy požívají rostlinné zbytky a rozsivky (Fenoglio et al. 2010; Townsend et al. 2010). Sběrači (*collectors*) se živí jemným organickým materiálem, na dně toku nebo unášeným proudem (Townsend et al. 2010). Rané instary čeledí Chloroperlidae a Perlodidae lze označit jako sběrače. Seškrabáváním řas a rozsivek z pevného povrchu se živí škrabači (*scrapers*) mezi ně řadíme některé zástupce z čeledi Pteronarcyidae (Lopez-Rodriguez 2010). Velké larvy čeledí Perlidae, Perlodidae a Chloroperlidae se řadí mezi predátory (Zwick 2000). Jedinci z těchto čeledí aktivně loví svou kořist a mají bohaté spektrum lovené kořisti (Fenoglio et al. 2010), dokonce mnohdy přijímají i rostlinnou potravu (Bottová et al. 2013).

Larvy čeledí Perlidae a Perlodidae nejčastěji vyhledávají zástupce čeledi Chironomidae. Dále loví jepice (Ephemeroptera), chrostíky (Trichoptera) ale i jiné pošvatky (Plecoptera) (Fenoglio et al. 2010).

## 1.5 Životní cyklus

Délka a rychlost životního cyklu je druhově specifická (Bottová et al. 2013). Délku a rychlost životního cyklu ovlivňují abiotické faktory, ty sehrávají klíčovou roli ve změnách konkrétní fáze životního cyklu (Flannagan & Cobb 1991).

### Páření

U pošvatek se vyskytuje proteandrie. První metamorfovaní samci (Thorp et al. 2008) aktivně vylétávají od místa své emergence několik metrů i přes jejich špatnou schopnost letu (Winterbourn 2007; Finn & Poff 2008). Největší aktivita pošvatek nastává po setmění. Pošvatky směřují veškeré chování k vyhledání partnera a k tomu jim slouží zvukové signály (bubnování) (Taylor et al. 1998). Jako první šíří zvukové signály samice a její konkurentky, posléze na toto

vábění odpovídá samec (Boumans & Johnsen 2015). Prostřednictvím zvukových signálů se pošvatky dorozumívají, je to prostředek jejich vzájemné komunikace (Zwick 2000).

Vábění se liší různými intervaly, fází, intenzitou (Tierno de Figueroa et al. 2000), délkou a frekvencí (Boumans & Johnsen 2015). Zvukové signály jsou druhově specifické a slouží k identifikaci příslušného druhu. Vábění umožňuje samci najít samici téhož druhu (Tierno de Figueroa et al. 2000), což může být snadné, protože zralé larvy obou pohlaví se před emergencí seskupují dohromady. Larvy samic přestanou přijímat potravu, zatímco larvy samců se krmí dál a metamorfují dříve než samice. Společné agregace vytváří imaga pouze ojedinele (Taylor et al. 1998).

Samec, který reagoval na vábění samice, pevně uchopí samici a opakovaně se s ní páří (Yoshimura et al. 2003). Hlava a hrud' samce leží na samici a abdomen stáčí pod ni. Samice nese váhu samce po delší dobu, a proto přírodní výběr favorizuje větší a mohutnější samice. Obě čeledi Perlidae i Perlodidae disponují výrazným pohlavním dimorfismem (Taylor et al. 1998).

Reprodukční úspěch se odvíjí od nalezení partnera a správného načasování kopulace. Jedinci mohou kopulovat hned po emergenci nebo pár dní poté. První efektivní páření u samic připadá na 7.-26. den, zatímco u samců je to 7.-16.den po emergenci (Yoshimura et al. 2003).

## **Kladení vajíček**

Samice mohou naklásť během dne až 6 shluků vaječných snůšek. Počtem se snůšky liší, jsou variabilní. Každá vaječná snůška čítá okolo 15 až 365 vajíček. Samice mohou celkově naklásť na vodní hladinu 55-700 vajíček (Tierno de Figueroa et al. 2000; Yoshimura et al. 2003). Vajíčka chrání před stržením upevňovací mechanismy. Vajíčka jsou tímto způsobem přichycena na substrát u dna (Hynes 1977).

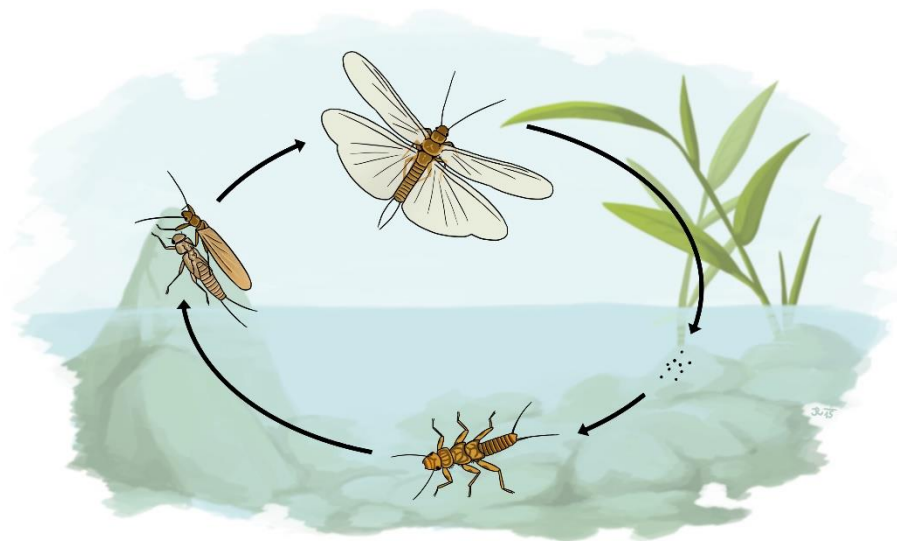
## **Vývoj larvy**

Z vajíček se líhnou larvy (viz Obrázek č. 7). Larvální vývoj je nejdelší fází v životním cyklu pošvatek. Larvy ve vodním prostředí procházejí několika vývojovými stupni neboli larválními instary (Bottová et al. 2013; Hynes 1977).

Rané instary nesou schoulené, čisté a průhledné tegminy. Tegminy ranných instarů nemají svaly, kloubní připojení a jsou zcela nepohyblivé, tvořené dermálním epitelem. Zralým larvám se tegminy vyvíjejí a mění. Před emergencí do postupně blednoucích tegmin prostupuje

z thoraxu tkáň. Následuje vývoj křídelní žilnatiny, ta je zprvu zvlněná. Křídla tmavnou a po 12 hodinách se objevují po emergenci první dospělí jedinci (Zwick 2000; Zwick 2009).

Larvy s podobnými potravními nároky snižují konkurenci různým načasováním emergence. To jim umožňuje spolu koexistovat a nekonkurovat si v potravní nabídce (Lillehammer 1988). Navíc v průběhu larválního vývoje se potravní preference mění. Různá stadia larev upřednostňují jiný typ potravy (detrit, rostlinné zbytky, pyl, živočichové) (Bottová et al. 2013).



Obrázek č. 7: Životní cyklus pošvatek (Orig.: Jana Růžičková 2015)

### 1.5.1 Emergence

Metamorfující larvy procházejí obdobím zvaným emergence, kdy se z vodního stadia larev stávají dospělí terestriční jedinci (Lillehammer 1988). Emergence probíhá nejčastěji v jarních a letních měsících (květen, červen, červenec) (Parks et al. 2011).

Jakmile se setmí, začnou seskupené zralé larvy svlékat larvální kutikulu (Flannagan & Cobb 1991; Zwick 2000). Tímto způsobem minimalizují predáční riziko (Parks et al. 2011). Pro predátory (např. pavouci, střevlíci, ještěrky, ptáci i netopýři) jsou emergující pošvatky ve skupinách snadnou kořistí (Paetzold & Tockner 2005; Taylor et al. 1998). Emergující larvy zakončí proměnu protržením hřbetní strany svlečky (exuvie). Exuvie mohou být i ve vzdálenosti několika metrů od toku na různých předmětech. Svlečky druhu *Hesperoperla pacifica* nalzáme ve vzdálenosti 11 metrů. Z exuvie se uvolňuje nejprve hrud', hlava a poté abdomen. Křídla osychají ve vzpřímené poloze nad hrudí. Posléze můžou imaga odletět na

jinou lokalitu nebo zůstat v místě své emergence. Proteandričtí samci čekají na samice v okolní vegetaci nebo na kamenech, aby uzavřeli cyklus a rozmnožili se (Lillehammer 1988).

Imaga jen zřídka tvoří společné agregace. Seskupené imaga lze najít pouze u potravy, při páření a u odpočinku (Lillehammer 1988; Paetzold & Tockner 2005).

Samice i samci vykazují dvě strategie trade off. První možností je vložit energii do maximální velikosti těla a plodnosti nebo v druhém případě minimalizovat predaci menším a pohyblivějším tělem (Taylor et al. 1998). Velikost těla posledního instaru ovlivňují tři faktory (larvální vnitrodruhová konkurence, predační tlak ryb a načasování emergence) (Taylor et al. 1998).

### 1.5.2 Generační doba

Abiotické faktory určují počet generací během jednoho roku neboli voltinismus (Lillehammer 1988). Semivoltinní pošvatky mají dvouletý (i více letý) vývojový cyklus, zatímco univoltinní pošvatky mají jednorocní vývojový cyklus neboli jednu generaci během roku (Petrin 2011; Bottová et al. 2013). Jednorocní životní cyklus pozorujeme zejména u menších zástupců čeledi Perlodidae (Fenoglio et al. 2010).

Vajíčka druhů s jednorocním životním cyklem procházejí krátkou inkubací během léta, kdy na podzim se líhnou a rostou v období podzim, zima a na další rok dozrávají. Nebo vajíčka procházejí dlouhou inkubací během zimy a líhnou se na jaře, kdy následuje rychlý larvální růst během léta (Lillehammer 1988). Příklady druhů s jednorocním životním cyklem: *Isoperla curtata*, *Isoperla grammatica*, *Perlodes microcephalus* (Haidekker & Hering 2008; Lillehammer 1988; López-Rodríguez et al. 2009).

Druhy s dvouročním a víceletým životním cyklem mají vajíčka podstupující diapauzu během první zimy. Vývoj vajíček trvá osm až deset měsíců a líhnou se v prvním létě. Larvy procházejí larválními instary a emergují na jaře následujícího roku (Lillehammer 1988). To splňují druhy *Dinocras cephalotes*, *Perla marginata*, *Perla bipunctata* (Haidekker & Hering 2008; Sanz et al. 2014).

### 1.5.3 Dormance

Za nepříznivých podmínek vstupují některé larvy nebo vajíčka do období diapauzy. Abiotické faktory vyvolávají v organismu pošvatek pozitivní nebo negativní reakce na daný faktor. Pokud se teplota snižuje, doba larválního vývoje se prodlužuje. Negativní odezva organismu se tedy projeví delším larválním vývojem s možnou diapauzou. Druhy negativně reagující na snižování

teploty jsou *Dinocras cephalotes* a *Isoperla difformis*. Vajíčka druhu *Dinocras cephalotes* vyžadují teplotu vody pro zahájení vývoje 10-12 °C a líhnou se při teplotě 16-20 °C. Sníží-li se teplota vody na 8 °C a méně vstoupí vajíčka do období diapauzy (Haidekker & Hering 2008; Lillehammer 1988).

## 1.6 Abiotické faktory ovlivňující životní cyklus

Na daném stanovišti působí na organismy souhrn faktorů. Faktory působí společně a současně. Souhrn faktorů, působících na organismus, ovlivňuje jeho fyziologickou odpověď. Ta rozhoduje, zda jsou na lokalitě vhodné podmínky pro život (Townsend et al. 2010). Pošvatky patří mezi citlivější taxony (Tchakonté et al. 2015). Úzké rozmezí tolerance k daným faktorům ovlivňuje jejich geografickou distribuci a abundanci (Helešic 2001; Li et al. 2013).

Faktory ovlivňující životní cyklus pošvatek rozdělujeme na abiotické a biotické (Townsend et al. 2010). Mezi nejsledovanější faktory patří teplota, světlo, pH a obsah rozpuštěného kyslíku. Dále se měří rychlost proudu, výskyt organických a anorganických látek a těžké kovy (Bottová et al. 2013; Tchakonté et al. 2015). Biotickými faktory jsou vnitrodruhová a mezidruhová konkurence, predace aj. (Townsend et al. 2010).

### Teplota

Obecně se teplota považuje za jeden z klíčových faktorů. Teplota významně ovlivňuje všechna období v životním cyklu pošvatek (Bottová et al. 2013). Příkladem může být urychlený larvální vývoj při vyšších teplotách. Při zvyšující se teplotě se larva vyvíjí rychleji, rychlost růstu se však nemění (Townsend et al. 2010), a proto výsledná velikost těla je malá (Parks et al. 2011). Zvyšující se teplota ovlivňuje délku životního cyklu (zkracuje ho) (Krno et al. 2013).

O průběhu embryonálního vývoje, larválního růstu, diapauzy a emergence rozhoduje teplota (Bottová et al. 2013; Rotvit & Jacobsen 2013). Ta určuje i poměr pohlaví (Thorp et al. 2008). Za reprodukčním úspěchem stojí rovněž teplota, jelikož urychluje zrání a načasování emergence (Yoshimura et al. 2003). To dokazuje závislost pošvatek na vnějších zdrojích tepla, od teploty se odvíjí i rychlost metabolismu. Pošvatky proto označujeme jako ektotermní živočichy (Townsend et al. 2010).

Vajíčka chladnomilných druhů (stenotermních) mají adaptace na nízké teploty. Funkce enzymů nenarušují nízké teploty, naopak funkčnost enzymů je při nízkých teplotách efektivnější. U některých druhů při nízkých teplotách vajíčka vstupují do období diapauzy např. *Perlodes microcephalus*, *Isoperla difformis* (Perlodidae) a *Dinocras cephalotes* (Perlidae)

(Haidekker & Hering 2008). Některé druhy pošvatek mohou snést mnohem nižší teploty vody. Jejich larvální vývoj probíhá i při nízkých teplotách. Tyto larvy nevstupují do období diapauzy. Prahová hodnota je 0 °C pro vývoj larev (Fenoglio et al. 2010) a 5 °C pro let. Nízké teploty omezují i letovou aktivitu pošvatek (Finn & Poff 2008).

## **Světlo**

Fotoperioda a teplota spolu úzce souvisí. Jejich kombinace ovlivňuje zrání a líhnutí vajíček, průběh larválního růstu a emergenci (Flannagan & Cobb 1991). Počet larválních instarů, larvální diapauzu a emergenci reguluje délka fotoperiody (Fenoglio et al. 2008; Bottová et al. 2013). Některé druhy pošvatek se řídí zkracováním fotoperiody, která signalizuje příchod zimy. Krátká fotoperioda v nich vyvolává fyziologickou odpověď a organismus se připravuje vstoupit do období diapauzy (Townsend et al. 2010).

## **Kyslík**

Dostupnost rozpuštěného kyslíku je naprosto klíčová (životně nezbytná) pro vodní organismy. Koncentrace rozpuštěného kyslíku udává charakter sladkovodního společenstva. Koncentrace kyslíku se mění v závislosti na dýchání organismů, atmosférické výměně, změně tlaku a teploty a přítoku podzemní vody (Connolly et al. 2004).

Teplota úzce souvisí s dostupností kyslíku ve vodním sloupci. Vyšší teploty znamenají vyšší dechovou frekvenci organismů a tím nepřímo regulují koncentraci dostupného kyslíku ve vodním sloupci (Rotvit & Jacobsen 2013). Se zvyšující se teplotou vzrůstá spotřeba kyslíku organismy kvůli jejich biologické aktivitě. To výrazně ochuzuje vodní sloupec o dostupný rozpuštěný kyslík (Sharma & Rawat 2009). Nízkou koncentrací kyslíku trpí zejména organismy dolních částí toku (prohřáté, pomalu tekoucí vody) (Townsend et al. 2010).

Kyslíku bývá ve vodě často nedostatek. Do vody se atmosférický kyslík dostává velmi špatně, difunduje pomalu (Townsend et al. 2010). Proto má řada organismů specializované dýchací orgány. Pomocné respirační orgány (žábry larev pošvatek) usnadňují organismu vyrovnávat se s měnící se koncentrací kyslíku ve vodě (Townsend et al. 2010).

Koncentrace kyslíku ve vodě stoupá během dne v důsledku fotosyntézy vodních rostlin a v noci klesá kvůli respiraci. Kolísání koncentrace kyslíku ve vodním sloupci odráží hustotu, velikost a strukturu vodních rostlin. Vodní rostliny regulují cirkulaci vody a atmosférickou výměnu (Teixeira et al. 2014).

## pH

Nižší hodnoty pH u většiny pošvatek nevyvolávají fyziologické změny. Většina pošvatek má toleranci ke kyselému prostředí, jelikož se adaptovali na nízké hodnoty pH. Některé pošvatky dokážou flexibilně přizpůsobit své potravní návyky (drtič, spásač, aj.). Potravní preference se může přizpůsobovat daným podmínkám nebo zůstává mnohdy stejná. Mnohem častěji pozorujeme podél měnicího se gradientu pH změny v reprodukci, voltinismu a stanoviště. Pošvatky kyselých lokalit charakterizuje malé tělo, rychlý životní cyklus a rychlá reprodukce. Naopak na zásaditých lokalitách nalezneme pošvatky s velkým tělem, pomalým životním cyklem, s účinnějším metabolismem a vyšší konkurenceschopností (Petřin 2011).

Abundance vodních bezobratlých ubývá s postupně klesající hodnotou pH. Jedná se například o pošvatky, chrostíky, jepice, měkkýše a korýše (Horecký et al. 2006). Vlivem nízkého pH vzrůstá koncentrace rozpuštěných kovů ve vodním sloupci. Rozpuštěné kovy dále tvoří na substrátech kovové sraženiny. Souvislé povlaky sraženin kovů nepředstavují takovou hrozbu jako jejich vysoké koncentrace ve vodním sloupci. Pasivní příjem a akumulace těchto nebezpečných kovů (železo, hliník, mangan, kadmium a zinek) ohrožuje vodní organismy (např. poruchy vidění, poruchy s výživou, ucpání žaber) (DeNicola & Stapleton 2002).

## Rychlost proudění vody

Hydraulické vlastnosti toku se odráží od jeho morfologie a prostorového uspořádání. Hydraulické parametry se v jednotlivých úsecích toku liší a udávají charakter stanoviště. Jde o rychlost proudu, hloubku a velikost substrátu. Dohromady tvoří podél toku mozaiku s různými fyzikálními vlastnostmi a nabízí příznivé nebo nepříznivé podmínky pro organismy (Pastuchová et al. 2008).

Vysoká abundance vodních organismů se objevuje v lokalitách se střední hodnotou rychlosti proudění. Obecně pošvatky upřednostňují čistý tok se šterkovitým substrátem a peřejemi s vyšší rychlostí proudu (Pastuchová et al. 2008).

## Nadmořská výška

Nadmořská výška spolu s topografií a zeměpisnou šířkou určují druhovou bohatost pošvatek. Celková biodiverzita organismů klesá od rovníku k pólům (Bojková et al. 2012; Shah et al. 2015). Zatímco s vyšší nadmořskou výškou se projevuje opačný kladný nárůst biodiverzity zejména pošvatek (Bojková et al. 2014). Toky vyšších nadmořských výšek poskytují pošvatkám příznivé podmínky, tj. čisté, chladné, rychle tekoucí vody s dostatkem rozpuštěného

kyslíku (Bojková et al. 2014; López-Rodríguez et al. 2009). Navíc tyto lokality bývají méně zasaženy lidskou činností a nabízí tak pošvatkám kvalitní podmínky pro růst a vývoj larev (Bojková et al. 2014).

Vlivem lidské činnosti (úprava koryt, znečištění, aj.) byli stanovištní specialisté eliminováni. Zástupci tolerantnějších druhů se přesunuli do vyšších nadmořských výšek. Zatímco citlivější druhy (stanovištní specialisté) podleli extinkci, tak zástupci odolnějších druhů (generalisté) a nepůvodní druhy se hojně rozšířili. Došlo ke změně druhového složení a distribuci podél gradientu toku s narůstající nadmořskou výškou (Bojková et al. 2014).

Dalším faktorem, který vede pošvatky do vyšších nadmořských výšek, je změna klimatu. Chladnomilné stenotermní druhy vytlačuje z nižších nadmořských výšek zvyšující se teplota (Tierno de Figueroa et al. 2010).

## **2. Projekt Ritrodat**

Projekt Ritrodat vznikl v roce 1976 pod vedením profesora Gernota Bretschka. Zázemím výzkumného projektu byla biologická stanice Limnologického institutu Rakouské akademie věd v Lunzu (viz Obrázek č. 8). Program měl objasnit funkční vztahy v toku a prozkoumat ekologické vztahy a vazby uvnitř lotických ekosystémů. Projekt zahrnoval cílené dlouhodobé pozorování toku, měření hydrologických parametrů, analýzu získaných dat, vzorkování emergujícího hmyzu (aj. mikrobiálních, bentických společenstev), studium morfologie koryta a stavu sedimentu. Získaný materiál za období 25 let stále slouží k výzkumu řadě odborníků. Projekt dal vzniknout desítkám publikací, které proslavili Biologickou stanicí v Lunzu (Schmid-Araya & Schmid 1995; Wagner & Leichtfried 2003).

V rámci stometrového úseku potoku Oberer Seebach našli 569 druhů bezobratlých a 6 druhů ryb (Schmid-Araya & Schmid 1995). Nadprůměrná druhová diversita se týkala zejména skupin Crustacea, Chironomidae, Trichoptera, Ephemeroptera, Plecoptera atd. (Wagner & Leichtfried 2003).





Obrázek č. 8: Biologická stanice v Lunzu (Rakousko) (Foto: Bočková 2018)

## 2.1 Cíle práce

Předchozí bakalářská práce vypracovaná formou literární rešerše je podkladem pro následující studii (diplomovou práci). Obě práce slouží k doplnění rozsáhlého projektu Ritrodat. Cílem diplomové práce bude:

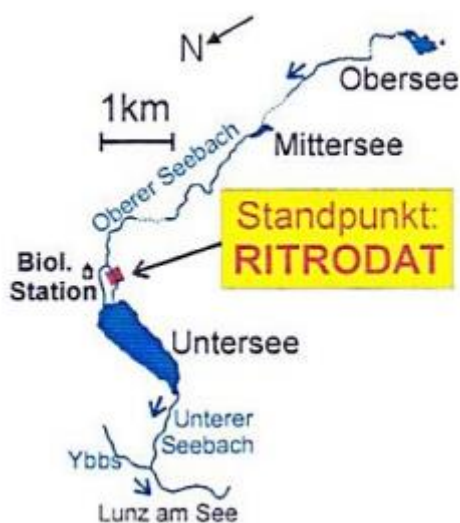
- provést determinaci pošvatek skupiny *Setipalpia* na nejnižší možnou taxonomickou úroveň
- vyhodnotit základní charakteristiky emergence
  - načasování a délku emergence
  - teplotu vzduchu při nástupu emergence
  - poměr pohlaví emergujících jedinců
  - změny druhové struktury společenstva

### Hypotézy diplomové práce:

- hloubka vody (zaplavení pasti) a teplota vzduchu při emergenci jednotlivých druhů se liší
- začátek emergence a poměr pohlaví jednotlivých druhů se liší
- struktura populace pošvatek se v průběhu let 1982–2005 změnila

## 2.2 Popis lokality

Potok Oberer Seebach (47°15'N, 15°04'E) (viz Obrázek č. 9) druhého řádu pramení v rakouských Alpách u jezera Obersee. Nad obcí Lunz am See, kterou potok protéká, se nacházejí dvě průtočná jezera Mittersee a Untersee. Dále po proudu potok Oberer Seebach vytváří levostranný přítok do řeky Ybbs. Obec Lunz am See (Dolní Rakousko) se nachází ve vzdálenosti 100 km jihozápadním směrem od Vídně. Biologická stanice byla postavena 500 m od studovaného toku (Wagner & Leichtfried 2003).



Obrázek č. 9: Potok Oberer Seebach (Wagner & Leichtfried 2003).

Zkoumaný úsek potoka (100 m) ve výšce 600 m n. m. leží na vápencovém podloží. Vápencové podloží ovlivňuje pH toku do mírně zásaditého charakteru (pH 7-9). Vlivem podzemní vody zůstává teplota toku během roku poměrně konstantní s nepatrnými výkyvy (Wagner & Leichtfried 2003). Aluviální štěrky a štěrkopíský utváří dno koryta. V hyporeálu se vyskytuje řada druhů organismů a vodních larev díky vysokému obsahu kyslíku (Wagner & Bretschko 2002).

Na zkoumané lokalitě rostou převážně jehličnaté stromy. Jmenovitě druhy smrk ztepilý (*Picea abies*), modřín opadavý (*Larix decidua*), borovice lesní (*Pinus sylvestris*) a listnatý buk lesní (*Fagus sylvatica*). Studovanou oblast potoka nepostihl téměř vliv lidské činnosti (viz Obrázek č. 13) (Wagner & Leichtfried 2003).



Obrázek č. 10: Studovaný úsek potoka Oberer Seebach (Foto: Zetochová 2018)

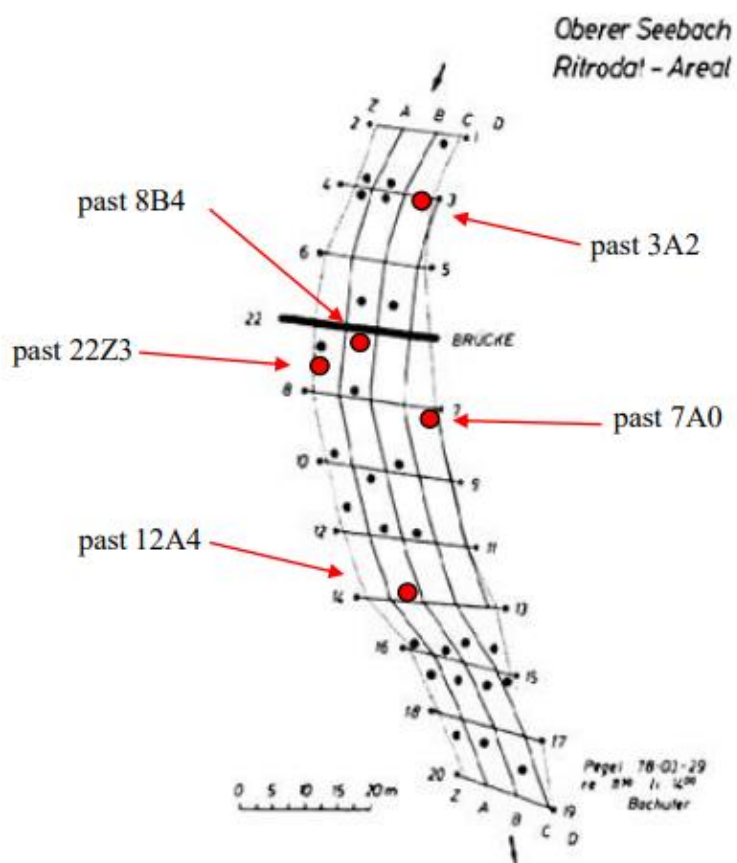
### 3. Metodika

V rámci projektu Ritrodat byly získány za období 1978-2005 vzorky bentosu a emergujícího hmyzu (Wagner & Leichtfried 2003). Vzorky byly archivovány a následně uloženy v Limnologickém institutu do roku 2012, kdy byly převezeny na Katedru zoologie PřF v Olomouci po dohodě Dr. Marie Leichtfried a RNDr. Vladimíra Uvíry, Dr. Od roku 2012 probíhá spolupráce s prof. Leopoldem Fürederem z univerzity v Innsbrucku a nashromážděný materiál zpracovává mnohočlenný pracovní tým. Součástí projektu jsou mnohé studie, bakalářské, diplomové a doktorandské práce.

#### 3.1 Terénní odběry

Sít' ocelových lan s rozměry 5x5 m, umístěné nad zkoumaným úsekem potoka, umožňovala přesnou lokalizaci emergenčních pastí. Orientaci usnadňovalo označení lan písmeny a čísly. Lana rozestavená po směru proudění byla označena písmeny, zatímco lana kolmá na směr proudění měla čísla. Tato sít' sloužila k snadné detekci zvoleného místa pro měření a odběr vzorků (viz Obrázek č. 11). Nad soustavou ocelových lan bylo speciální rameno s přístroji měřící teplotu vody a vzduchu, vzdušnou vlhkost, tlak vzduchu, intenzitu slunečního záření aj. (Wagner & Leichtfried 2003).





Obrázek č. 11: Umístění jednotlivých pastí (Stummer 1982)



Obrázek č. 12: Studovaný úsek, kde byly umístěné emergenční pastí (Foto: Zetochová 2018)

Umístění pastí pokrývalo širokou škálu habitatů např. hlubší vody, mělčiny, šterkové náplavy. V rámci projektu se za celé období počet rozmístěných pastí měnil. Ve vytyčeném úseku bylo až na 30 rozmístěných pastí (Wagner & Leichtfried 2003).

### 3.2 Emergenční past

Do zkoumaného úseku toku byla rozmístěna odběrová zařízení zvaná emergenční pasti. Kovová konstrukce pasti tvaru pyramidy je masivní a těžká (viz Obrázek č. 13). Odplavení proudem zabraňuje váha konstrukce a upevnění zajišťovacími kolíky do říčního dna. Otevřená báze pasti umožňuje volný průchod emergujícím hmyzu. Rovnostranný trojúhelník s rozměry 54 x 54 x 40 cm pokrývá plochu 1 000 cm<sup>2</sup>. Stěny trojúhelníku tvoří síť chránící emergující hmyz před predací a zároveň neovlivňuje proudové podmínky (Waringer 1986). Past zakončuje plastová nádoba s fixační tekutinou (ethylenglykol). Zralé larvy opouští hyporeál a lezou po vnitřní straně pasti, kde se svlékají. Vylétající imaga jsou následně zachycena v plastové nádobě s fixační tekutinou (Stummer 1982).

Z plastových nádob se pravidelně odebírá nachytaný materiál. Pro dlouhodobou archivaci slouží 80 % ethanol. Při každém vyjmutí nádoby se označí místo, datum, čas, výška hladiny a teplota vody (Wagner & Leichtfried 2003).



Obrázek č. 13: Emergenční past (Foto: Strnad 2018)

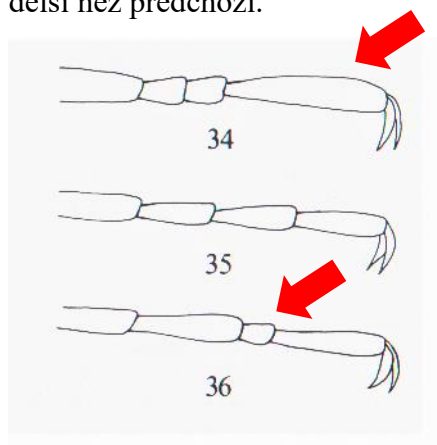
Při vzorkování se zohledňovalo zaplavení pasti. Kategorie: 1 – suchá, 2 – zvodnělá, 3 – zcela zaplavená. Ne každá past byla po celou dobu projektu v provozu. Tato diplomová práce zahrnuje zpracování pastí: 16A2, 12A4, 7A0, 8B4 a 22Z3. Pasti 12A4 a 7A0 bývaly většinou zatopené. Past 8B4 reprezentuje suchou past. U pastí 22Z3 a 16A2 hladina vody silně kolísala.

### 3.3 Laboratorní zpracování vzorků a determinace

#### 3.3.1 Determinace do řádu a čeledí

Práce v laboratoři zahrnovala zpracování vzorků z pastí 16A2, 12A4, 7A0, 8B4 a 22Z3. Nejprve jsem provedla determinaci vzorků na úroveň řádů (Plecoptera, Ephemeroptera, Trichoptera, Diptera, ...) a následně na úroveň čeledí. K determinaci pošvatek do čeledí slouží tyto rozlišovací znaky: křídelní žilnatina a poměr délek tarzálních článků.

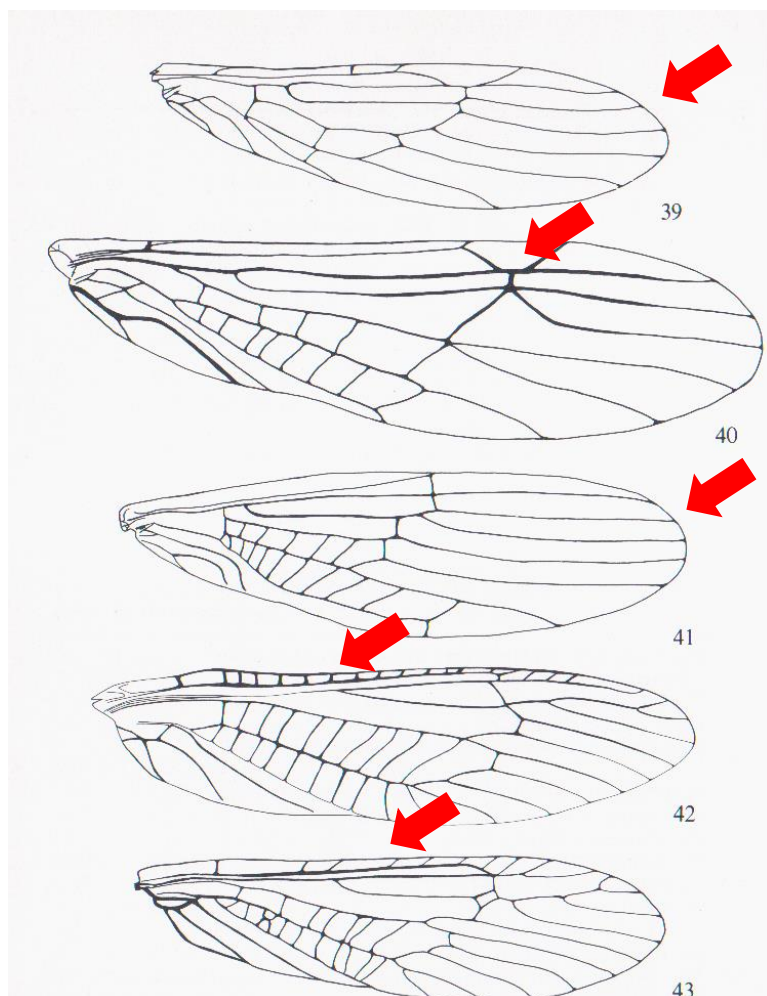
Podle tarzálních článků můžeme pošvatky rozdělit do pomocných tří skupin (viz Obrázek č. 14). Zástupci čeledí první skupiny mají vždy prostřední tarzální článek nejkratší. Zbylé dva články tedy 1. a 3. jsou vždy delší. Jedná se o čeledě Leuctridae, Capniidae a Nemouridae. Druhá skupina čítá naši cílenou skupinu Setipalpia, tedy čeledě Perlidae, Perlodidae a Chloroperlidae. Zástupci těchto čeledí mají poslední třetí tarzální článek nejdelší. Zbylé dva články jsou výrazně kratší. Poslední skupinu představuje čeleď Taeniopterygidae, jejíž zástupci mají přibližně stejně dlouhé tarzální články. Následující článek může být o něco delší než předchozí.



Obrázek č. 14: Tarzální články, 34: Perlodidae, Perlidae a Chloroperlidae, 35: Taeniopterygidae, 36: Nemouridae, Leuctridae a Capniidae (Lillehammer 1988)

Výrazná žilnatina konkrétních čeledí napomáhá snadné determinaci (viz Obrázek č. 15).





Obrázek č. 15: Křídelní žilnatina, 39: Capniidae, 40: Nemouridae, 41: Leuctridae, 42: Perlidae, 43: Perlodidae (Lillehammer 1988)

### 3.3.2 Determinace na nejnižší taxonomickou úroveň

Determinace pošvatek do druhů byla prováděna na základě srovnávání morfologie kopulačních znaků, křídelní žilnatiny, ústního ústrojí a kresby na těle. Vycházela jsem z publikace zvané *Fauna republicii socialiste romania, Insecta (PLECOPTERA)* (Kiss 1974).

### 3.4 Statistické metody zpracování dat

Pro analýzu byly použity tyto modely: zobecněné lineární smíšené modely s gamma distribucí (program R 3.4.3.) a model mnohorozměrná analýza s interaktivní forward selection (klasická i parciální) (program Canoco 5.01). Statistické vyhodnocení výsledků bylo provedeno pomocí programů Canoco 5.01 a R 3.4.3.

Vysvětlující proměnné (program R 3.4.3.):

- a) Kovariáta: den v roce (potažmo měsíc v roce)
- b) Hlavní vysvětlující proměnné: past, pohlaví, čeled'
- c) Ostatní vysvětlující proměnné: rok, průměrná hloubka, kvalitativní hloubka na dané pasti, teplota vzduchu, teplota potoka aj.

Většina druhů emerguje v letním období. Připravené pasti zachytí během letních měsíců mnohem více emergujících jedinců než v zimě. Intervaly sběru materiálu se během roku liší. Od dubna do října se vybíraly pasti 1 – 2x týdně, zatímco zbylé měsíce pouze 1 – 2x měsíčně. Proto analýzu dat komplikuje faktor nejednotného a nepravidelného vybírání pastí (Waringer et al. 1986). Aby nedošlo k nadhodnocení letních abundancí, vlivem častějšího vybírání pastí, byl zvolen 14 – denní interval pro následnou analýzu. Jelikož chceme porovnávat biologická data s environmentálními faktory, je nutné i u těchto faktorů začlenit 14 – denní intervaly. U některých faktorů, měřených každý den, byl spočítán průměr naměřených hodnot zaznamenaných během 14 dnů (např. teplota vody). Zatímco u faktorů měřených nepravidelně byl proveden přepočítání na každý den a spočítán jejich průměr za 14 dnů (příkladem může být hloubka vody). U všech druhů a jejich pohlaví se upravil stejně dlouhý interval odběru (14 dní). Následně se k abundancím přičetla polovina nejnižšího nenulového měření (aby se dalo pracovat s gamma distribucí). Následně se zlogaritulovalo podle vzorečku  $\ln(x+1)$ .

## 4. Výsledky

Ve sledovaném období 1982–2005 bylo zachyceno 2 186 jedinců pošvatek podřádu *Setipalpia* do pěti emergenčních pastí. Tyto pasti (16A2, 12A4, 7A0, 8B4 a 22Z3) odlišuje faktor, zaplavenosti pastí. Z tabulky č. 1 je patrné, že nejvíce jedinců zachytila past 16A2 (rozkolísaná vodní hladina). Naopak nejméně jedinců bylo odebráno z pasti 7A0 (zatopená past). Počty jedinců jednotlivých čeledí podřádu *Setipalpia* jsou uvedeny níže v tabulce č. 1.



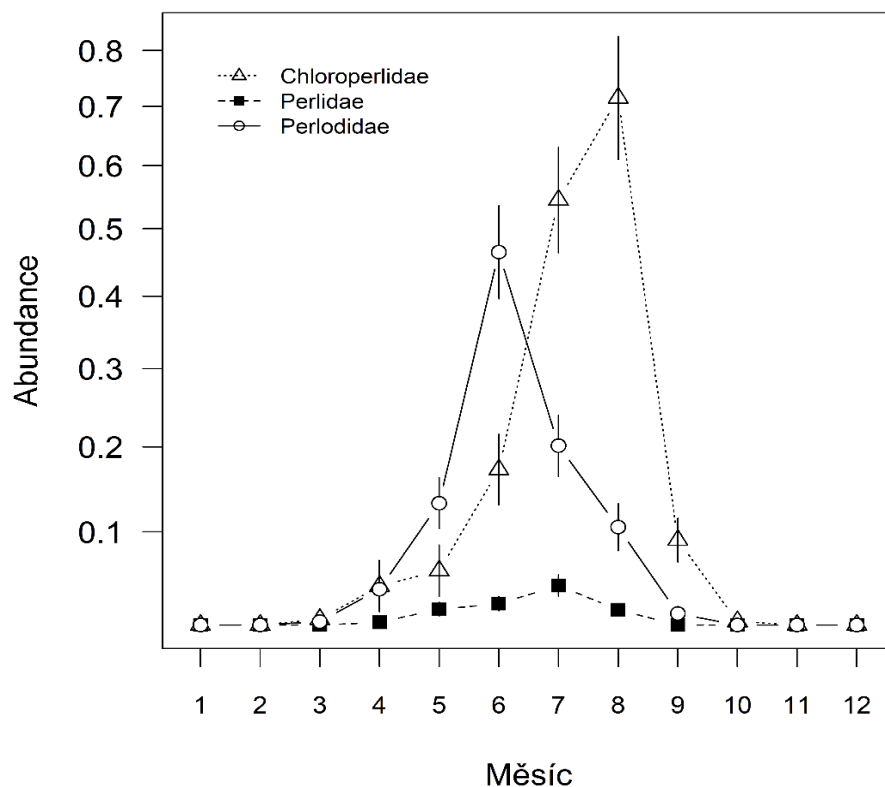
Tabulka č. 1: Přehled zachycených jedinců v konkrétních pastech

<b>Past</b>	<b>Perlidae</b>	<b>Perlodidae</b>	<b>Chloroperlidae</b>	<b>Suma</b>
<b>16A2</b>	6	138	602	746
<b>7A0</b>	6	19	106	131
<b>8B4</b>	3	199	72	274
<b>12A4</b>	10	125	482	617
<b>22Z3</b>	7	91	320	418

#### **4.1 Obecná charakteristika společenstva**

Druhová skladba bentického společenstva odráží okolní podmínky terestrického prostředí. V rámci projektu Ritrodat byly pozorovány změny druhového složení bentosu.

Zástupce podřádu Setipalpia průkazně ovlivňuje sezonalita ( $X^2= 231,62$ ;  $P < 0,001$ ). Mezi jednotlivými čeleděmi pozorujeme rozdíl ( $X^2 = 82,24$ ;  $P < 0,001$ ) v nástupu emergence. Obrázek č. 16 ilustruje výrazný posun v nástupu emergence zástupců čeledě Chloroperlidae od zbylých dvou čeledí.

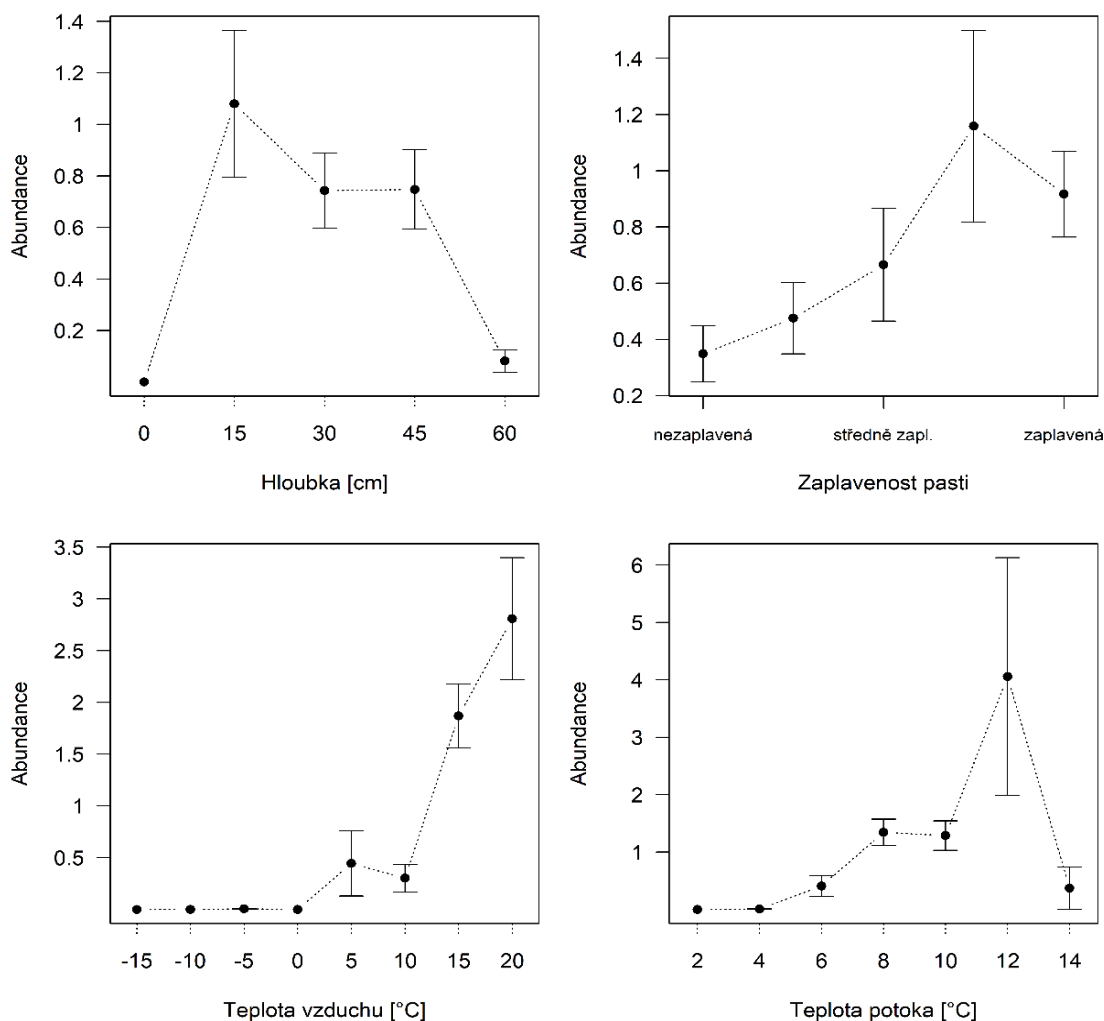


Obrázek č. 16: Emergence podřádu Setipalpia v průběhu sezóny

## 4.2 Vztah emergence k abiotickým faktorům

Během analýz byly zohledňovány následující faktory: sezóna, past a čas. Efekt sezóny vykazoval největší variabilitu a v některých analýzách musel být tento faktor vytěsněn. Tyto tři faktory sloužily jako kovariáty pro následné analýzy, ve kterých se posuzoval vliv přírodních faktorů na emergenci.

Abundance téměř průkazně klesají s průměrnou hloubkou na toku ( $X^2 = 3,52$  a  $P < 0,061$ ) (viz Obrázek č. 17), a téměř průkazně stoupají s rostoucí hloubkou ( $X^2 = 3,00$  a  $P < 0,083$ ) zachycenou přímo na pasti (od suché po zaplavenou). Z toho vyplývá, že pro podřád Setipalpia je nejlepší, když zrovna není moc vody v potoce, ale daná konkrétní past je zaplavená. Abundance se po odrušení vlivu sezonality nemění s rostoucí teplotou toku ( $X^2 = 0,19$ ;  $P = 0,659$ ) ale průkazně rostou s teplotou vzduchu ( $X^2 = 3,84$ ;  $P = 0,050$ ). Vliv všech parametrů na emergenci se mezi jednotlivými pastmi liší: vývoj v průběhu let je na jednotlivých pastech odlišný ( $X^2 = 56,96$ ;  $P < 0,001$ ), vliv průměrné hloubky ( $X^2 = 12,01$ ;  $P = 0,017$ ) a hloubky přímo na pasti se liší ( $X^2 = 63,56$ ;  $P < 0,001$ ) a vliv teploty vzduchu je také odlišný ( $X^2 = 33,13$ ;  $P < 0,001$ ).

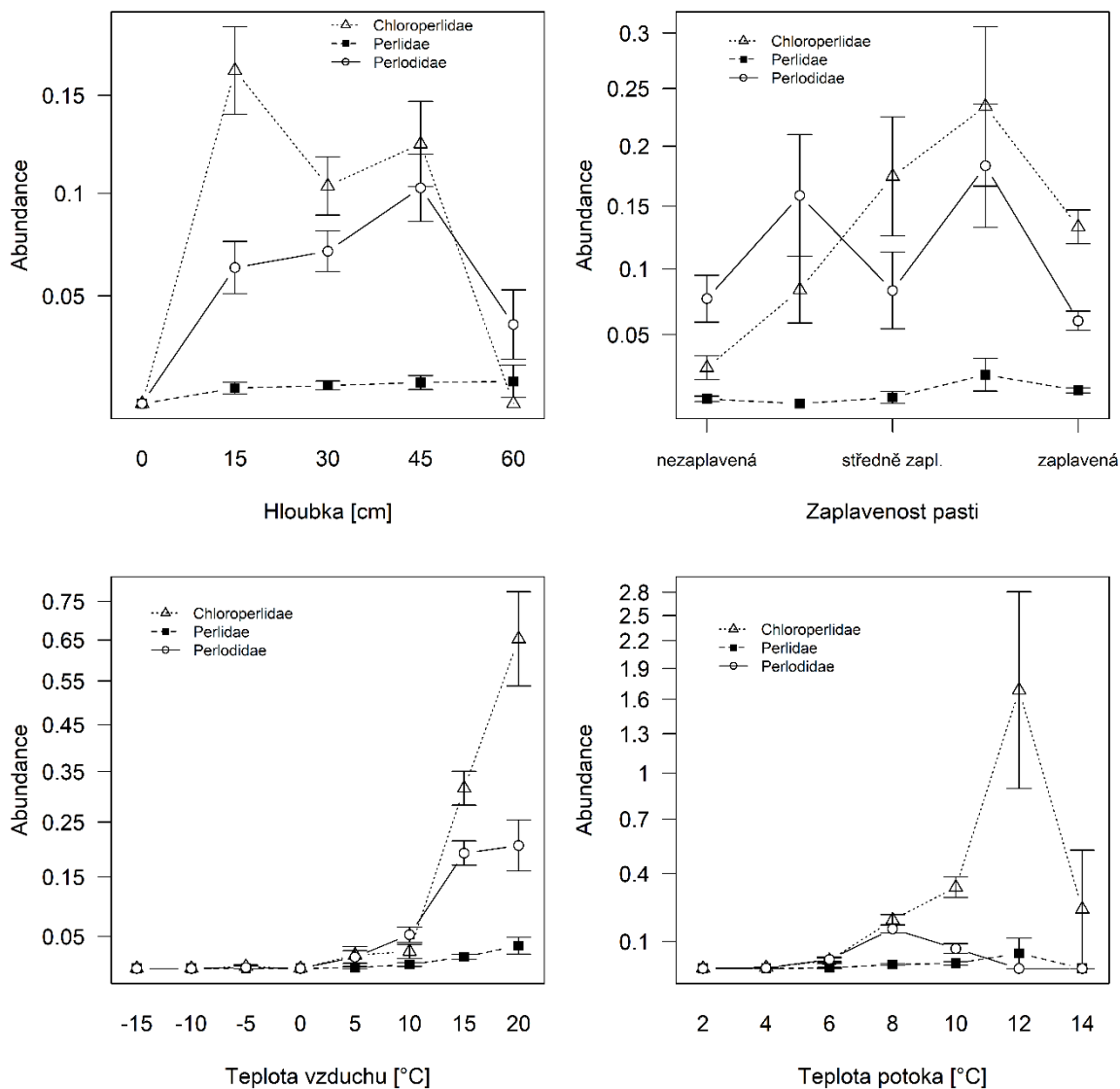


Obrázek č. 17: Emergence ve vztahu k daným faktorům

Abundance zástupců čeledi Chloroperlidae výrazně stoupá (viz Obrázek č. 18) v interakci se vzrůstající teplotou vzduchu ( $X^2 = 6,47$ ;  $P = 0,039$ ). Nárůst abundance čeledí Perlidae a Perlodidae ve vztahu k teplotě vzduchu je mírnější ( $X^2 = 7,83$ ;  $P = 0,020$ ). Optimální teplota vzduchu pro nástup emergence u čeledí Chloroperlidae a Perlodidae se pohybuje kolem 12 °C, zatímco zástupci čeledi Perlidae preferují nižší teplotu vzduchu kolem 8 °C.

Průkazný faktor hloubka vody u pasti (její zaplavenost) ovlivňuje abundanci pošvatek ( $X^2 = 12,64$ ;  $P = 0,002$ ). U zástupců čeledi Perlodidae výrazně klesá abundance ve dvou případech: suchá a zcela zatopená past. Naopak preferují středně zatopenou past s průměrnou hloubkou vody. Pro čeleď Perlidae se optimum pro emergenci pohybuje mezi středně zatopenou a zcela zatopenou pastí. Jejich abundance se s hloubkou vody příliš nemění.

Pozorujeme pouze mírný nárůst v abundanci. Preference zástupců čeledi Chloroperlidae jsou obdobné jako u zástupců čeledi Perlidae. Nejčastěji emergovali v rozmezí středně zatopené pasti, přičemž s rostoucí hloubkou výrazně klesá jejich abundance.

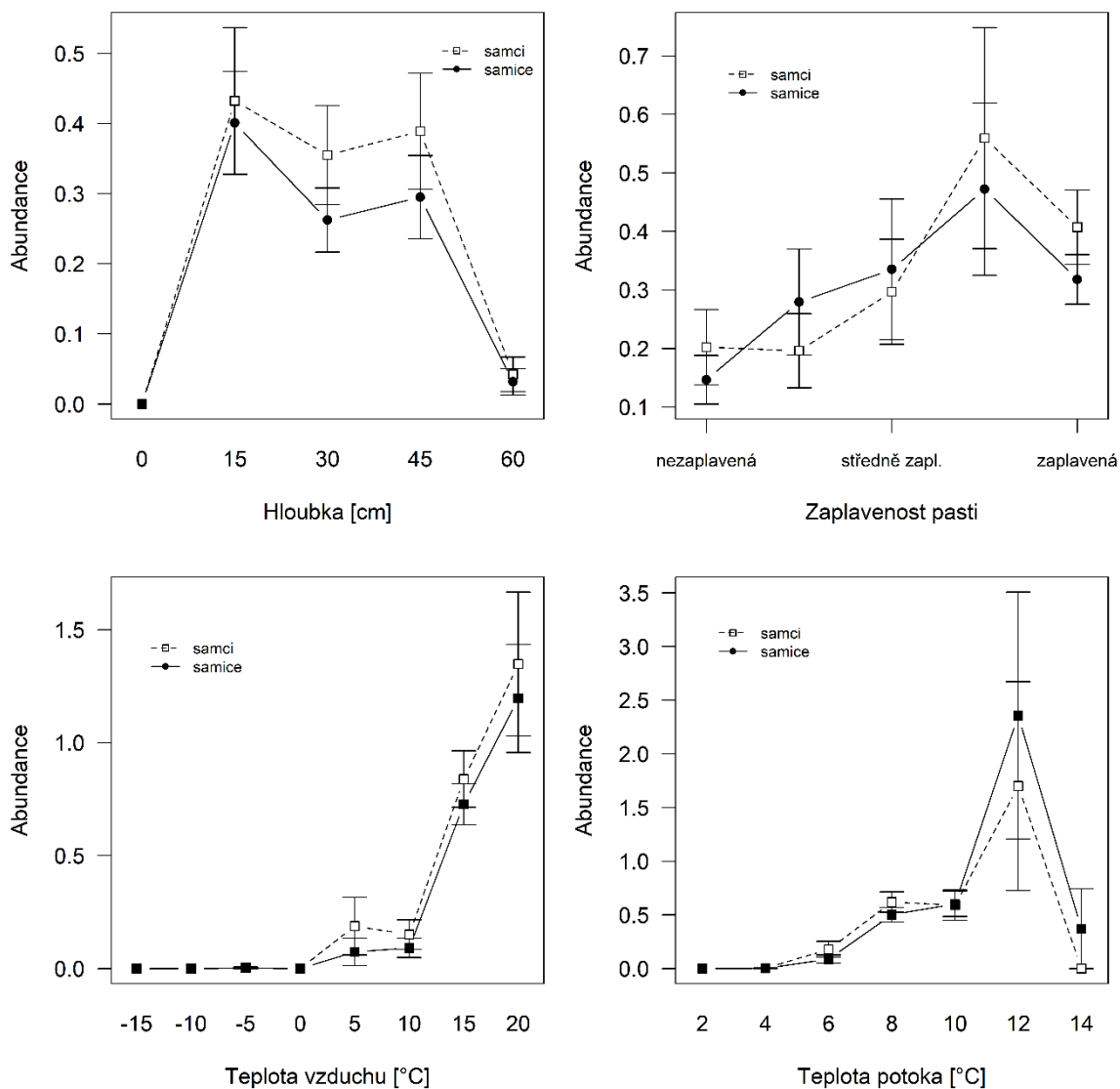


Obrázek č. 18: Vztah emergence u jednotlivých čeledí k vybraným abiotickým faktorům

#### 4.2.1 Poměr pohlaví

Pokud v analýze dat zohledňujeme sezónu, tak nepozorujeme odlišný nástup emergence mezi samci a samicemi. Obě pohlaví vstupují do emergence zároveň ( $X^2 = 0,34$ ;  $P = 0,843$ ) a zastoupení jednotlivých pohlaví je rovnoměrné ( $X^2 = 0,06$ ;  $P = 0,805$ ). Je zde opět průkazný vliv sezóny ( $X^2 = 447,71$ ;  $P < 0,001$ ). Jednotlivá pohlaví se zastoupením neliší ( $X^2 = 0,06$ ;  $P = 0,805$ ) a sezonalita na ně nemá odlišný vliv tzn. neemergují v různou dobu ( $X^2 = 0,34$ ;  $P = 0,843$ ).

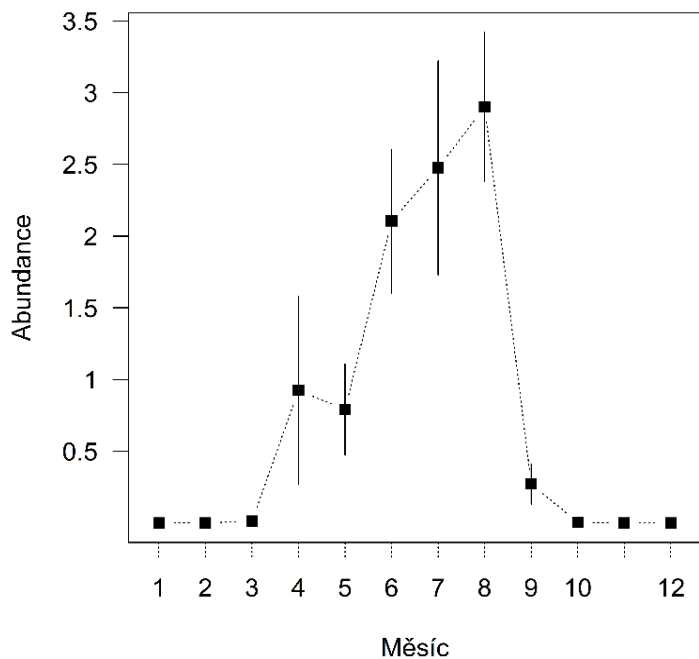
Po odrušení vlivu sezonality. Pohlaví vstupuje do průkazné interakce s teplotou vzduchu ( $X^2 = 6,41$ ;  $P = 0,011$ ). Samci emergují rovnoměrněji při nižší teplotě vzduchu i teplotě vody ( $X^2 = 6,75$ ;  $P = 0,009$ ). Samice si hlavní období emergence nechávají na teplotu vzduchu kolem 12 °C. Jiné vlivy nejsou průkazné.



Obrázek č. 19: Poměr pohlaví při emergenci

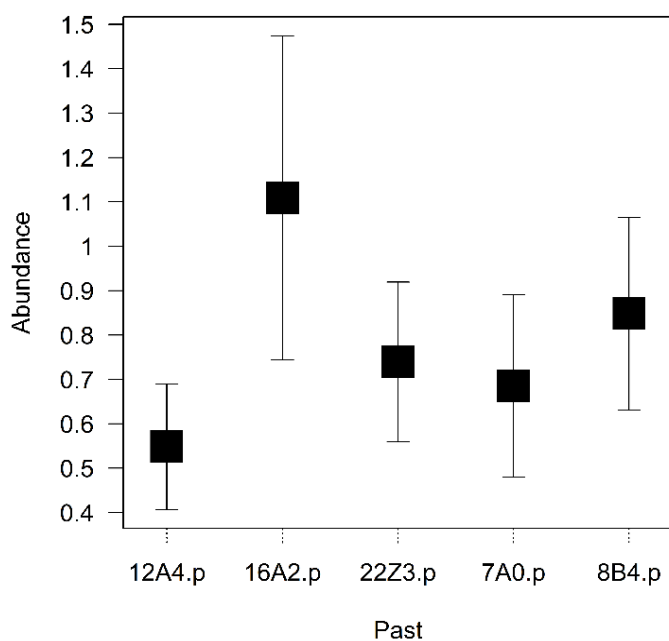
### 4.3 Rozdíly v emergenci

Následující grafy zobrazují rozdíly v emergenci pošvatek v letech 1982-2005. Abundance závisí na sezóně ( $X^2 = 292,07$  a  $P < 0,001$ ) a to unimodálně s optimem v osmém měsíci (viz Obrázek č. 20).



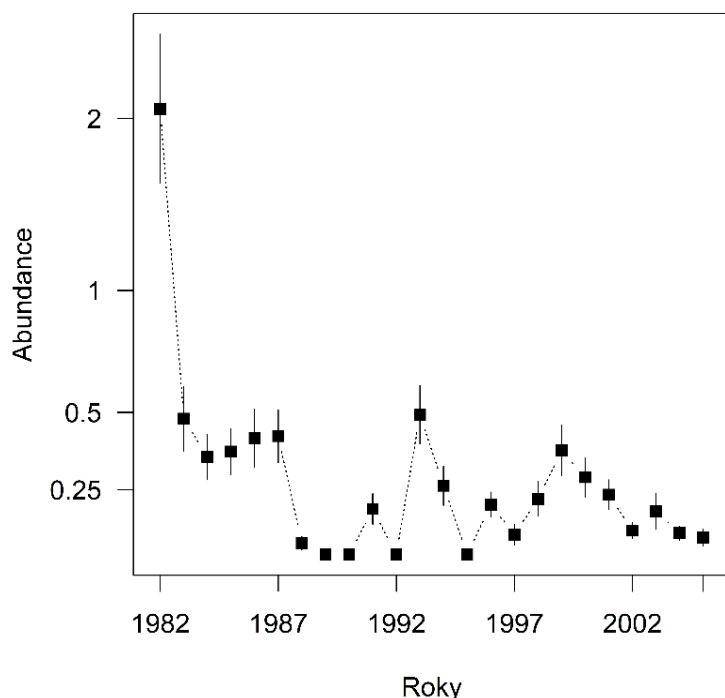
Obrázek č. 20: Emergence pošvatek (*Setipalpia*) v průběhu sezóny

Druhý graf (Obrázek č. 21) srovnává počet emergujících jedinců v konkrétních pastech (16A2, 12A4, 7A0, 8B4 a 22Z3). Abundance se neliší mezi pastmi ( $X^2 = 1,07$ ;  $P = 0,898$ ), liší se výrazně mezi lety, kdy postupně ubývá počet emergujících jedinců ( $X^2 = 21,47$ ;  $P < 0,001$ ).



Obrázek č. 21: Srovnání emergence v jednotlivých pastech

Na rozdíl od předešlého grafu můžeme u následujícího (Obrázek č. 22) sledovat průkazné rozdíly v abundanci během sledovaného období ( $X^2 = 21,47$ ;  $P = 0,001$ ). Počet emergujících jedinců za dané období postupně klesá.



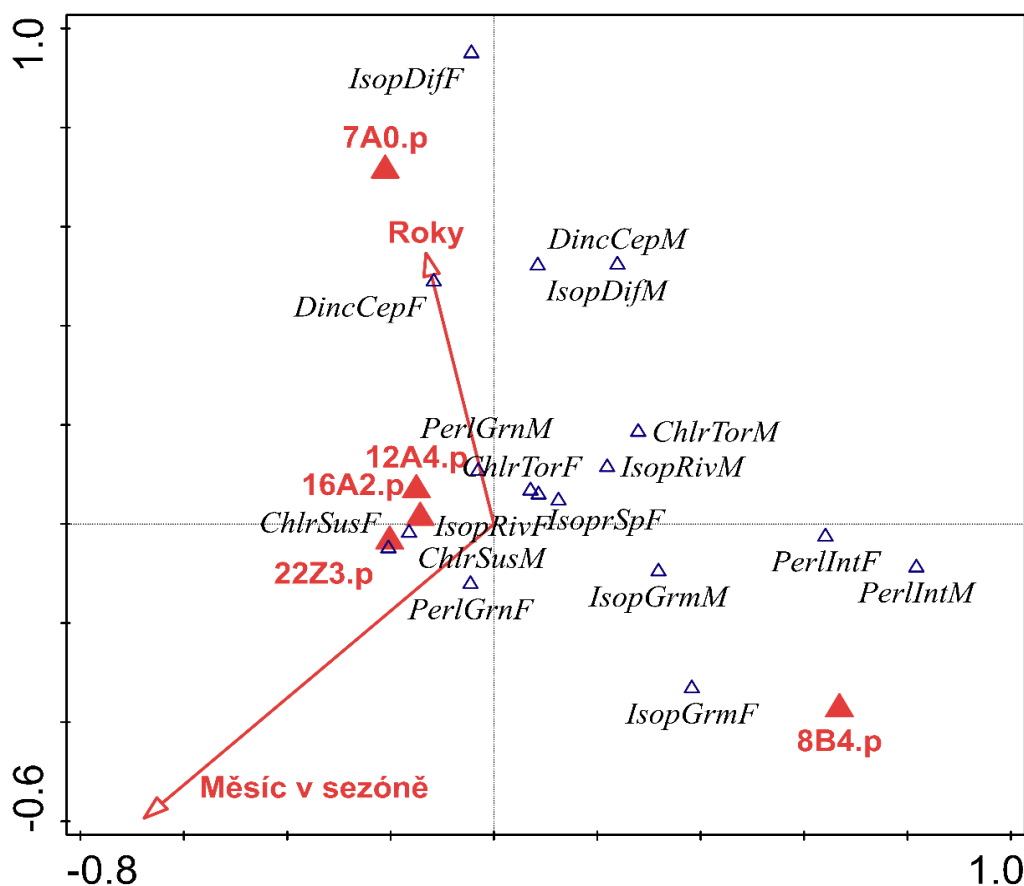
Obrázek č. 22: Průběh emergence ve sledovaném období

#### 4.4 Kanonická korespondenční analýza (CCA)

Mnohorozměrná analýza (CCA – Kanonická korespondenční, a RDA - Redundanční) byla provedena pro tři datasety: a) pro druhy rozdělené podle pohlaví, b) pro jednotlivé druhy, c) pro jednotlivé čeledi. Vždy byla nejdříve analyzována mnohorozměrná analýza s vysvětlujícími proměnnými rok, měsíc a past, po ověření jejich vlivu byly tyto zahrnuty jako kovariáty a byla analyzována nová – parciální mnohorozměrná analýza. Vysvětlující proměnné byly průměrná hloubka, kvalitativní hloubka na dané pasti, teplota vzduchu, teplota potoka aj. Model byl testován při 999 permutacích a se zohledněním kovariáty „měsíc“.

Metoda Kanonická korespondenční analýza (neboli CCA) sloužila pro testování vlivu proměnných na složení společenstva. Faktory, které mají největší vypovídající hodnotu, byly vybrány na základě interaktivní forward selekce.

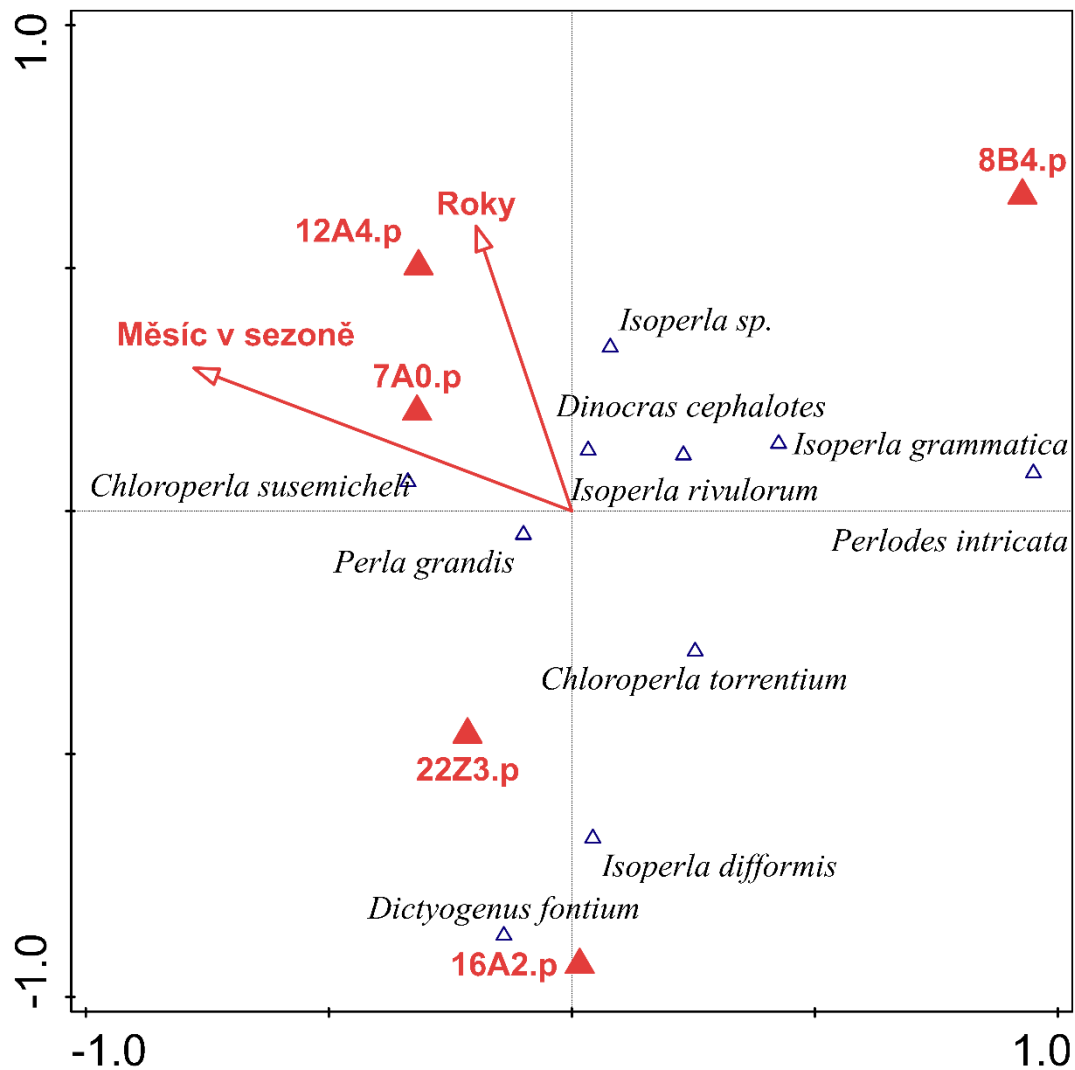
Grafy interpretujeme následovně: optimum druhu se nachází v grafu ve směru šipky a je vyjádřeno bodem s názvem druhu. Příkladem z grafu (Obrázek č. 23) uvedeme druhy zvané *Isoperla difformis* a *Dinocras cephalotes*. Oba druhy preferují pro emergenci větší hloubku vody, jež naznačuje častá emergence v pasti 7A0 (zaplavená past).



Obrázek č. 23: CCA, druhy podřádu Setipalpia rozdělené podle pohlaví

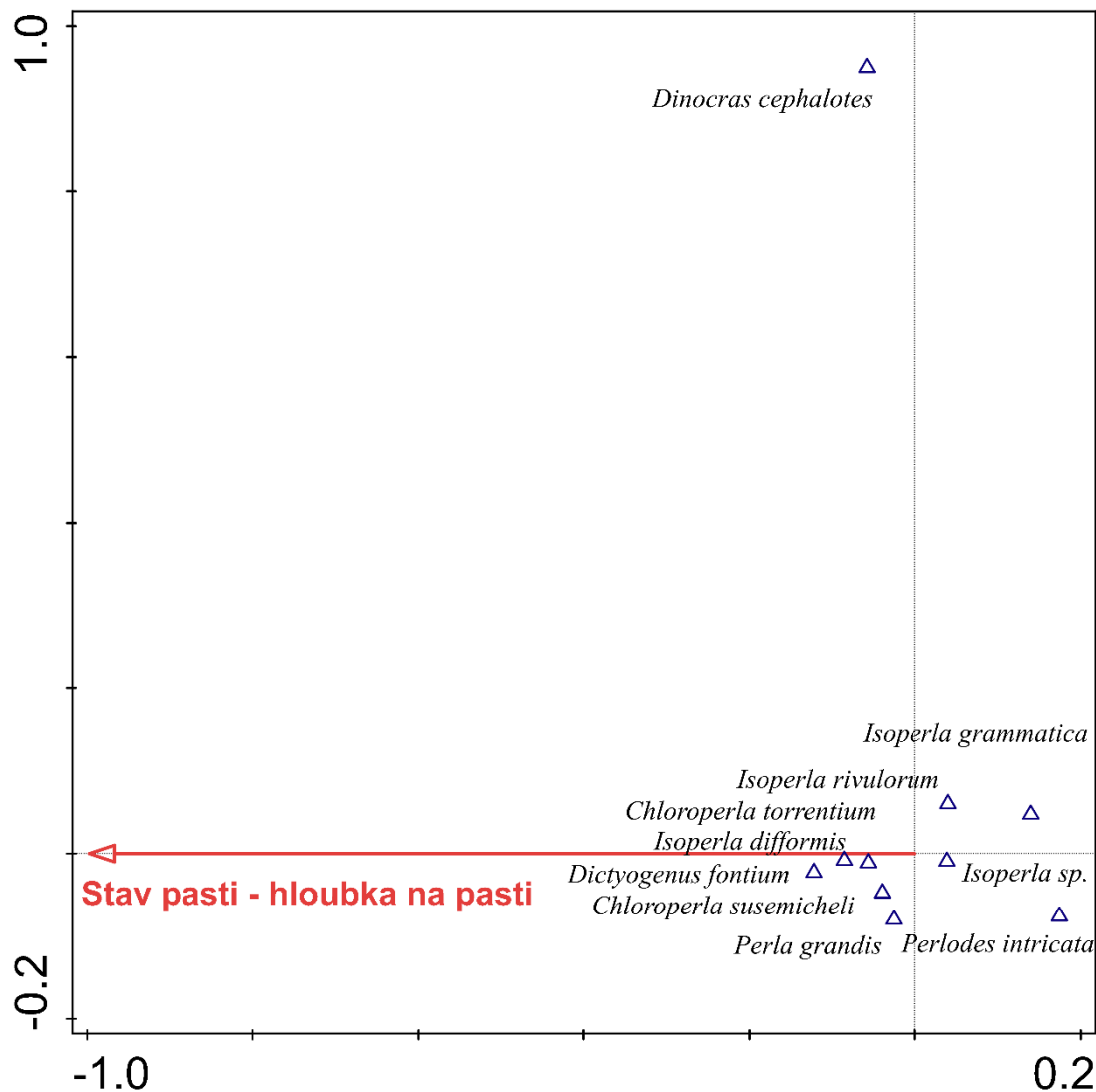
Obrázek č. 23 a 24 ilustruje změnu druhového složení (i pro pohlaví druhu) v průběhu let ( $P = 0,011$ ), odlišný nástup emergence v průběhu sezóny u konkrétních druhů a odlišnou preferenci v zatopení pasti ( $P = 0,002$ ). Preference samic a samců stejného druhu byly obdobné. Patrné rozdíly byly spíše mezi jinými druhy a čeleděmi. Jež dokládá ranná emergence druhu *Chloroperla torrentium*, zatímco druh *Chloroperla susemicheli* emerguje později v sezóně. Druhové složení v průběhu sledovaného období se celkově snížilo. Tento poznatek potvrzuje ubývající druh *Dyctiogenus fontium*, přítomný pouze v pasti 16A2.





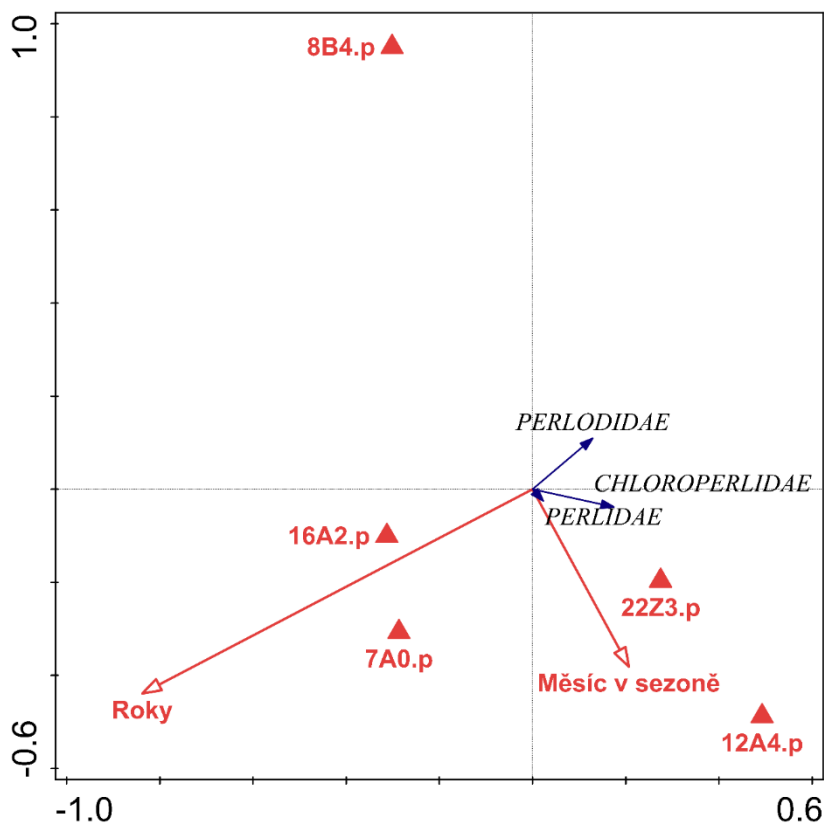
Obrázek č. 24: CCA, konkrétní druhy podřádu Setipalpia

Jestliže nezohledníme vliv sezóny a vliv časového rozmezí (roky), tak zjistíme, že o emergenci konkrétních druhů rozhoduje stav pasti neboli její zaplavenost ( $P = 0,006$ ). Nejvíce zatopené pasti průměrně využíval *Dictyogenus fontium*, zatímco nejméně zamokřené *Perlodes intricata*.



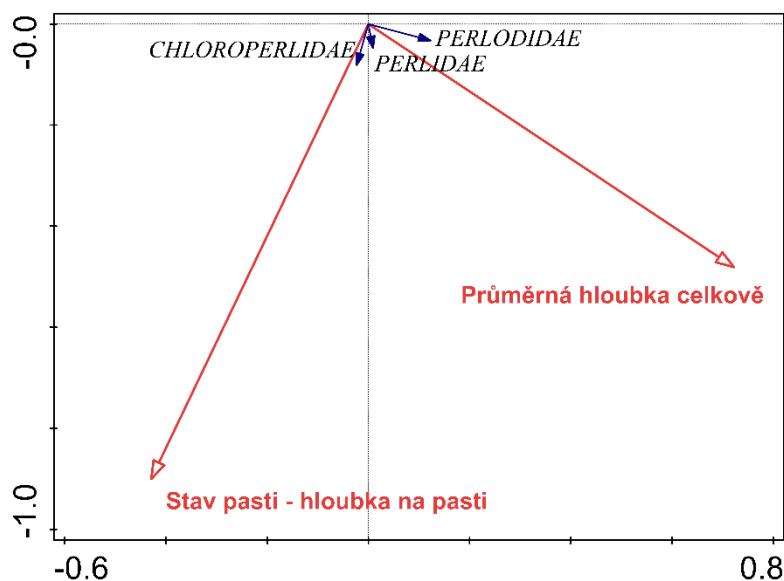
Obrázek č. 25: Parciální CCA, vliv hloubky vody na emergenci jednotlivých druhů

Redundanční analýza (RDA) rovněž potvrdila vztah mezi emergencí a hloubkou vody u jednotlivých pastí ( $P = 0,002$ ). Nástup emergence u zástupců podřádu Setipalpia se lišil i v rámci sezóny (měsíců) ( $P = 0,065$ ) a také v průběhu sledovaného období (roky) ( $P = 0,002$ ). V průběhu let došlo k výrazným změnám v emergenci zástupců čeledi Perlodidae. U zástupců této čeledi prudce klesala abundance v rámci období 1982–2005. Výskyt zástupců čeledi Perlidae se zdá být v průběhu let konstantní. Z grafu (Obrázek č. 26) dále vyplývá, že zástupci čeledi Perlidae a Chloroperlidae emergují později v sezóně až po emergenci zástupců čeledi Perlodidae.



Obrázek č. 26: RDA, pro jednotlivé čeledi

V následujícím grafu (Obrázek č. 27) porovnáme vztah zatopení pasti a průměrnou hloubkou na emergenci jednotlivých čeledí. Graf opomíjí faktory: časové rozmezí (roky) a sezónu. Jako signifikantní faktor se jeví zatopení pasti ( $P = 0,006$ ) a téměř vypovídajícím faktorem je i celková průměrná hloubka vody ( $P = 0,009$ ). Pozitivní reakci na zatopení pasti vykazují zástupci z čeledi Chloroperlidae. Rovněž pozitivní reakci, ale na průměrnou hloubku vody mají zástupci čeledi Perlodidae.



Obrázek č. 27: Parciální RDA, vliv hloubky vody u pasti

## 5. Diskuze

Tato diplomová práce je součástí výzkumu dlouholetého projektu Ritrodat. Práce hodnotí emergenci vybraných čeledí pošvatek podřádu Setipalpia, odebraných z alpského potoka v Lunzu (Rakousko).

### Emergence podřádu Setipalpia

Haidekker & Hering (2008) uvádějí ve své studii, že jarní teploty (př. duben) určují načasování emergence, zatímco zimní teploty rozhodují o larválním růstu a výsledné velikosti dospělých jedinců. Thorp et al. (2008) ve své studii potvrdili, že delší sněhová pokrývka na jaře a chladné teploty oddalující příchod jara a znamenají pozdější nástup emergence.

Podřád Setipalpia má optimum emergence v srpnu. Nástup emergence u jednotlivých čeledí se mírně liší. Zástupci čeledi Perlodidae zahajují emergenci jako první. Následně s odstupem emergují i zbylí zástupci čeledi Perlidae a Chloroperlidae. Zástupci čeledi Chloroperlidae metamorfují jako poslední s výrazným časovým odstupem. Dále se potvrdily odlišné mezidruhové preference při načasování emergence. Příkladem je raná emergence druhu *Chloroperla torrentium* oproti pozdější emergenci druhu *Chloroperla susemicheli*.

## Interakce abiotických faktorů a emergence

### Vztah teploty a emergence

Podle studie Li et al. 2013 se optimální teplota vody pro emergence pošvatek pohybuje v rozmezí 9,9-10,9 °C. Autorský kolektiv Li et al. (2013) tvrdí, že pošvatky tolerují jen malé odchylky od optimální teploty vody tj. (1,2-1,3 °C). Thorp et al. 2008 poukazuje, že zástupci čeledi Perlidae preferují teplotu vody při nástupu emergence 9 °C. Zatímco pro zástupce čeledi Perlodidae se optimum teploty vody pohybuje kolem hodnoty 9,43 °C, jak dokládá studie Fenoglio et al. 2010.

Druh *Hesperoperla pacifica* (Perlidae) začíná emergovat při teplotě vody 11 °C. Emergence probíhá během 16 dní v červnu. Pohlaví podmiňuje teplota vody. Samice emergují při 11 °C a samci vyžadují 14 °C (Thorp et al. 2008).

Druh *Isoperla aizuana* (Perlodidae) běžně emerguje na přelomu března/dubna. Teplota vody činí 10-15 °C (Yoshimura et al. 2003).

U dalšího druhu *Claassenia sabulosa* (Perlidae) se projevuje proteandrie. První metamorfují samci při teplotě 17 °C a poté až samice 18 °C a více (Thorp et al. 2008).

Náš výzkum potvrdil, že teplota vody není klíčovým faktorem pro nástup emergence. Průkazným faktorem je teplota vzduchu. Optimum pro nástup emergence u zástupců čeledí Chloroperlidae a Perlodidae se pohybuje kolem 12 °C. Zástupci čeledi Perlidae začínají emergovat při teplotě vzduchu kolem 8 °C. Předpokládaná teplota vzduchu značně ovlivňuje abundanci pošvatek. Nárůst teploty koreluje s nárůstem pošvatek. Vhodným příkladem jsou zástupci čeledi Chloroperlidae, jejichž abundance stoupá se vzrůstající teplotou vzduchu. Zbylé dvě čeledi vykazují rovněž tuto pozitivní odpověď se zvyšující se teplotou.

### Vztah fotoperiody a emergence

Nástup emergence řídí délka a intenzita fotoperiody. Larvy pošvatek začínají metamorfovat za příšeří a dokončují emergence za tmy (Flannagan & Cobb 1991). Emergence při snížené viditelnosti je chráněna před denními predátory (pavouci, ryby, stěvlíci, ptáci a ještěrky). Paetzold & Tockner (2005) označují toto chování jako antipredační strategii, snižující riziko predace náchylných emergujících jedinců.

### **Vztah kyslíku k emergenci**

Autorský kolektiv Connolly et al. (2004) doložili ve své studii, že počet emergujících jedinců klesá při snižující se koncentraci kyslíku ve vodním sloupci. Naopak pozorovali jejich vzrůstající mortalitu. Nízká hladina kyslíku dle autorů narušuje ontogenetický vývoj a zpomaluje metabolické reakce. Fenoglio et al. (2010) potvrdili Connollyho studii a uvedli příklad preferované koncentrace rozpuštěného kyslíku ve vodě pro druh *Besdolus ravizzarum* (Perlodidae) s hodnotou 7,95 mg/l.

### **Vztah pH k emergenci**

Fenoglio et al. (2010) uvádějí, že optimální hodnota pH pro zástupce čeledi Perlodidae je 8,97. Studie Horeckého et al. (2006) však ukázala, že zástupci z čeledi Perlodidae mohou snést i mnohem nižší pH až 4,4. Schopnost tolerovat nižší hodnoty pH souvisí s tolerancí k vyšší koncentraci rozpuštěných kovů.

### **Vztah nadmořské výšky a hloubky k emergenci**

Vysoká abundance vodních organismů se objevuje v lokalitách se střední hodnotou rychlosti proudění. Zástupci z čeledi Perlodidae preferují rychlost proudění 0,67 m/s (Fenoglio et al. 2010) tzn. rychle tekoucí, čistý tok s hrubým substrátem (Li et al. 2012). Obecně pošvatky upřednostňují čistý tok se šterkovitým substrátem a přejemi s vyšší rychlostí proudu (Pastuchová et al. 2008).

Dalším očekávaným faktorem ovlivňující emergenci byla hloubka vody u pasti. Dle Pastuchové et al. 2008 hydraulické parametry působí komplexně a ovlivňují prostředí i organismy. Abundanci pošvatek odráží působení těchto faktorů: rychlost proudu, hloubka, velikost substrátu, smykové napětí aj. Z naší práce vyplývá, že hloubka vody u pasti prokazatelně ovlivňuje emergenci pošvatek podřádu Setipalpia. Hydraulické preference zkoumaných čeledí se liší. Zástupci čeledi Perlodidae upřednostňují středně zatopenou past s průměrnou hloubkou vody. Čeledě Perlidae a Chloroperlidae mají optimum mezi středně zatopenou a zcela zatopenou pastí. Obecně lze říci, že abundance zkoumaných čeledí signifikantně roste se zvyšující se hloubkou vody u pasti, a to i v případě, že okolní místa zaplavená nejsou.

## Ovlivnění společenstva

Složení společenstva se v průběhu let (1982-2005) měnilo. Vodní systém má dynamický charakter a tím poskytuje organismům různé habitaty s odlišnými parametry. Tyto mikrohabitaty osidlují skupiny organismů, s podobnými preferencemi. Jelikož je ale vodní systém dynamický, tak se neustále mění parametry prostředí a skupiny organismů na tyto změny reagují. Abundance druhů slouží jako jeden z ukazatelů těchto změn. Protože parametry, které jsou příznivé pro jednu skupinu organismů nemusí vyhovovat jiné skupině organismů. Tato skupina může být znevýhodněná a klesne u ní početnost (Townsend et al. 2010).

Během projektu došlo k výrazným změnám v abundanci zástupců čeledi Perlodidae. U této čeledi se v průběhu let (1982-2005) projevil klesající trend v početnosti. Na rozdíl od zástupců čeledi Perlidae, jejichž abundance zůstávala během projektu konstantní. Druhové složení se rovněž měnilo. Klesající druhovou diverzitu potvrzuje např. druh *Dyctiogenus fontium*.

## Poměr pohlaví

Obě pohlaví jsou zastoupena rovnoměrně. Samci i samice vstupují do procesu zvaného emergence synchronně je-li počítáno při analýze s vlivem sezóny. Při odrušení tohoto faktoru se projeví signifikantní vztah poměru pohlaví a teploty vzduchu. Samci začínají metamorfovat již při nižších teplotách (proteandrie), což reguluje rovnoměrné zastoupení pohlaví. Samice začínají metamorfovat při teplotě 12 °C, a díky vyšší teplotě se jejich vývoj srovná s vývojem samců.

## 6. Závěr

Doložená práce hodnotí emergenci pošvatek podřádu Setipalpia v rozmezí let 1978-2005. Předmětem studia bylo objevit vypovídající abiotické faktory ovlivňující emergenci zájmových čeledí: Perlidae, Perlodidae a Chloroperlidae. Zjistili jsme, že emergence těchto vybraných čeledí vrcholí v srpnu. Nicméně byly objeveny rozdíly v načasování přeměny larvy v dospělé imago mezi jednotlivými čeleděmi i mezi druhy. Práce však vyvrátila domněnku, že načasování emergence se liší v rámci pohlaví stejného druhu. Jelikož proteandričtí samci vstupují do emergence při nižších teplotách vody oproti samicím, které vyžadují teplotu 12 °C. Poměr pohlaví je rovnoměrný. Jako klíčové faktory, ovlivňující průběh emergence (načasování, poměr pohlaví, abundance, ...) pošvatek, se prokazatelně projeví teplota vzduchu (i sezóna) a hloubka vody u pasti.

Rod *Isoperla* dominoval ze zástupců čeledi Perlodidae ve všech odchytových pastech. Ze zástupců čeledi Chloroperlidae byl nejpočetnější druh *Chloroperla susemicheli* rovněž ve všech pastech. Druh *Dinocras cephalotes* byl hojně přítomen zejména v zatopených pastech, zatímco druh *Perla grandis* emergoval v různých pastech (odlišná hloubka vody/ suché/zaplavené).

Považuji cíle práce za splněné. Diplomová práce snad přispěla k rozsáhlým studiím projektu Ritrodat. Další studie by mohli být obohaceny o porovnání s toky se stejným charakterem a podobným vodním režimem.



## 7. Literatura

ARAYA, M. & SCHMID, P. E. (1995): The invertebrate species of a gravel stream. – Jahresbericht Biologische Station Lunz 15: 11-21.

BOJKOVÁ, J., KOMPRDOVÁ, K., SOLDÁN, T. & ZAHŘÁDKOVÁ, S. (2012): Species loss of stoneflies (Plecoptera) in the Czech Republic during the 20th century. – Freshwater Biology 57: 2550-2567.

BOJKOVÁ, J., RÁDKOVÁ, V., SOLDÁN, T. & ZAHŘÁDKOVÁ, S. (2014): Trends in species diversity of lotic stoneflies (Plecoptera) in the Czech Republic over five decades. – Insect Conservation and Diversity 7: 252-262.

BOTTOVÁ, K., DERKA, T., BERACKO, P. & TIerno DE FIGUEROA, J. M. (2013): Life cycle, feeding and secondary production of Plecoptera community in a constant temperature stream in Central Europe. – Limnologica 43: 27-33.

BOUMANS, L. & JOHNSEN, A. (2015): Stonefly duets: vibrational sexual mimicry can explain complex patterns. – J Ethol 33: 87-107.

CONNOLLY, N. M., CROSSLAND, M. R. & PEARSON, R. G. (2004): Effect of low dissolved oxygen on survival, emergence, and drift of tropical stream macroinvertebrates. – Journal of the North American Benthological Society 23(2): 251-270.

DENICOLA, D. M. & STAPLETON, M. G. (2002): Impact of acid mine drainage on benthic communities in streams: the relative roles of substratum vs. aqueous effects. – Environmental Pollution 119: 303-315.

FENOGLIO, S., BO, T., LÓPEZ-RODRÍGUEZ, M. J. & TIerno DE FIGUEROA, J. M. (2010): Life cycle and nymphal feeding of *Besdolus ravizzarum* (Plecoptera: Perlodidae), a threatened stonefly. – Insect Science 17: 149-153.

FENOGLIO, S., BO, T., TIerno DE FIGUEROA, J. M., LÓPEZ-RODRÍGUEZ, M. J. & MALACARNE, G. (2008): A comparison between local emergence patterns of *Perla grandis* and *Perla marginata* (Plecoptera, Perlidae). – Hydrobiologia 607: 11-16.

FINN, D. S. & POFF, N. L. (2008): Emergence and Flight Activity of Alpine Stream Insects in Two Years with Contrasting Winter Snowpack. - Arctic, Antarctic, and Alpine Research 40(4): 638-646.

FLANNAGAN, J. F. & COBB, D. J. (1991): Emergence of Stoneflies (Plecoptera) from the Roseau River, Manitoba. - The American Midland Naturalist 125: 47-54.

FOCHETTI, R. & TIerno DE FIGUEROA, J. M. (2008): Global diversity of stoneflies (Plecoptera; Insecta) in freshwater. – Hydrobiologia 595: 365-377.

FRIBERG, N., SKRIVER, J., LARSEN, S. E., PEDERSEN, M. L. & BUFFAGNI, A. (2010): Stream macroinvertebrate occurrence along gradients in organic pollution and eutrophication. – Freshwater Biology 55: 1405-1419.

HAIDEKKER, A. & HERING, D. (2008): Relationship between benthic insects (Ephemeroptera, Plecoptera, Coleoptera, Trichoptera) and temperature in small and medium-sized streams in Germany: A multivariate study. – *Aquat Ecol* 42: 463-481.

HELEŠIĆ, J. (2001): Nonparametric evaluation of environmental parameters determining the occurrence of stonefly larvae (Plecoptera) in streams. – *Aquatic Sciences* 63: 490-501.

HORECKÝ, J., STUHLÍK, E., CHVOJKA, P., HARDEKOPF, D. W., MIHALJEVIČ, M. & ŠPAČEK, J. (2006): Macroinvertebrate community and chemistry of the most atmospherically acidified streams in the Czech Republic. - *Water, Air, and Soil Pollution* 173: 261-272.

HYNES, H. B. N. (1977): Adults and nymphs of British stoneflies (Plecoptera), a key. – *Freshwater biological association* 90 pp.

KISS, B. (1974): Fauna republicii socialiste romania, Insecta (PLECOPTERA). – Editura academiei republicii socialiste romania 271 pp.

KRNO, I., ŠPORKA, F. & ŠTEFKOVÁ, E. (2013): The influence of environmental variables on larval growth of stoneflies (Plecoptera) in natural and deforested streams. – *Biologia* 68(5): 950-960.

LILLEHAMMER, A. (1988): Stoneflies (Plecoptera) of Fennoscandia and Denmark. – *Fauna Entomologica Scandinavica* 265 pp.

LI, F., CHUNG, N., BAE, M., KWON, Y., KWON, T. & PARK, Y. (2013): Temperature change and macroinvertebrate biodiversity: assessments of organism vulnerability and potential distributions. – *Climatic Change* 119: 421-434.

LI, F., CHUNG, N., BAE, M., KWON, Y. & PARK, Y. (2012): Relationships between stream macroinvertebrates and environmental variables at multiple spatial scales. – *Freshwater Biology* 57: 2107-2124.

LÓPEZ-RODRÍGUEZ, M. J., BO, T., TIerno DE FIGUEROA, J. M., & FENOGLIO, S. (2010): Nymphal trophic behaviour of two Nemouridae species (Insecta, Plecoptera) in the Curone creek (northern Apennines, Italy). – *Entomological science* 13(3): 288-292.

LÓPEZ-RODRÍGUEZ, M. J., TIerno DE FIGUEROA, J. M., FENOGLIO, S., BO, T. & ALBA-TERCEDOR, J. (2009): Life strategies of 3 Perlodidae species (Plecoptera) in a Mediterranean seasonal stream in southern Europe. - *The North American Benthological Society* 28(3): 611-625.

McCULLOCH, G.A., WALLIS, G.P. & WATERS, J.M. (2016): A time-calibrated phylogeny of southern hemisphere stoneflies: Testing for Gondwanan origins. – *Molecular Phylogenetics and Evolution* 96: 150-160.

PAETZOLD, A. & TOCKNER, K. (2005): Effects of riparian arthropod predation on the biomass and abundance of aquatic insect emergence. - *The North American Benthological Society* 24(2): 395-402.

PARKS, J. M. B., SIRCOM, J. & WALDE, S. J. (2011): Invertebrate mesopredators are larger in streams with fish. – *Aquat Ecol* 45: 243-253.

PASTUCHOVÁ, Z., LEHOTSKÝ, M. & GREŠKOVÁ, A. (2008): Influence of morphohydraulic habitat structure on invertebrate communities (Ephemeroptera, Plecoptera and Trichoptera). – *Biologia* 63(5): 720-729.

PETRIN, Z. (2011): Species traits predict assembly of mayfly and stonefly communities along pH gradients. – *Oecologia* 167: 513-524.

ROTVIT, L. & JACOBSEN, D. (2013): Temperature increase and respiratory performance of macroinvertebrates with different tolerances to organic pollution. – *Limnologia* 43: 510-515.

SANZ, A., TRENZADO, C. E., LÓPEZ-RODRÍGUEZ, M. J. & TIerno DE FIGUEROA, J. M. (2014): Physiological strategies contributing to the coexistence of two predatory species of stoneflies: *Dinocras cephalotes* and *Perla bipunctata*. – *Comparative Biochemistry and Physiology* 175: 131-134.

SHAH, D. N., TONKIN, J. D., HAASE, P. & JÄHNIG, S. C. (2015): Latitudinal patterns and large-scale environmental determinants of stream insect richness across Europe. – *Limnologia* 55: 33-43.

SHARMA, R. C. & RAWAT, J. C. (2009): Monitoring of aquatic macroinvertebrates as bioindicator for assessing the health of wetlands: A case study in the Central Himalayas, India. – *Ecological Indicators* 9: 118-128.

STUMMER, C. (1982): Emergenzuntersuchungen im „Ritrodar-Areal“. – *Jahresbericht Biologische Station Lunz* 5: 77-97.

TAYLOR, B. W., ANDERSON, CH. R. & PECKARSKY, B. L. (1998): Effects of size at metamorphosis on stonefly fecundity, longevity, and reproductive success. – *Oecologia* 114: 494-502.

TEIXEIRA, M. C., BUDD, M. P. & STRAYER, D. L. (2014): Responses of epiphytic aquatic macroinvertebrates to hypoxia. – *Inland Waters* 5: 75-80.

THORP, R. A., KONDRATIEFF, B. C., THORP, E. C., ODENBECK, P. B. & JARRETT, M. J. (2008): The life cycles of *Claassenia sabulosa* AND *Hesperoperla pacifica* (Plecoptera: Perlidae) in two Colorado streams. – *Western North American Naturalist* 68(3): 311-318.

TCHAKONTÉ, S., AJEAGAH, G. A., CAMARA, A. I., DIOMANDÉ, D., TCHATCHO, N. L. N. & NGASSAM, P. (2015): Impact of urbanization on aquatic insect assemblages in the coastal zone of Cameroon: the use of biotraits and indicator taxa to assess environmental pollution. – *Hydrobiologia* 755: 123-144.

TIerno DE FIGUEROA, J. M., LÓPEZ-RODRÍGUEZ, M. J., LORENZ, A., GRAF, W., SCHMIDT-KLOIBER, A. & HERING, D. (2010): Vulnerable taxa of European Plecoptera (Insecta) in the context of climate change. – *Biodivers Conserv* 19: 1269-1277.

TIERNO DE FIGUEROA, J. M., LUZÓN-ORTEGA, J. M. & SÁNCHEZ-ORTEGA, A. (2000): Male calling, mating and oviposition in *Isoperla curtata* (Plecoptera: Perlodidae). – Eur. J. Entomol. 97: 171-175.

TOWNSEND, C. R., BEGON, M. & HARPER, J.L. (2010): Základy ekologie. – Olomouc 505 pp.

VANNOTE, R. L., MINSHALL, G.W., CUMMINS, K.W., SEDELL, J.R. & CUSHING, C.E. (1980): The River Continuum Concept. – Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences 37: 130-137.

WAGNER, F. H. & BRETSCHKO, G. (2002): Interstitial flow through preferential flow paths in the hyporheic zone of the Oberer Seebach, Austria. – Aquatic Sciences 64: 307-316.

WAGNER, F. H. & LEICHTFRIED, M. (2003): Endbericht des Langzeit – Forschungsprogramms RITRODAT. – Austrian Academy of Science, Mondsee, 132 pp.

WARINGER, J. A. (1986): The abundance and distribution of caddisflies (Insecta: Trichoptera) caught by emergence traps in the „Ritrodats“ research area of the Lunzer Seebach (Lower Austria) from 1980 to 1982. – Freshwater Biology 16: 49-59.

WINTERBOURN, M. J., CHADDERTON, W. L., ENTREKIN, S. A., TANK, J. L. & HARDING, J. S. (2007): Distribution and dispersal of adult stream insects in a heterogeneous montane environment. – Fundamental and Applied Limnology 168(2): 127-135.

XU, M., WANG, Z., DUAN, X. & PAN, B. (2014): Effects of pollution on macroinvertebrates and water quality bio-assessment. – Hydrobiologia 729: 247-259.

YOSHIMURA, M., ISOBE, Y. & OISHI, T. (2003): The Relation among Emergence Date, Days until First Effective Mating, Fecundity and Adult Longevity in *Isoperla aizuwana* and *Sweltsa* sp. (Plecoptera). - Zoological Science 20(4): 471-479.

ZWICK, P. (2000): Phylogenetic System and Zoogeography of the Plecoptera. - Annu. Rev. Entomol. 45: 709-746.

ZWICK, P. (2009): The Plecoptera – who are they? The problematic placement of stoneflies in the phylogenetic system of insects. – Aquatic Insects 31: 181-194.