

UNIVERZITA PALACKÉHO OLMOUC
PŘÍRODOVĚDECKÁ FAKULTA

BAKALÁŘSKÁ PRÁCE



2011

Markéta Fialová

Univerzita Palackého v Olomouci
Přírodovědecká fakulta
Katedra zoologie a ornitologická laboratoř



Potravní preference larev chrostíků v průběhu ontogeneze

Markéta Fialová

Bakalářská práce
předložená
na Katedře zoologie a ornitologické laboratoři
Přírodovědecké fakulty Univerzity Palackého v Olomouci

Vedoucí práce: RNDr. Vladimír Uvíra, Dr.

Olomouc 2011

Fialová, M.: Potravní preference larev chrostíků v průběhu ontogeneze. Bakalářská práce, Katedra zoologie PřF UP v Olomouci, 37 s., 7 příloh, česky.

ABSTRAKT

Tato bakalářská práce je literární rešerší rozebírající problematiku potravních preferencí larev chrostíků. Shrnuje dosavadní dostupné informace týkající se potravy, potravních strategií larev chrostíků a také jejich potravních preferencí během ontogeneze. Potravní preference larev se mohou měnit v důsledku různých vlivů (abiotických i biotických, prostředí, vztahy mezi živočichy, atd.). Práce se také zabývá potravní ekologií a potravními specializacemi larev chrostíků. Nedílnou součástí jsou rovněž úvodní kapitoly zabývající se habitatem a životními cykly chrostíků, jelikož jsou v souvislosti s potravními preferencemi. Jako hlavní zdroj pro rešerši byly použité studie z mezinárodních časopisů.

Klíčová slova: Trichoptera, larvy chrostíků, potravní preference, změna potravy, ontogeneze, potravní zvyky

Fialová, M.: Food preference of caddisfly larvae during ontogenesis. Bachelor Thesis, Department of Zoology and Laboratory of Ornithology, Faculty of Science, Palacky University of Olomouc, 37 pp., 7 appendices, in Czech.

ABSTRACT

This bachelor thesis is a literary review treating of feeding preferences of caddisfly larvae. It summarizes present available information relating to food, feeding strategies and feeding preferences during ontogenesis of caddisfly larvae. Feeding preferences of larvae (Trichoptera) can change in aspect of different influences (abiotic and biotic, environment, relations between animals, etc.). This thesis is concerned with feeding ecology and feeding specializations of caddisfly larvae. Introductory chapters (habitat and life cycles of caddisfly larvae) form an integral part of this study, because they are in connection with feeding preferences. Studies published in international electronic journals were used as the primary source of this bachelor thesis.

Key words: Trichoptera, caddisflies larvae, feeding preference, changing diet, ontogenesis, feeding patterns

Prohlášení

Prohlašuji, že jsem tuto bakalářskou práci vypracovala samostatně pod vedením RNDr. Vladimíra Uvíry, Dr. jen s použitím uvedené literatury a informačních zdrojů.

V Olomouci, dne 20. 4. 2011

Podpis.....

Poděkování

Děkuji vedoucímu bakalářské práce RNDr. Vladimíru Uvírovi, Dr. za komentáře a rady k bakalářské práci a za poskytnutí studijní literatury.

Dále bych chtěla poděkovat Josefu Kašíkovi za velmi důležité připomínky, které mi poskytl při psaní bakalářské práce.

Obsah

Obsah	7
Úvod	8
1 Obecná charakteristika řádu chrostíků	9
2 Habitat larev chrostíků.....	11
3 Životní cykly chrostíků.....	13
4 Potravní preference larev chrostíků.....	14
4.1 Složky potravy a potravně funkční specializace	14
4.2 Vliv různých faktorů na potravní preference	17
4.3 Potravní ekologie	21
4.3.1 Nutriční hodnota potravy	21
4.3.2 Růstové reakce larev v závislosti na dostupných druzích potravy.....	22
4.4 Specializace na potravní zdroje	23
4.5 Morfologické odlišnosti související s potravními preferencemi.....	24
5 Potravní preference larev chrostíků v průběhu ontogeneze.....	26
Závěr	30
Použité zdroje a literatura	31
Přílohy	

Úvod

Problematika potravních preferencí larev chrostíků je předmětem mnoha studií, avšak dostupných prací řešící problematiku změny potravy larev chrostíků během jejich ontogenetického vývoje je daleko méně. Vodní bezobratlí živočichové se kategorizují do trofických skupin podle morfologické i funkční stavby ústního ústrojí a podle charakteru přijímané potravy. Larvy chrostíků jsou zastoupeny ve všech trofických skupinách. Jelikož potrava je základní požadavek pro existenci živočichů a limitující faktor, je nutné přizpůsobit se negativním vlivům, které způsobují u těchto vodních larev změnu potravních zvyků (feeding patterns). Odlišné potravní preference během vývoje larev mohou být způsobeny vnějšími vlivy, ale i morfologickou stavbou těla, která se během vývoje mění. U mladších instarů je obvyklé, že preferují potravu skládající se z menších částic (jemný detritus), pozdější instary se živí dravě nebo jsou detritovorní či herbiborní, přičemž přijímají větší části potravy. Odlišné potravní preference během larválního vývoje mohou ovlivňovat potravní síť, z tohoto důvodu je kladen požadavek na větší výzkum této problematiky. Larvy chrostíků jsou kategorizovány do potravně funkčních skupin, vycházejících z práce (Cummins 1973) na základě jejich potravních zvyků (feeding patterns). Jelikož larvy některých druhů chrostíků (především čel. Rhyacophilidae) mění během ontogeneze potravu, vznikají nejasnosti v jejich zařazení do jednotlivých trofických skupin.

1 Obecná charakteristika řádu chrostíků

Řád Trichoptera patří mezi nejrozmanitější a nejvýznamnější „vodní“ hmyz. Larvy jsou životně důležitými účastníky vodních potravních řetězců a jejich přítomnost a relativní hojnost je využívána při biologickém hodnocení a sledování kvality vody (Holzenthal et al. 2007). Trichoptera jsou blízce příbuzní řádu Lepidoptera a dohromady s nimi tvoří skupinu Amphiesmenoptera (Kjer et al. 2001). Monofylie těchto dvou řádů je potvrzená nejen morfologickou, ale také molekulární analýzou (Kristensen 1984, Wheeler et al. 2001). Doposud bylo popsáno 13 000 druhů chrostíků, zahrnujících přibližně 600 rodů ve 45 čeledích (Holzenthal et al. 2007). Řád Trichoptera je tradičně dělen na tři podřády: Annulipalpia, Integripalpia, Spicipalpia (jejichž monofyletismus je diskutabilní) (Holzenthal et al. 2007, Kjer et al. 2001). Fylogeneze řádu je znázorněna na Obr. 1 (viz přílohy).

Larvy chrostíků obývají všechny typy sladkovodních biotopů (Tajmrová 2002). Rozlišovány jsou dva základní typy larev: kampodeoidní a eruciformní (Smith 2005). Jako většina holometabolních larev (Kjer et al. 2001), mají velmi dobře vyvinuté ústní ústrojí. Hlava je plně vyvinutá a sklerotizovaná stejně jako první hrudní článek (prothorax). U některých čeledí, zejména Hydroptilidae a Hydropsychidae, je plně sklerotizovaný také meso- a metathorax. Zadeček je nesklerotizovaný, na posledním zadečkovém článku je přítomen pár análních nožek (pošinek) se silnými drápkami (Holzenthal et al. 2007, Tajmrová 2002). Končetiny u většiny druhů nejsou nijak modifikované. Larvy čel. Brachycentridae mají nohy pokryty chloupky, kterými filtrují a zachycují částičky potravy. Silné trny na končetinách larev rodu *Drusus* (čel. Limnephilidae) slouží k zachycení kořisti (Chang et al. 2009).

Larvy chrostíků jsou schopné vytvářet lepivý sekret pomocí modifikovaných slinných žláz, který používají na stavbu schránek a lapacích sítí. Podle využití snovacích žláz se larvy klasifikují do tří nadčeledí: Hydropsychoidea, Limnophiloidea, Rhyacophiloidea. Larvy nadčeledi Hydropsychoidea využívají snovací žlázy ke stavbě nepřenosných schránek a lapacích sítí. Nadčeleď Limnophiloidea zahrnuje larvy využívající snovací žlázy ke stavbě přenosných schránek trubicovitého tvaru a nadčeleď Rhyacophiloidea zahrnuje volně žijící formy larev (čel. Rhyacophilidae a Hydrobiosidae) a larvy stavící si schránky jiného než trubicovitého tvaru (čel. Glossosomatidae a Hydroptilidae) (Tajmrová

2002). Obr. 2 (viz přílohy) zobrazuje rozdělení řádu Trichoptera podle evoluce stavby schránek. Diversita mikrohabitátů osidlovaných chrostíky je důsledkem využívání různých materiálů pro stavbu schránek a je cestou k úspěchu řádu jako celku (Mackay & Wiggins 1979).

Imaga žijí terestricky týdně až měsíce s aktivitou za soumraku nebo v noci, v závislosti na druhu a habitatu. Dospělci chrostíků vykazují některé primitivní znaky, jako například skládání křídel střeovitě nad tělo, jednoduchá žilnatina a chlupatý pokryv křídel. Mají dobře vyvinuté složené oči a až tři ocelli. Hrudní články jsou oddělené. Ústní ústrojí je zakrnělé, včetně absence mandibul, ale mají dobře vyvinuté haustellum (synapomorfie řádu), které vzniklo splynutím hypopharynxu a labia. Tato struktura je používána u některých druhů k příjmu tekutin (Holzenthal et al. 1997).

2 Habitat larev chrostíků

Podobně jako jepice a pošvatky se i chrostíci pravděpodobně vyvinuli v chladných rychle tekoucích vodách, protože čeledi s primitivními znaky (např. Rhyacophilidae) se vyskytují převážně v těchto oblastech. Předpokladem pro speciaci a rozdílné využití odlišných stanovišť s vyššími teplotami a nižší hladinou rozpuštěného kyslíku byla stavba schránek, díky kterým se vyvíjí nový respirační mechanismus umožňující přežívání v těchto podmínkách. Z tohoto důvodu lze s vysokou pravděpodobností usuzovat, že původním habitatem předků Trichoptera byly chladné tekoucí vody, v nichž probíhala diferenciaci do základních skupin (nadčeledí) (Williams & Feltmate 1992).

Larvy chrostíků mohou obývat různé biotopy (např.: jezera, řeky a potoky celého světa) (Resh & Rosenberg 1984). Mají kladný vliv na trofickou dynamiku a tok energie ve vodních ekosystémech. Larvy několika málo druhů jsou striktně mořské, některé druhy žijí také v periodicky vysychajících vodách. V hloubkách pod 10 m nebyly larvy nalezeny. V alpských jezerech v polohách vyšších než 1500 m se larvy nevyskytují téměř vůbec, výjimku tvoří pouze břehové zóny dostatečně zásobované kyslíkem (Reisinger et al. 2006).

Příjem kyslíku rozpuštěného ve vodě probíhá u většiny druhů larev chrostíků vnějšími tracheálními žábry, což může vysvětlovat jejich citlivost na znečištění vody ovlivňujícího množství rozpuštěného kyslíku ve vodě. Larvy chrostíků jsou mnohdy využívány jako indikátory kvality vody, protože různé druhy se liší citlivostí na rozdílné typy znečištění (Resh & Unzicker 1975, Dohet 2002).

Existují druhy, které žijí terestricky ve všech stádiích životního cyklu (např. v Evropě tři druhy rodu *Enoicyla*) (Reisinger et al. 2006).

Habitat larev chrostíků ovlivňuje jejich potravní preference a jeho výběr je důležitý pro různé potravní strategie a nároky larev na odlišné zdroje potravy. Hlavním předmětem několika studií (Tajmrová 2002, Uvíra et al. 2005) bylo porovnávání substrátů a jejich vliv na společenstva makrozoobentosu. Z prezentovaných závěrů vyplývá, že porosty vodních makrofyt jakožto přirozené prostředí pro vodní bezobratlé živočichy tvoří nejvhodnější substrát pro bezobratlé živočichy. Tento druh substrátu zajišťuje živočichům nejen ochranu před proudem a predátory, ale především jim poskytuje významný zdroj potravy (nejen vlastními těly rostlin). Makrofyta mají dále schopnost zachycovat proudem unášené partikulované částice, především detritus, který je velmi významným zdrojem potravy

larev chrostíků. Povrch makrofyt je také vhodnou plochou pro růst epifytních organismů, které spolu s detritem vytváří biofilm neboli perifyton. Ten je považován za jeden z hlavních zdrojů potravy. Mnoho larev chrostíků využívá stélek makrofyt jako stavebního materiálu pro stavbu schránek nebo jako oporu pro lapací sítě (popř. místo lapacích sítí k zachycování potravy). Submerzní makrofyta jsou vhodným místem k lovu rozmanité potravy pro predátory (čel. Rhyacophilidae) (Tajmrová 2002, Uvíra et al. 2005, Cummins & Klug 1979).

3 Životní cykly chrostíků

Chrostíci jsou řádem hmyzu s proměnou dokonalou (Wichard & Neumann 2008). Většina druhů je univoltinní, některé druhy ovšem potřebují na ukončení vývoje více než jeden rok (Cajsbergerová 2010). Vajíčka jsou kladena do vody jednotlivě nebo jako rosolovitá hmota v gelovitých shlucích. Doba vývoje vajíčka závisí na teplotě a u většiny evropských druhů trvá 2–3 týdny. Larvy mohou po vylíhnutí setrvat v želatinové matrici ještě měsíce (Reisinger et al. 2006). Larvy procházejí obvykle pěti instary, výjimečně šesti nebo sedmi. Kukla je volná, vyvíjí se ve vodě, ve schránce pevně přichycené k podkladu. V případě volně žijících larev se jedná o schránku speciálně vytvořenou, v ostatních případech si larva ponechává schránku, kterou užívala během larválního stadia (Tajmrová 2002). Fáze kukly trvá v průměru 2–3 týdny, ovšem u některých druhů probíhá vývoj kukly celou zimu. Silné prohrátí vody urychluje vývoj kukly, naopak chladná voda jej zpomaluje (Reisinger et al. 2006). Kukla je vybavená silnými sklerotizovanými mandibulami, které jí napomáhají prorazit kuklovou schránku, aby mohla co nejrychleji vyplavat na vodní hladinu. Exuvie plovoucí na hladině je využita jako "raft", ze kterého může imago vylétnout (Rhame & Stewart 1976).

Studium potravy chrostíků během jejich vývoje vyžaduje znalost všech aspektů jejich biologie a ekologie, a především jejich životních cyklů. Délku životních cyklů chrostíků ovlivňují abiotické (teplota vody, průtok) a biotické faktory (kvalita a kvantita potravy). (Komzák 2003). Vývoj lze rozlišit na synchronní a asynchronní. Druhy se synchronními životními cykly bývají ovlivněné pravidelnými sezónními změnami abiotických a biotických faktorů. Druhy, jejichž larvy se obvykle nevyvíjí společně a kuklení a vylétávání probíhá v různou dobu v průběhu roku nebo nejsou ovlivněné výraznými pravidelnými sezónními změnami abiotických faktorů nebo kvality a kvantity potravy, mívají spíše asynchronní životní cykly. Nízká úroveň synchronizace životních cyklů způsobuje potlačení vlivu negativních faktorů, snižuje soutěžení v rámci druhů a umožňuje lepší využití potravních zdrojů a tím i zvyšuje populační hustotu druhu (Komzák 2003).

Posuzování životní historie chrostíků umožňuje studium sklerotizovaných částí těla. Pro identifikaci instaru je důležité měření šířky a délky hlavových kapsul. Používány jsou speciální histogramy pro určení larvální velikosti hlavové kapsuly.

4 Potravní preference larev chrostíků

Chrostíci využívají všechny potravní strategie, které byly pozorovány u vodního hmyzu. Pestrost a různorodost zdrojů potravy larev některých čeledí chrostíků je předpokladem k jejich značnému rozšíření (Cummins & Klug 1979). Např. omnivorní larvy patřící do čeledi Limnephilidae nebo Leptoceridae se vyskytují ve všech typech lenitických vod. Schopnost využití obrovského rozsahu potravních zdrojů podporuje rozvoj vodních bezobratlých a naopak redukuje podmínky limitující dostupnost složek potravy (Wiggins & Mackay 1978).

4.1 Složky potravy a potravně funkční specializace

Klasifikace vodních bezobratlých do potravně-funkčních skupin závisí na dostupných složkách potravy ve vodním toku a způsobu jejich využití. Rozdíly v potravě jsou založeny na velikosti částic (v detritu), přítomnosti chlorofylu (perifyton s dominujícími řasami) a obsahu bílkovin přítomných v živočišné kořisti. Wiggins a Mackay (1978) rozdělují potravu na živočišný materiál, cévnaté rostliny, řasy a detritus, jehož složení se může měnit v závislosti na ročním období a typu vodního toku.

Cummins a Klug (1979) uvádějí detritus jako nejdůležitější složku potravy vodních bezobratlých. Popisují detritus jako neživý organický materiál (primárně rostlinné tkáně) společně s asociovanou mikroflórou (např. fungi, bakterie, v menším zastoupení někteří protozoa, rotifera, nematoda a microarthropoda). Jeho složky tvoří FPOM (fine particulate organic matter, <1 mm) a CPOM (coarse particulate organic matter, >1 mm). Detritus je tvořen organickými i anorganickými částicemi, jejichž oddělení je ve vodním prostředí prakticky nemožné a v laboratorních podmínkách velmi obtížné. CPOM byl dále rozdělen na dřevěný a nedřevěný materiál (listí, jehličí, fyto materiál). Část FPOM byla stanovena jako UPOM (ultrafine particulate organic matter, 0,5 – 50 μm). Podle konvence jsou organické látky menší než 0,5 μm považovány za rozpuštěné (DOM – dissolved organic matter). Dřevěný materiál je dále rozdělen na hrubý (>10 cm v průměru) a jemný (1 mm – 10 cm). Houby (především vodní Hyphomycetes) jsou hlavními kolonizátory CPOM a činností jejich enzymů vzniká FPOM, UPOM a DOM. Na tomto procesu se také podílejí živočichové z kategorie drtičů (shredders) a bakterií.

Další významná složka potravy podle Cumminse a Kluga (1979) je perifyton, jehož hlavní složkou jsou řasové nárosty. Rozhodující složkou výživy vodních bezobratlých živočichů se perifytonem jsou právě řasy. V závislosti na druhu a související biochemické rozmanitosti řas poskytují nízké poměry obsažených prvků C a N často vyváženou potravu pro škrabače (scrapers). V porovnání s vláknitými řasami v perifytonu jsou rozsivky bohatší z hlediska abundance i druhového zastoupení. Larvy chrostíka *Silo nigricornis* jsou zcela fytofágní a specializují se především na řasy (rozsivky) (Slack 1936).

Makrofyta se zdají být málo využívaným zdrojem potravy larev v tekoucích vodách. Pouze někteří chrostíci čel. Hydroptilidae jsou obligátní fytofágové, kteří napichují řasové buňky a vysávají jejich obsah. Omezené využívání makrofyty jako zdroje potravy vodními herbivory je způsobeno velkým obsahem celulózy a ligninu v jejich buněčných stěnách, což způsobuje nestravitelnost jejich proteinů (Cummins & Klug 1979). Potravní zvyky (feeding patterns) chrostíků čel. Phryganeidae živočichů se tkáněmi cévnatých rostlin nebyly dosud příliš studovány. Mezi nemnohé práce zaměřené na tuto tematiku patří (Smirnov 1962), která poukazuje na rozhodující význam vlivu biochemických rozdílů (v obsahu aminokyselin) mezi určitými druhy rostlin pro některé konzumenty.

Potrava živočišného původu byla shledána díky vysokému obsahu bílkovin a kalorií jako nejkvalitnější (Anderson 1976). Podrobná analýza obsahu střeva larev chrostíků odhaluje larvy pakomárů (Chironomidae) a jepic (Baetidae) jako nejčastější kořisti predátorů (*Rhyacophila sp.*, *Hydropsyche sp.*) (Basaguren et al. 2002, Thut 1969).

Anorganický materiál a minerály nepatří mezi nutričně významné zdroje potravy, avšak mohou mít specifické funkce v těle. Např. zrnka písku, která byla nalezena ve střevě larev *Pteronarcys californica* (Richardson & Gaufin 1971) se mohou podílet na obrušování nestravitelných kusů potravy a s následnou regurgitací usnadňovat trávení. Požití granulí písku mohlo být ovšem náhodné a regurgitace jen prevence před poraněním střevní stěny (Wiggins & Mackay 1978).

Tab. 1 (viz přílohy) představuje procentuální zastoupení typů potravy některých druhů chrostíků.

Podle typu přijímané potravy a podle způsobu jejího zpracování se chrostíci klasifikují do 4 trofických kategorií: shredders (drtiči), collectors (sběrači), scrapers (seškrabávači) a predators (predátoři) (Cummins 1973). V práci je dále prezentována kategorie piercers (napichovači), což jsou především larvy chrostíků čel. Hydroptilidae, přizpůsobené svou malou velikostí na šplhání po stélkách makrofyty (vláknitých řas) a konzumaci obsahu řasových buněk pomocí adaptovaného ústního ústrojí (Cummins & Klug 1979).

Hlavní úlohou drtičů je transformace hrubšího materiálu (listový opad, CPOM) na menší částice (FPOM), které tvoří velmi důležitou součást potravy jiné funkční skupiny – sběračů. Chrostíci patřící do této potravní kategorie jsou především zástupci nadčel. Limnephiloidea (Cummins et al. 1989). Drtiči představují dominantní potravní skupinu mezi bezobratlými (Pouličková et al. 1998).

Sběrači jsou podle Cumminse (1973) rozděleni na dvě podskupiny. První podskupina je přizpůsobena k odchytu a filtrování malých částic rozptýlených ve vodním proudu (filtering collectors, transport collectors), zatímco druhá k shromažďování potravních částic z povrchu sedimentů (gathering collectors, sediment collectors).

Další skupinou jsou tzv. škrabači (scrapers), kteří se živí perifytonem (především rozsivkami) (Pouličková et al. 1998). Tato skupina organismů má společné rysy v morfologických adaptacích mandibuly, např. chrostíci čel. Glossosomatidae mají mandibuly „naběračkovitého“ tvaru s ostrým okrajem umožňujícím seškrábnutí adhezaného materiálu na různém povrchu substrátu. Škrabači mají také obvykle další morfologické adaptace, např. dorsoventrální zploštění těla, které jim umožňuje přebývání v rychle proudících bystřinách a horských potocích (Cummins & Klug 1979).

Skupina chrostíků přijímající živočišnou potravu (predátoři) se rozděluje na aktivní predátory, kteří si většinou nestaví schránky ani sítě a kořist vyhledávají aktivně, a filtrující predátory vychytávající potravu živočišného původu do svých lapacích sítí. Zástupci ostatních potravních skupin (sběrači, drtiči, škrabači) mohou využívat této potravní strategie v určité fázi vývojového cyklu. Jedná se o kritickou fázi růstu, kdy je důležitý vysoký příjem proteinů (Cummins & Klug 1979, Anderson 1976).

Rozdělení bezobratlých do trofických skupin vychází z práce Cumminse (1973), ale není pevně stanovené a někteří autoři si ho přetvářejí a upravují pro lepší využití v experimentech. Např. Tajmrová (2002) rozděluje skupinu sběrači na část přiřazenou ke scrapers (dohromady perifyton feeders) a část tvořící dvě nové skupiny (net-spinning collectors a net-spinning predators). Většina chrostíků nadčel. Limnephiloidea jsou drtiči nebo škrabači a chrostíci nadčel. Hydropsychoidea jsou charakterističtí filtrátoři nebo predátoři, pomocí hedvábné sítě sbírají seston nebo chytají kořist. Chrostíci mohou být také „výběroví konzumenti“ (selective feeders), přednostně vybírají výživnější potravu ze své sítě (řasy, živočichové). Někteří chrostíci nadčel. Limnephiloidea (Brachycentridae: *Brachycentrus*) jsou filtrátoři vychytávající částice rozptýlené ve vodním sloupci tím, že vystrkují ze schránek nohy do proudu (Chang et al. 2009). Někteří schránky stavějící

chrostíci se specializují na seškrabávání řas a mohou oslabit diverzitu řasových společenstev.

Podle grafu (Obr. 4, viz přílohy) zobrazujícího průměrný příjem různých typů potravy spotřebovaných druhem *Hydropsyche sp.* během roku lze kategorizovat tohoto chrostíka do trofické skupiny škrabačů nebo filtrátorů.

(Weaver III & Morse 1986) odvodili následující evoluční vývoj potravních strategií chrostíků (Obr. 3, viz přílohy): společný předek skupiny Trichoptera i Lepidoptera (1) se specializoval u řádu Lepidoptera na drcení živé rostlinné tkáně. Předek řádu Trichoptera (2) zpracovával FPOM a CPOM, preferoval vlhké prostředí v mikrobiálně bohatých půdách nebo vodní prostředí (břehové zóny, pomalu se pohybující vodní toky nebo bažiny). Předek skupiny Integripalpia (3) je detritivorní, objevují se ovšem základy nové potravní strategie: škrabání (scraping). Předek skupiny Annulipalpia (4) se specializuje pouze na zpracování jemných částic organické hmoty. Předchůdce skupiny Spicipalpia (7) pokračoval ve zpracovávání FPOM. Na obrázku lze také zpozorovat podrobný vývoj trofických kategorií jednotlivých čeledí chrostíků.

4.2 Vliv různých faktorů na potravní preference

Podle trofických skupin lze předpokládat specifické preference chrostíků k jednotlivým typům potravy. Tyto preference se ale mohou měnit díky různým vlivům, ať už fyzikálním či biologickým, které na ně působí.

Při nedostatku preferované potravy se z chrostíka stává oportunist a konzumuje potravu, která je v daném prostředí k dispozici (Anderson 1976). Příkladem jsou některé druhy chrostíků rodu *Ceraclea* živící se v larválním stádiu životního cyklu sladkovodní houbou pouze pokud je k dispozici nebo pokud se jiné zdroje potravy nevyskytují (Resh et al. 1976).

Naproti tomu některé larvy drtičů upřednostňují jiné, výživnější, potravní zdroje, ačkoli primárně konzumovaná potrava drtičů je listí, a to právě díky jeho nadbytku nad ostatními potravními zdroji v toku. Výsledek práce interpretuje zjištění, že detritivoři (ze skupiny drtičů) nepreferují listový opad i v případě jeho hojnosti, ale ve skutečnosti aktivně vybírají jiné typy potravy (vláknité zelené řasy nebo makrofyty) (Friberg & Jacobsen 1994). Tento poznatek dokládá také studie (Jacobsen & Friberg 1995), ve které byly zkoumány potravní

preferenci drtiče *Anabolia nervosa* ze dvou potoků s různou dostupností potravy. Závěr studie ukazuje, že preference larev není zcela v souvislosti s předchozí potravní zvyklostí. Schopnost přijímání čerstvých listů *Potamogeton sp.* určitými populacemi larev tedy není podmíněna dlouhou expozicí tohoto zdroje v oblasti. Vysoké preference pro čerstvé ponožené makrofyty naznačují schopnost larev aktivně vybrat *Potamogeton sp.*, i když alternativní zdroje potravy (např. listový opad) jsou v dané oblasti hojné (Jacobsen & Friberg 1995).

Pokud je v daném prostředí zvýšená konkurence, mohou se larvy přizpůsobit a změnit buď charakter potravy, nebo stanoviště výskytu. Muotka (1990) prezentuje teorii vnitrodruhového soutěžení. Poukazuje, že změna potravních preferencí chrostíků je způsobena vysokou konkurenceschopností v rámci druhu. Lavandier a Cereghino (1995) zkoumali koexistenci dvou druhů larev rodu *Rhyacophila*. Nepatrné rozdíly ve velikosti přijímané potravy a potravní zvyky (feeding patterns) larev částečně redukuje mezidruhovou konkurenci a způsobují optimální soužití v prostoru. IV. instar larvy *R. evoluta* a V. instar larvy *R. intermedia*, které mají nejpodobnější biologické vlastnosti, mohou v případě absence druhého druhu obývat stejná stanoviště, ovšem v případě koexistence obou druhů v rámci jednoho biotopu budou preferovaně obývat různá stanoviště (Lavandier & Cereghino 1995).

Jedním z fyzikálních faktorů majících vliv na potravní preference je teplota (Rumbos et al. 2010), která významně ovlivňuje množství a kvalitu potravy v proudu. Teplota vody je jeden z klíčových faktorů ovlivňujících metabolismus (Haidekker & Hering 2008). Se zvýšením okolní teploty (např. z 8 na 15°C) se mění stav střeva a retenční čas potravy ve střevě klesá (Sangpradub & Giller 1994). Teplota může dále ovlivňovat densitu řas a perifytonu nebo mikrobiální populaci na částech detritu. Během teplých měsíců jsou filtrátory hojně využívány jejich lapací sítě, do kterých zachycují plankton a drobné živočichy s převažující složkou planktonních korýšů. V zimních měsících larvy přestávají využívat lapací sítě a upřednostňují potravu tvořenou rozsivkami a vláknitými zelenými řasami (Rhame & Stewart 1976), tzn., přesouvají se ze skupiny filtrátorů (filter feeders) do skupiny škrabačů (grazers). S rostoucí teplotou vody klesá množství rozpuštěného kyslíku (Williams & Hynes 1973), což může být jeden z faktorů zapříčiňujících změnu stanoviště a tím i potravní preference chrostíků.

Některé dravé larvy chrostíků jsou ovlivněny také cirkadiálními rytmy. Vykazují výrazně větší potravní aktivitu v noci. Preferují vyhledávání pohyblivější kořisti (larvy

r. *Baetis*) za soumraku a za svítání, naopak během noci upřednostňují méně pohyblivou kořist (larvy pakomárů - Chironomidae) (Elliott 2005a).

Potravní preference některých omnivorních druhů chrostíků mohou být vázané na období. S měnícím se ročním obdobím se mění také typ přijímané potravy. Sezónní změny v preferencích potravy bezpochyby přímo souvisí s celkovou dostupností jednotlivých typů potravy v daném období. Na jaře je nejvíce konzumovaný detritus. V létě je největší dostupnost živočišné potravy pro dravé larvy, fragmenty rostlin jsou preferenčně konzumovány na sklonku léta a na začátku podzimu. Během zimy tvoří hlavní složku potravy řasy (Mecom 1972). Tato studie dále uvádí, že nárůst populace rozsivek v zimě je způsoben dopadáním většího množství světla na vodní hladinu (bezlisté stromy redukují zastínění). Zároveň dochází ke snižování množství detritu. Je možné předpokládat, že spotřeba určitého zdroje potravy se v daném období zvyšuje kvůli nedostatku jiných potravních složek.

Malas a Wallace (1977) se zabývali rozdíly mezi lapacími sítěmi určitých druhů chrostíků a jejich vlivem na potravu. Lapací sítě tří druhů chrostíků (čel. Philopotamidae, Hydropsychidae) se liší zejména velikostí ok. Studie podporují tvrzení, že velikost přijímaných částic potravy je důležitým aspektem potravních specializací mezi druhy (Malas & Wallace 1977). Největší druhy chrostíků (čel. Hydropsychidae) si vybírají místa s nejrychleji proudící vodou, kde mohou do svých hrubých sítí s poměrně velkými oky efektivně zachycovat nutričně výhodné velké částice potravy (planktonní korýše) (Muotka 1990). Struktura sítí a larvální příbytky podporují fylogenetické umístění podčel. Arctopsychinae na úroveň primitivní skupiny Hydropsychidae. Ve vývoji larev čel. Hydropsychidae je patrná tendence k vytváření komplikovanějších „lapacích zařízení“ (feeding structures) a velikost ok v sítích se v průběhu fylogeneze zmenšuje (Wallace 1975). Potravní preference některých larev chrostíků mohou záviset na výskytu kořisti v souvislosti s jejich lapacími technikami (Reiso & Brittain 2000).

Analýza střevního obsahu larev ukázala, že potrava je ovlivněná rozmístěním úkrytu na různých částech substrátu (Harding 1997). Chapman a Demory (1963) označili larvy připojené ke spodní straně kamenů za obligátní detritovory (detritus-feeders). Larvy na horním povrchu substrátu vykazovaly větší příjem potravy (rozsivky a rostlinný materiál), což je pravděpodobně způsobeno vlivem její snadnější dostupnosti. To může odpovídat za rozdíly v potravě.

Experiment zabývající se sledováním a změnami potravy procházející střevem velkých larev chrostíků (predátorů) dokázal skutečnost, že potravní aktivitu také do značné míry

ovlivňuje hladovění. Při kratším období hladovění (max. 72 hod.) se zvyšuje predace v následujících 24 hodinách po hladovění, ale při hladovění trvajícím déle než zmíněných 72 hodin se potravní aktivita snižuje (Sangpradub & Giller 1994).

V mnoha případech má velký vliv na potravní preference chrostíků (především drtičů) druh a stáří listů okolní vegetace, chemické složení listů a jejich nutriční hodnota a v neposlední řadě také kolonie mikromycet.

Druhy listů (z různých druhů rostlin), stáří (čerstvé/senescentní) a stav (nativní/stabilizované – ve smyslu kolonizované hyphomycety a bakteriemi) listů mají významný vliv na množství listového materiálu, který byl zpracován larvami. Stabilizované listy jsou obvykle zpracovány nejrychleji. Stabilizace listů u různých druhů rostlin zvyšuje obsah dusíku a tím i jejich nutriční hodnotu. Senescentní listy byly zpracovány rychleji než čerstvé (Nolen & Pearson 1993). Rincón a Martínez (2006) zkoumali vliv chemického složení původních druhů listů na potravní preference a růst drtiče (čel. Calamoceratidae). Studovali schopnost larev rozlišovat různé druhy rostlin a vliv listů konkrétních druhů rostlin na jejich růst. Larvy preferovaly listy druhů s vysokým obsahem živin a nízkou koncentrací ligninu a polyfenolů a odmítaly listy s nízkým obsahem živin a vysokou koncentrací ligninu a polyfenolů. Pozoruhodné je, že larvy využívaly listy rostliny preferenčně nevhodné ke stavbě schránek (Rincón & Martínez 2006).

Některé druhy chrostíků se preferenčně živí listy infikovanými houbami (Fungi) (Mackay & Kalf 1973). Je všeobecně známo, že vodní hyfomycety kolonizující ponořené listy zvyšují nutriční hodnotu listového detritu a že houbové biomasy hrají větší roli v růstu drtičů než samotná listová pletiva (Chung & Suberkropp 2009). List v proudu je tvořen mozaikou plošek (oblastí) skládající se z vlastní listové tkáně a z oblastí kolonizovaných vodními hyfomycety. Tyto plošky se mohou lišit ve složení a ve stupni zpracování listové tkáně. Představují tedy prostorově heterogenní potravní zdroj různorodých kvalit pro detritovory. Arsuffi a Suberkropp (1985) studovali schopnost larev (drtičů) rozpoznávat kvalitu těchto různě kolonizovaných listů jako potravního zdroje. V obou experimentech bylo dokázáno selektivní přijímání vzorků různě kolonizovaných listů. Larvální výběr byl ovlivněn druhem houby a stupněm kolonizace (Arsuffi & Suberkropp 1986). To naznačuje, že různé druhy mikromycet mají odlišnou nutriční kvalitu (Arsuffi & Suberkropp 1985).

Studie (Arsuffi & Suberkropp 1988) dokazuje, že různá úprava listů mění jejich chutnost a tedy ovlivňuje potravní preference larev. Arsuffi a Suberkropp (1988) přidávali glukosu do kultury houbové kolonie na listu. To způsobilo nárůst hmotnosti listů

a zpomalení činnosti enzymů způsobujících rozklad listů. Larvy preferovaly listy s koloniemi mikromycet obohacenými glukosou, ale výsledné míry růstu se významně nelišily v porovnání s larvami, které konzumovaly listy bez glukosy.

4.3 Potravní ekologie

4.3.1 Nutriční hodnota potravy

K posuzování nutriční hodnoty jednotlivých typů potravy je nutné znát stavbu střeva a základní štěpící mechanismy rozhodující o tom, které složky potravy budou dále zpracovány, které uloženy do zásoby a které odstraněny. Střeva pozdních larválních instarů některých omnivorních a detritovorních druhů chrostíků mají základní stavbu. Proteolytická aktivita ve střevě je mimořádně vysoká. V přirozených podmínkách je trávení polysacharidů omezeno na α -1,4-glukany a β -1,3-glukany. Střevní enzymy vykazují zanedbatelnou štěpící činnost celulosy, karboxymethylcelulosy, xylanu a karubinu (složek významných strukturálních polysacharidů vyšších rostlin). Žádná aktivita nebyla detekována k chitinu (Martin et al. 1981). Podle Cumminse (1973) je vyvozování závěrů týkajících se výživnosti různých složek potravy na základě rozboru obsahu střev velice obtížné z důvodů odlišné rychlosti stravitelnosti jednotlivých složek. Měkké tkáně bezobratlých jsou tráveny rychle a jejich retenční čas ve střevě je krátký. Podobně obtížné je určit mikroflóru asociovanou s detritem, naopak části rostlinné tkáně (lignin, celuloza) jsou těžko rozložitelné a dají se definovat.

Pro larvy chrostíků má velký nutriční význam hladina i poměr prvků N a C. Iversen (1974) přikládá velkou důležitost obsahu dusíku v listech pro růst některých larev chrostíků. Otto (1974) pozoroval u menších larev vyšší účinnost asimilace uhlíku než u větších larev.

Jacobsen a Sand-Jensen (1994) zkoumali množství nutriční hladiny některých prvků vyskytujících se v určitém zdroji potravy. Spotřeba nativních listů buku (*Fagus sp.*) byla na počátku experimentu dvakrát vyšší než v případě dalších typů potravy, ale v průběhu experimentu došlo ke snížení spotřeby vlivem sezónního poklesu obsahu dusíku v listech. Obsah tuků a bílkovin byl odlišný v jednotlivých zdrojích potravy. Larvy spotřebovávající olšové listy (*Alnus sp.*) hromadily více tuku než larvy živící se rdestem (*Potamogeton sp.*), zatímco naopak tomu bylo v případě akumulace proteinů. Asimilace uhlíku byla stejná (44 %) pro všechny tři položky potravy (*Fagus sp.*, *Alnus sp.*, *Potamogeton sp.*). Uhlík

patří mezi nejvíce asimilované prvky v případě larev – drtičů. Studie ukazuje, že čerstvé tkáně *Potamogeton perfoliatus* poskytují cenný zdroj potravy pro fakultativního drtiče *Anabolia nervosa* (Jacobsen & Sand-Jensen 1994).

Going a Dudley (2008) prezentují, že je důležitá nejen nutriční kvalita potravy (v daném případě listí), ale i doba, za kterou se z listí stane materiál vhodný ke konzumaci drtičů. Čerstvá potrava má nejvyšší výživnou hodnotu, a tedy největší procento zastoupení uhlíku a dusíku.

4.3.2 Růstové reakce larev v závislosti na dostupných druzích potravy

V práci (Fuller & Mackay 1981) byly zkoumány růstové reakce larev chrostíků během konzumace omezené rozmanitosti potravy (listy, detritus, rozsivky, živočišný materiál). Pokud byly larvy živeny živočichy, larvální hmotnost se zvýšila 7 krát než v případě příjmu rostlinné potravy nebo detritu. Pokud byly hlavní složkou potravy rozsivky, byla larvální hmotnost 4,6 krát vyšší. Detritus má malý význam pro pozdější instary, naopak mladší instary na něm mohou být závislé. Při konzumaci rozsivek byly příspěvky růstu larev všech druhů a instarů největší. Materiál živočišného původu se lišil v závislosti na ročním období, druhu a instaru. Tyto výsledky naznačují, že autotrofie může být velmi významným faktorem toku energie uvnitř vodních ekosystémů, zejména pokud jde o rozmanitost a hojnost filtrátorů (Fuller & Mackay 1981).

Otto (1974) zkoumal růst, energetický obsah a tok energie v těle (metabolismus) larev chrostíků. Při velmi nízkých teplotách (1,8 °C) značně poklesla dostupnost preferované potravy a růst se tedy výrazně lišil v průběhu sezóny. Míra růstu by se zvýšila v případě, že by byly dostupné i kvalitnější zdroje potravy. To by vedlo k vyšší hmotnosti larev, kukel i imág. Southwood (1966) tvrdí, že vyšší hmotnost samic zvyšuje fecunditu (plodnost) a tím i populační hustotu. Kvalitu potravy lze tedy považovat za limitující faktor. Dočasný nedostatek kvalitní potravy (v zimě) ve vodním toku nutí larvy vyhledávat potravu také mimo prostředí, ze kterého byla obvykle čerpána. (Elliott 1970, Otto 1971).

Larvy chrostíků čel. Lepidostomatidae a Limnephilidae jsou typičtí detritivoři. Byl studován vliv obohacení potravy živočišným materiálem na jejich růst a fitness. Prokázán byl pozitivní vliv doplňků rostlinné potravy živočišnými tkáněmi na růst a vývoj larev a výslednou vyšší hmotnost dospělců (Ito 2005). Ačkoli je potrava živočišného původu přijímána minimálně a také se vyskytuje ve středním obsahu v minimálním množství, má velký význam. Jedinci živeni pouze detritem měli v konečném stadiu vývoje deformované

části těla. Výskyt deformací křídel u imág (čel. Limnephilidae) v případě, že larvy konzumovaly pouze detritus, může mít také souvislost s nedostatkem mastných kyselin. Lipidová složka přijatá s živočišnou potravou je také významným doplňkem potravy, protože velký nárůst hmotnosti v posledním instaru je způsoben využitím zásob tuků (Anderson 1976).

Předmětem experimentu ve studii Jannot et al. (2008) bylo posouzení možnosti udržení nebo podpory fitness jedinců (čel. Limnephilidae) během působení negativních environmentálních vlivů (vyschnutí přirozeného vodního prostředí výskytu) při zajištění dostatečných zdrojů potravy. Bylo zjištěno, že doplňující složky potravy sice způsobily pozorovatelný rychlejší růst larev a nárůst množství dospělců v přirozených podmínkách výskytu, ovšem vliv na růst a vývoj larev nebyl příliš významný. Vysychání přirozeného vodního prostředí způsobilo snížení tempa růstu a zpomalení vývoje. Byla pozorována výrazně vyšší citlivost samičích larev na potravu nebo vysychání v porovnání se samčími larvami. Výsledky naznačují, že vysychání vodního prostředí může mít negativní vliv na budoucí fitness jedinců a může zvyšovat prereproduktivní úmrtnost. Bohužel tyto negativní dopady na životní historie nemohou být překonány dodatečnými zdroji výživy u chrostíků (Jannot et al. 2008).

4.4 Specializace na potravní zdroje

Hoffmann (2000) studoval larvy chrostíka *Lasiocephala basalis* (čel. Lepidostomatidae) a jejich vztah k dřevěným materiálům. Larvy vykazovaly významné preference k organickým substrátům, zejména k dřevním úlomkům, listům a ponořeným kořenům olše ve všech stadiích životního cyklu (Obr. 5, viz přílohy). Pomocí střevní analýzy bylo dokázáno, že larvy se chovají jako fakultativní xylofágové. Jejich potravou je dřevní materiál, ale jako nutriční zdroj využívají v případě dostupnosti také listový opad. Od dubna do června, kdy přítomnost listového opadu klesá na minimum, se larvy objevují převážně na dřevě.

Chrostíci patřící do rodu *Ceraclea* (čel. Leptoceridae) zahrnují několik druhů živících se pouze sladkovodní houbou. Rod *Ceraclea* zahrnuje druhy, jejichž larvy jsou kategorizovány do skupiny škrabači, fytofágové a predátoři sladkovodních hub. U larev byly zjištěny různé životní cykly a rozdílné tolerance kvality vody (Resh 1976). Poslední čtyři z pěti larválních instarů *Ceraclea nigronervosa* preferovaly sladkovodní houbu

Spongilla lacustris (Solem & Resh 1981). Chrostík *Ceraclea fulva* se žíví výhradně sladkovodní houbou *Ephydatia sp.* (Corallini & Gaino 2001). *Ceraclea joannae* je nový druh, který se žíví sladkovodním hlemýžděm *Somatogyrus virginicus* (čel. Hydrobiidae) (Morse & Lenat 2005). Tato studie je první zprávou dokumentující jinou kořist chrostíků rodu *Ceraclea* než sladkovodní houby a také první zprávou o hlemýždí predaci larvami chrostíků v Severní Americe.

Zajímavostí je například chrostík *Philanisus plebeius* žijící na Jižním ostrově Nového Zélandu. Obývá mořské přílivové zóny a během celého životního cyklu zahrnujícího 7 larválních instarů se žíví především bezvápenatými řasami. Kukly byly nalezeny pouze na červených řasách *Corallina officinalis*. Vajíčka byla nalezena po většinu roku v coelomové dutině hvězdice *Patiriella regularis*. Kladení vajíček je pravděpodobně zprostředkováno přes póry a nově vylíhlé larvy opouštějí hostitele stejnou cestou nebo přes žaludeční stěnu. Vývojové stadium vajíček je při teplotě 16 – 18 °C delší než 30 dnů. *Philanisus plebeius* pravděpodobně kolonizoval Nový Zéland. Původním přirozeným prostředím pro tohoto chrostíka byla Austrálie, kde se vytvořila specializace ve způsobu kladení vajíček do hvězdice *Patiriella exigua*. *P. regularis* je méně hojná než *P. exigua* a může být nedostupná pro některé chrostíky, kteří kladou vajíčka mezi řasy přílivové zóny (Winterbourn & Anderson 1980).

V práci Resh a Houp (1986) byla studována životní historie chrostíka *Dibusa angata* (čel. Hydroptilidae). Instary I. – IV. se vyskytují u základu stélek sladkovodních červených řas *Lemanea australis* (Rhodophyta: čel. Lemnaceae). Vnitřnosti čtvrtého instaru obsahují rozsivky vyskytující se na červených řasách nejspíše jako epifyty. Larvy pátého instaru patří mezi zvláštní případy vodního hmyzu, protože jsou zcela závislé na řase *L. australis*. Využívají ji jako zdroj potravy a materiál pro stavbu pupalia. Chrostíci tohoto druhu stavějící schránky si ji obvykle jedním koncem připevňují ke stélce řasy *L. australis* a někdy pojídají živé řasy, které tvoří schránku. *Dibusa angata* sdílí morfologické podobnosti s australským druhem *Maydenoptila cuneola*, který se vyskytuje ve spojení s červenou řasou *Batrachospermum sp.* (Resh & Houp 1986).

4.5 Morfologické odlišnosti související s potravními preferencemi

Na rozdíl od ústního ústrojí dospělců je larvální ústní ústrojí dobře vyvinuté a skládá se z páru dobře vyvinutých mandibul, páru krátkých, kompaktních maxil a labia. Labrum je

většinou jednoduchý útvar podobný laloku, ovšem u čel. Philopotamidae je vysoce modifikovaný (tvoří membranózní strukturu ve tvaru písmene T). Maxila a labium tvoří složené struktury. Krátké čelistní a labiální palpy jsou většinou přítomny. Otvor snovací žlázy je na vrcholu labia, které je v některých případech utvářeno jako štíhlá vystupující struktura. Kusadla drtičů a býložravců jsou široká s apikálními řeznými zuby, zatímco škrabači mají kusadla protáhlejší s rovnými okraji. V případě predátorů, jako například u rodu *Oecetis*, jsou apikální zuby špičaté (Holzenthal et al. 2007).

Boon (1985) se zabýval různými strategiemi rozměňování potravy larev posledního instaru čel. Hydropsychidae. Fylogeneze čel. Hydropsychidae je do značné míry založena na dentálním vývoji. Jednotlivé podčeledi mají různý stupeň dentálního vývoje. Vývoj velkých zubních plátů pro zpracování potravin významně přispěl k větší adaptibilitě zástupců vyvinutějších podčel. Hydropsychinae a Macronematinae. U některých jedinců (např. podčel. Macronematinae) byla ovšem místo dentální adaptace pozorována adaptace střev k drcení potravy. Williams a Hynes (1973) prezentují, že chrostíci čel. Hydropsychidae jsou přizpůsobení k příjmu velice různorodé potravy a zřejmě proto mají ve střevě strukturu (tzv. “gastric mill”), která jim napomáhá drtit pevné schránky pozřených rozsivek. V jiné práci odhalila analýza střevního obsahu larvy *Amphipsyche meridiana* různé způsoby drcení rozsivek i obrněnek. Ke stanovení přesné funkční úlohy ústního ústrojí v každém typu rozměňování jsou nezbytné další studie (Boon 1985).

Rozdílná potravní strategie larev a morfologické odlišnosti ve stavbě kusadel umožňují klasifikovat čeleď Limnephilidae do dvou skupin. První, obsahující podčeledi Dicosmoecinae, Apataniinae, Neophylacinae a Goerinae, jsou převážně škrabači využívající perifyton a jemné organické částičky z kamenitých povrchů. Někteří zástupci podč. Dicosmoecinae mají zoubky na kusadlech a živí se CPOM, tudíž je možné kategorizovat je do skupiny drtičů, ale ostatní reprezentanti této podčeledi fungují jako škrabači. Zbývající tři podčeledi nemají mandibulární zoubky a patří do kategorie škrabači. Druhá skupina, zahrnující podčeledi Limnephilinae a Pseudostenophylacinae, jsou drtiči a mají zoubky na kusadlech (Wiggins & Mackay 1978).

Škrabači se vyskytují převážně v proudících vodách, vyjma rodu *Ironoquia* (čel. Limnephilidae), který obývá přechodné (temporární) toky. V porovnání s drtiči, kteří vykazují značnou diversifikaci nejen v lenitických, ale také v lotických úsecích toku, lze tvrdit, že trofická kategorie „škrabači“ je vystavena určitým omezením týkajících se stanovištních požadavků, protože škrabači měli malý úspěch v lenitických vodách (Wiggins & Mackay 1978).

5 Potravní preference larev chrostíků v průběhu ontogeneze

Změna výběru potravy během ontogeneze může ovlivnit potravní řetězec. Proto je důležité zjistit, zda se liší potrava a potravní aktivita mezi jednotlivými fázemi života stejného druhu (Elliott 2005a, Elliott 2005b).

Téměř ve všech zde zmíněných studiích zabývajících se potravními preferencemi larev chrostíků v průběhu ontogeneze byly použity k výzkumu dvě techniky. První technikou je podrobná analýza obsahu vypreparovaného střeva za účelem stanovení frekvence a abundance výskytu jednotlivých typů potravy ve střevech larev (Martin & Mackay 1982). Druhá technika, sloužící k výzkumu potravních zvyků (feeding patterns), se obvykle skládá z několika dílčích pokusů nasimulovaných v laboratorních podmínkách.

Analýza střevního obsahu

Vzorek je ze zkoumané lokality odebrán z každého substrátu, pokud možno, aby obsahoval všechna larvální stadia studovaného druhu. Vzorky jsou uchovány v 10 % formalinu. V případě, že larva užívala schránku, je vhodné ji odstranit. Dále je preparát přichycen pod lupou. Po proříznutí tělní stěny skalpelem je celé střevo přeneseno do připraveného glycerolu na podložním sklíčku. Střevní obsah je od peritrofické membrány oddělen pod mikroskopem při použití 400x zvětšení. Střevní obsah je dále různými způsoby hodnocen a kategorizován do skupin potravních zdrojů (dřevní materiál, listový opad, vláknité řasy, rozsivky, minerální částice a amorfní detritus či perifyton – viz výše). Listový materiál je identifikován podle přítomnosti stomat a stomatárních buněk. Dřevěný materiál je rozpoznán díky vysokému obsahu ligninu v buněčných stěnách a přítomnosti tracheid (Hoffmann 2000).

Pro důkladné studium rozdílů střevního obsahu by měly být larvy odebrány v různých časech dne a noci. Odběry by se měly přibližně pravidelně opakovat během 24 hodin (Hoffmann 2000).

K určení plnosti obsahu střeva je možné použít poměr: maximální průměr střeva/šířka hlavové kapsuly (použito ve studii Tajmrová & Helešic 2007).

Změny stanoviště a potravy během ontogeneze jsou známy u mnoha druhů vodních živočichů (Céréghino 2006, Céréghino 2002, Basaguren et al. 2002, Lavandier a Céréghino 1995). Céréghino (2006) se zabýval kvalitativními (charakter a složení

přijímané potravy) i kvantitativními (množství přijímané potravy) změnami v potravě během ontogenetického vývoje u larev chrostíků, ale i u larev pošvatek. Je pravděpodobné, že změny potravy jsou zapříčiněny různými požadavky (prostor, podmínky prostředí, dostupnost potravy a biotická interakce – zamezení kompetice). Céréghino (2006) konstatuje, že potravní preference larev během vývoje nejsou doposud důkladně prozkoumané a vyžadují další náročné studie.

Je ověřeno, že larvy během růstu a s přechodem z jednoho instaru do druhého vykazují odlišné potravní nároky. Obvykle mladší instary preferují jemnější potravu, resp. hmotu s částicemi o průměrné velikosti 50 – 250 μm (odpovídá detritu) a pozdější instary přijímají potravu větší velikosti (Elliott 2005a, Fuller & Mackay 1981, Basaguren et al. 2002, Muotka 1990). Markantnější rozdíly ve velikosti částic přijímané potravy jsou prokázány při porovnání nejmladších instarů (I, II) s nejstaršími (IV, V). Nicméně studie Tajmrová a Helešic (2007) přikládá stejnou důležitost podobným rozdílům ve stravě IV. a V. instaru larvy chrostíka *Hydropsyche saxonica*. Amorfní detritus je nejdůležitějším zdrojem potravy pro IV. instar, zatímco V. instar preferuje hlavně živočišnou kořist a buněčný detritus (Tajmrová & Helešic 2007). Larvy živící se po celou dobu svého vývoje detritem vykazují rozdíly v preferencích na základě jeho složení. Jejich preference se mění z jemného detritu u nejmladších instarů na hrubý detritus u pozdních instarů. Na základě výzkumu střevní analýzy bylo dokázáno, že příjem hrubého materiálu se u chrostíka *Lepidostoma hirtum* zvýšil z 0 % v prvním až na 74 % ve čtvrtém instaru a u chrostíka *Sericostoma selysii* z 48 % v prvním až na 95 % v sedmém instaru (Basaguren et al. 2002).

V případě predátorů se více autorů (Basaguren et al. 2002, Cereghino 2002) shoduje, že se potrava v raných stádiích vývoje sestává převážně z rostlinné složky nebo detritu, naopak ke konci vývoje jsou larvy téměř výhradně karnivorní. Na základě obsahu střeva byly II. instary druhu *Hydropsyche saxonica* označeny za 50 % detritovory a 50 % predátory. Jejich obsah střeva sestává z rostlinných i živočišných složek. V tomto případě je téměř nemožné determinovat, zda rostlinná složka byla původně obsahem střev kořisti či zda byla konzumována predátorem (Manuel & Folsom 1982). V posledních dvou instarech larev tohoto druhu sestával obsah střeva asi z 90 % z fragmentů hmyzu a 10 % rostlinného materiálu (Tajmrová & Helešic 2007). Jedním z možných vysvětlení je malá šířka hlavy a malý ústní otvor larev (*Rhyacophila*) znemožňující požívání větších kořistí během raných stádií ontogenetického vývoje (Martin & Mackay 1982). Lavandier a Céréghino (1995) a Cereghino (2002) studovali změny v potravě larev (čel. Rhyacophilidae) během jejich vývoje (Tab. 2, viz přílohy) a dokázali, že rané instary (I., II.) byly striktně herbivorní,

pozdější instary byly omnivorní a konečná stadia karnivorní. Zjistili, že 50 – 80 % jedinců z průměrné roční kohorty nebylo striktně karnivorních, tzn., že v případě nedostatku preferované potravy mohly přijímat i potravu z alternativních zdrojů. Z další studie (Elliott 2005b) zabývající se změnami v potravě v průběhu ontogeneze larev chrostíků (Rhyacophilidae) vyplývá, že počet kořistí spotřebovaných každým instarem stoupá s hustotou kořisti (nejvyšší naměřené hodnoty byly u IV. a V. instaru). Množství (míra) napadení výrazně pokleslo s klesajícím počtem instarů. Larvy IV. a V. instaru byly aktivnější a agresivnější než II. a III. instar, které měly ale překvapivě vyšší spotřebu potravy (Elliott 2005b). Jako protiklad uvádí studie (Crosby 1975), že velikost a průměrné množství spotřebované kořisti se zvyšuje s každým vzrůstajícím instarem. Crosby (1975) dále uvádí, že nejen velikost částic, ale i množství přijaté potravy se může během ontogeneze měnit. Menší larvy přijímají méně materiálu a mají i užší spektrum jednotlivých typů přijaté potravy (Radloff et al. 1993).

Na potravní preference během ontogeneze má u některých larev chrostíků vliv stavění schránek. Mechanismy stavby se během ontogenetického vývoje mohou lišit. Na počátku životního cyklu larvy je její nejvyšší prioritou právě stavba schránky. Rychlost stavby je nejvyšší v I. instaru. Teprve po dosažení konečného designu schránky jsou umožněny ostatní aktivity, jako např. shánění potravy (Rowlands & Hansell 1987).

Rozdíly v trávení a potravní aktivitě larev různých instarů mohou vysvětlovat výrazně vyšší příjem listů kolonizovaných houbami mladšími instary. Kolonie hub výrazně ovlivní nutriční hodnotu listu, který se tedy pro V. instary larev stává nedostatečně výživným (Chung & Suberkropp 2009).

Elliott (2002, 2005b) studoval obecně rozšířenou domněnku týkající se pozorování rozdílů v distribuci larev chrostíků (Elliott 2002), ale i v potravě v průběhu ontogenetického vývoje v souvislosti se střídáním dne a noci (Elliott 2005b). U I. a II. instaru nepozoroval žádné změny v příjmu potravy s ohledem na cirkadiánní rytmy. Fjellheim (1980) se zabýval podobnou tematikou zaměřenou na larvální drift chrostíka *Rhyacophila nubila*. Pozoroval postupné zvyšování noční aktivity u larev od II. instaru s vyvrcholením v posledním instaru. Laboratorní studie dokazují, že larvy V. instaru byly velmi aktivní noci. Je možné, že změny „v aktivitě“ (in activity patterns) jsou spojeny s posunem směrem k masožravému způsobu života (Fjellheim 1980).

Elliot (2005a) zkoumal změny potravní aktivity larev chrostíků a jeho závěry nejsou v rozporu s výše uvedenými závěry a poznatky autorů prací zabývajících se stejnou problematikou. Zmiňuje, že čtvrtý a pátý instar přijímá větší potravu, zatímco potrava

třetího instaru tvoří přechod mezi stravou raných a pozdějších instarů. Potravní preference jednotlivých larev se mění mezi instary, ale ne v rámci každého instaru. Larvy druhého instaru byli aktivní po dobu 24 h, s vrcholy za soumraku, kolem půlnoci, svítání a kolem poledne. Obdobný vývoj byl u třetích instarů, ale vrchol aktivity v poledne byl nižší než ostatní tři vrcholy. Čtvrté a páté instary byly aktivní pouze v noci. Pokud existuje konkurence mezi instary, pak by mohla být snížena mezi ranými a pozdějšími instary kvůli rozdílům v jejich stravě (Elliott 2005a).

Z poměru příjmu potravy lze usoudit, že larvy přijímají kořist v závislosti na četnosti jejich výskytu (Crosby 1975).

Někteří vědci (Cuffney & Minshall 1981) zabývající se výzkumem larev chrostíků na počátku 80. let prováděli experimenty související s potravními preferencemi larev během ontogeneze, ačkoli to nebylo hlavním předmětem jejich studie. Není potvrzené, zda se u zkoumaného druhu (*Arctopsyche grandis*, čel. Hydropsychidae) zrovna nevyskytují odlišné potravní preference během ontogeneze nebo zda byly v tomto experimentu použity nedostatečné hodnotící techniky, které by mohly jednoznačně potvrdit či vyvrátit skutečnost, že larvy *A. grandis* vykazují odlišné potravní preference během vývoje. Chrostík *A. grandis* byl zkoumán po dobu dvou let v chladném potoku centrálního Idaha (USA) (Cuffney & Minshall 1981). Z experimentálního pozorování vychází skutečnost, že larvy daného druhu mají jednoletý životní cyklus, který se skládá z pěti instarů. Z naměřených hodnot růstu lze usuzovat, že je růst larev v létě rychlý a během zimy naopak pomalý nebo žádný. Larvy *A. grandis* se živí přednostně drobnými vodními bezobratlými a rozsivkami. Ze závěru studie (Cuffney & Minshall 1981) vyplývá, že v potravních preferencích mezi instary nebyly zjištěny žádné rozdíly.

Pokud mají živočichové úspěšně dokončit životní cyklus a musí se zároveň přizpůsobovat rozdílným prostorovým i časovým změnám jejich stanoviště, tak mají během vývoje také odlišné potravní preference. Proto se snaží lépe využívat trofických zdrojů nebo se vyhýbat určitým omezením (mezidruhová konkurence, vnější vlivy atp.) (Céréghino 2006).

Závěr

Larvy chrostíků se obvykle kategorizují do trofických skupin na základě jejich potravních preferencí. V této práci je z velké části zkoumána problematika ovlivňování potravních preferencí larev chrostíků různými faktory (vliv teploty, konkurence, okolní vegetace, cirkadiálních rytmů, sezóny, atd.), v důsledku kterých larvy během jejich života preferují odlišné potravní zdroje. Dále se práce zaměřuje na problematiku změny potravních preferencí larev chrostíků během ontogeneze. V případě detritovorních larev obvykle mladší instary preferují jemnější potravu a pozdější instary přijímají potravu větší velikosti. V případě predátorů potrava v raných stádiích vývoje sestává převážně z rostlinné složky nebo detritu, naopak ke konci vývoje jsou larvy téměř výhradně karnivorní. Larvy chrostíků se snaží co nejekonomičtěji dosáhnout konečného stadia vývojového cyklu a během vývoje jsou nuceny překonávat negativní vlivy prostředí. Proto se snaží lépe využívat potravních zdrojů a v důsledku toho mají odlišné potravní preference.

Tato literární rešerše uceluje některé doposud vydané články zabývající se potravními preferencemi larev chrostíků a shromažďuje již publikované informace o daném tématu s důrazem na další laboratorní výzkum následně možné publikace. V principu se jedná o podklad a literární doprovodný materiál určený pro následující výzkum této problematiky.

Cílem je poukázat na určitou problematiku měnící se potravy larev chrostíků v průběhu ontogeneze. Jelikož tato problematika nebyla doposud podrobně prozkoumána, je vhodné věnovat se jí blíže a její studium podložit vhodnými laboratorními experimenty, ze kterých by bylo možné vyvozovat další výsledky a poznatky.

Použité zdroje a literatura

- ANDERSON, N. H. (1976): Carnivory by an aquatic detritivore, *Clistoronia magnifica* (Trichoptera: Limnephilidae). *Ecology* 57: 1081-1085.
- ARSUFFI, T. L. & SUBERKROPP, K. (1985): Selective feeding by stream caddisfly (Trichoptera) detritivores on leaves with fungal-colonized patches. *Oikos* 45: 50-58.
- ARSUFFI, T. L. & SUBERKROPP, K. (1986): Growth of two stream caddisflies (Trichoptera) on leaves colonized by different fungal species. *Journal of the North American Benthological Society* 5(4): 297-305.
- ARSUFFI, T. L. & SUBERKROPP, K. (1988): Effects of fungal mycelia and enzymatically degraded leaves on feeding and performance of caddisfly (Trichoptera) larvae. *Journal of the North American Benthological Society* 7(3): 205-211.
- BASAGUREN, A., RIANO, P. & POZO, J. (2002): Life history patterns and dietary changes of several caddisfly (Trichoptera) species in a northern Spain stream. *Archiv für Hydrobiologie* 155: 23-41.
- BOON, P. J. (1985): Gastric mill structure and its phylogenetic significance in larval Hydropsychidae (Trichoptera). *Zoological Journal of the Linnean Society* 84: 301-324.
- CAJSBERGEROVÁ, H. (2010): Habitatové preference larev chrostíků v průběhu ontogenetického vývoje. Diplomová práce, Přírodovědecká fakulta UPOL, Katedra zoologie a antropologie, Olomouc, 54p.
- CEREGHINO, R. (2002): Shift from a herbivorous to a carnivorous diet during the larval development of some *Rhyacophila* species (Trichoptera). *Aquatic Insects* 24: 129-135.
- CÉRÉGHINO, R. (2006): Ontogenetic diet shifts and their incidence on ecological processes: a case study using two morphologically similar stoneflies (Plecoptera). *Acta Oecologica* 30: 33-38.
- CORALLINI, C. & GAINO, E. (2001): Peculiar digestion patterns of sponge-associated zoochlorellae in the caddisfly *Ceraclea fulva*. *Tissue and Cell* 33: 402-407.
- CROSBY, T. K. (1975): Food of the New Zealand trichopterans *Hydrobiosis parumbripennis* McFarlane and *Hydropsyche colonica* McLachlan. *Freshwater Biology* 5: 105-114.

- CUFFNEY, T. F. & MINSHALL, G. W. (1981): Life history and bionomics of *Arctopsyche grandis* (Trichoptera) in a Central Idaho stream. *Ecography* 4: 252-262.
- CUMMINS, K. W. (1973): Trophic relations of aquatic insects. *Annual Review of Entomology* 18: 183-206.
- CUMMINS, K. W. & KLUG, M. J. (1979): Feeding ecology of stream invertebrates. *Annual Review of Ecology and Systematics* 10: 147-172.
- CUMMINS, K. W., WILZBACH, M. A., GATES, D. M., PERRY, J. B. & TALIAFERRO, W. B. (1989): Shredders and Riparian Vegetation. *BioScience* 39: 24-30.
- DOHET, A. (2002): Are caddisflies an ideal group for the biological assessment of water quality in streams? *Nova Supplementa Entomologica* (Proceedings of the 10th International Symposium on Trichoptera) 15: 507-520.
- ELLIOTT, J. M. (2002): A quantitative study of day–night changes in the spatial distribution of insects in a stony stream. *Journal of Animal Ecology* 71: 112-122.
- ELLIOTT, J. M. (2005a): Contrasting diel activity and feeding patterns of four instars of *Rhyacophila dorsalis* (Trichoptera). *Freshwater Biology* 50: 1022-1033.
- ELLIOTT, J. M. (2005b): Ontogenetic shifts in the functional response and interference interactions of *Rhyacophila dorsalis* larvae (Trichoptera). *Freshwater Biology* 50: 2021-2033.
- FJELLHEIM, A. (1980): Differences in drifting of larval stages of *Rhyacophila nubila* (Trichoptera). *Ecography* 3: 99-103.
- FRIBERG, N. & JACOBSEN, D. (1994): Feeding plasticity of two detritivore-shredders. *Freshwater Biology* 32: 133-142.
- FULLER, R. L. & MACKAY, R. J. (1981): Effects of food quality on the growth of three *Hydropsyche* species (Trichoptera: Hydropsychidae). *Canadian Journal of Zoology* 59(6): 1133-1140.
- 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. *Aquatic Ecology* 42: 463-481.
- HARDING, J. S. (1997): Strategies for coexistence in two species of New Zealand *Hydropsychidae* (Trichoptera). *Hydrobiologia* 350: 25-33.
- HOFFMANN, A. (2000): The Association of the Stream Caddisfly *Lasiocephala basalis* (Kol.) (Trichoptera: Lepidostomatidae) with Wood. *International Review of Hydrobiology* 85: 79-93.

- HOLZENTHAL, R. W., BLAHLNIK, R. J., PRATHER, A., KJER, K. (1997): Trichoptera, Caddisflies. <http://tolweb.org/Trichoptera/8230>
- HOLZENTHAL, R. W., BLAHLNIK, R. J., PRATHER, A. L. & KJER, K. M. (2007): Order Trichoptera Kirby, 1813 (Insecta), Caddisflies. *Zootaxa* 1668: 639-698.
- CHANG, M., WATKINS, K. & GEYER, J. (2009): Behavioral and morphological variation in Brachycentrids (Brachycentridae, Brachycentrus spp.) of two northern Michigan streams. Available: <http://hdl.handle.net/2027.42/64849> [Accessed 13.4.2011].
- CHUNG, N. & SUBERKROPP, K. (2009): Contribution of fungal biomass to the growth of the shredder, *Pycnopsyche gentilis* (Trichoptera: Limnephilidae). *Freshwater Biology* 54: 2212-2224.
- ITO, T. (2005): Effect of carnivory on larvae and adults of a detritivorous caddisfly, *Lepidostoma complicatum*: a laboratory experiment. *Limnology* 6: 73-78.
- IVERSEN, T. M. (1974): Ingestion and growth in *Sericostoma personatum* (Trichoptera) in relation to the nitrogen content of ingested leaves. *Oikos* 25: 278-282.
- JACOBSEN, D. & FRIBERG, N. (1995): Food preference of the trichopteran larva *Anabolia nervosa* from two streams with different food availability. *Hydrobiologia* 308: 139-144.
- JACOBSEN, D. & SAND-JENSEN, K. (1994): Growth and energetics of a trichopteran larva feeding on fresh submerged and terrestrial plants. *Oecologia* 97: 412-418.
- JANNOT, J. E., WISSINGER, S. A. & LUCAS, J. R. (2008): Diet and a developmental time constraint alter life-history trade-offs in a caddis fly (Trichoptera: Limnephilidae). *Biological Journal of the Linnean Society* 95: 495-504.
- KJER, K. M., BLAHLNIK, R. J. & HOLZENTHAL, R. W. (2001): Phylogeny of Trichoptera (caddisflies): characterization of signal and noise within multiple datasets. *Systematic Biology* 50: 781-816.
- KJER, K. M., BLAHLNIK, R. J. & HOLZENTHAL, R. W. (2002): Phylogeny of caddisflies (Insecta, Trichoptera). *Zoologica Scripta* 31: 83-91.
- KOMZÁK, P. (2003): Životní cykly chrostíků a jejich základní charakteristiky. In: BRYJA J. & ZUKAL J. (Eds.): *Zoologické dny Brno 2003. Sborník abstraktů z konference 13.-14. února 2003*: 85-86.
- KRISTENSEN, N. P. (1984): The larval head of *Agathiphaga* (Lepidoptera, Agathiphagidae) and the lepidopteran ground plan. *Systematic Entomology* 9: 63-81.

- LAVANDIER, P. & CEREGHINO, R. (1995): Use and partition of space and resources by two coexisting *Rhyacophila* species (Trichoptera) in a high mountain stream. *Hydrobiologia* 300-301: 157-162.
- MACKAY, R. J. & KALFF, J. (1973): Ecology of Two Related Species of Caddis Fly Larvae in the Organic Substrates of a Woodland Stream. *Ecology* 54: 499-511.
- MACKAY, R. J. & WIGGINS, G. B. (1979): Ecological diversity in Trichoptera. *Annual Review of Entomology* 24: 185-208.
- MALAS, D. & WALLACE, J. B. (1977): Strategies for coexistence in three species of net-spinning caddisflies (Trichoptera) in second-order southern Appalachian streams. *Can. J. Zool.* 55: 1829-1840.
- MANUEL, K. L. & FOLSOM, T. C. (1982): Instar sizes, life cycles, and food habits of five *Rhyacophila* (Trichoptera: Rhyacophilidae) species from the Appalachian Mountains of South Carolina, U.S.A. *Hydrobiologia* 97: 281-285.
- MARTIN, I. D. & MACKAY, R. J. (1982): Interpreting the diet of *Rhyacophila* larvae (Trichoptera) from gut analyses: an evaluation of techniques. *Can. J. Zool.* 60: 783-789.
- MARTIN, M. M., KUKOR, J. J., MARTIN, J. S., LAWSON, D. L. & MERRITT, R. W. (1981): Digestive enzymes of larvae of three species of caddisflies (Trichoptera). *Insect Biochemistry* 11: 501-505.
- MECOM, J. O. (1972): Feeding habits of Trichoptera in a mountain stream. *Oikos* 23: 401-407.
- MORSE, J. C. & LENAT, D. R. (2005): A new species of *Ceraclea* (Trichoptera:Leptoceridae) preying on snails. *Journal of the North American Benthological Society* 24: 872-879.
- MUOTKA, T. (1990): Coexistence in a guild of filter feeding caddis larvae: do different instars act as different species? *Oecologia* 85: 281-292.
- NOLEN, J. A. & PEARSON, R. G. (1993): Factors affecting litter processing by *Anisocentropus kirramus* (Trichoptera: Calamoceratidae) from an Australian tropical rainforest stream. *Freshwater Biology* 29: 469-479.
- OTTO, C. (1974): Growth and energetics in a larval population of *Potamophylax cingulatus* (Steph.) (Trichoptera) in a south Swedish stream. *Journal of Animal Ecology* 43: 339-361.
- RADLOFF, S., DUNNE, T., O'KEEFFE, J., PALMER, C. & PALMER, A. (1993): Macroinvertebrate functional feeding groups in the middle and lower reaches of the Buffalo River, eastern Cape, South Africa. I. Dietary variability. *Freshwater Biology* 29: 441-453.

- REISO, S. & BRITAIN, J. E. (2000): Life cycle, diet and habitat of *Polycentropus flavomaculatus*, *Plectrocnemia conspersa* and *Rhyacophila nubila* (Trichoptera) in vre Heimdalen, Jotunheimen Mountains, Norway. *Norwegian Journal of Entomology* 47: 113-124.
- RESH, V. H. (1976): The Biology and Immature Stages of the Caddisfly Genus *Ceraclea* in Eastern North America (Trichoptera: Leptoceridae). *Annals of the Entomological Society of America* 69: 1039-1061.
- RESH, V. H. & HOUP, R. E. (1986): Life history of the caddisfly *Dibusa angata* and its association with the red alga *Lemanea australis*. *Journal of the North American Benthological Society* 5(1): 28-40.
- RESH, V. H., MORSE, J. C. & WALLACE, I. D. (1976): The Evolution of the Sponge Feeding Habit in the Caddisfly Genus *Ceraclea* (Trichoptera: Leptoceridae). *Annals of the Entomological Society of America* 69: 937-941.
- RESH, V. H. & ROSENBERG, D. M. (1984): The ecology of aquatic insects, Praeger, N.Y., 625 p.
- RESH, V. H. & UNZICKER, J. D. (1975): Water quality monitoring and aquatic organisms: the importance of species identification. *Journal (Water Pollution Control Federation)* 47: 9-19.
- RHAME, R. E. & STEWART, K. W. (1976): Life cycles and food habits of three Hydropsychidae (Trichoptera) species in the Brazos River, Texas. *Transactions of the American Entomological Society (1890-)* 102: 65-99.
- RICHARDSON J. W. & GAUFIN A. R. (1971): Food habits of some western stonefly nymphs. *Transactions of the American Entomological Society (1890-)* 97(1): 91-121.
- RINCÓN, J. & MARTÍNEZ, I. (2006): Food quality and feeding preferences of *Phylloicus* sp. (Trichoptera: Calamoceratidae). *Journal of the North American Benthological Society* 25: 209-215.
- ROWLANDS, M. L. J. & HANSELL, M. H. (1987): Case design, construction and ontogeny of building in *Glyptotaelius pellucidus* caddisfly larvae. *Journal of Zoology* 211: 329-356.
- RUMBOS, C. I., STAMOPOULOS, D., GEORGOULAS, G. & NIKOLOPOULOU, E. (2010): Factors Affecting Leaf Litter Decomposition by *Micropterna sequax* (Trichoptera: Limnephilidae). *International Review of Hydrobiology* 95: 383-394.
- SANGPRADUB, N. & GILLER, P. (1994): Gut morphology, feeding rate and gut clearance in five species of caddis larvae. *Hydrobiologia* 287: 215-223.
- SLACK, H. D. (1936): The food of caddis fly (Trichoptera) larvae. *Journal of Animal Ecology* 5: 105-115.

- SMIRNOV, N. N. (1962): On nutrition of caddis worms *Phryganea grandis* L. *Hydrobiologia* 19: 252.
- SMITH, G. (2005): Diversity and Adaptations of the Aquatic Insects. Available: <http://faculty.ncf.edu/mccord/pdf/AquaticInsectGeoffSmith.pdf>.
- SOLEM, J. O. & RESH, V. H. (1981): Larval and pupal description, life cycle, and adult flight behaviour of the sponge-feeding caddisfly, *Ceraclea nigronervosa* (Retzius), in Central Norway (*Trichoptera*). *Insect Systematics & Evolution* 12: 311-319.
- SOUTHWOOD, T. R. E. (1966): Ecological methods. Chapman and Hall, London, 391 pp.
In: OTTO, C. (1974): Growth and Energetics in a Larval Population of *Potamophylax cingulatus* (Steph.) (*Trichoptera*) in a South Swedish Stream. *Journal of Animal Ecology* 43: 339-361.
- TAJMROVÁ, L. (2002): Makrozoobentos obývající dva odlišné typy substrátu v řece Bystřici se zaměřením na chrostíky (*Trichoptera*). Diplomová práce, Přírodovědecká fakulta UPOL, Katedra zoologie a antropologie, Olomouc, 86p.
- TAJMROVÁ, L. & HELEŠIC, J. (2007): Circadian changes in feeding activity and diet of *Hydropsyche saxonica* (*Trichoptera*). *International Review of Hydrobiology* 92: 539-544.
- THUT, R. N. (1969): Feeding Habits of Larvae of Seven *Rhyacophila* (*Trichoptera*: Rhyacophilidae) Species with Notes on Other Life-History Features. *Annals of the Entomological Society of America* 62: 894-898.
- UVÍRA, V., UVÍROVÁ, I. & KOMÁREK, O. (2005): Comparison of macrozoobenthic community structure within vegetative and mineral substrata in a stream rich in submerged macrophytes. In: JONES, J. (ed.) *International Association of Theoretical and Applied Limnology, Vol 29, Pt 2, Proceedings*. Stuttgart: E Schweizerbart'sche Verlagsbuchhandlung.
- WALLACE, J. B. (1975): The Larval Retreat and Food of *Arctopsyche*; with Phylogenetic Notes on Feeding Adaptations in Hydropsychidae Larvae (*Trichoptera*). *Annals of the Entomological Society of America* 68: 167-173.
- WEAVER III, J. S. & MORSE, J. C. (1986): Evolution of feeding and case-making behavior in *Trichoptera*. *Journal of the North American Benthological Society* 5(2): 150-158.
- WHEELER, W. C., WHITING, M., WHEELER, Q. D. & CARPENTER, J. M. (2001): The Phylogeny of the Extant Hexapod Orders. *Cladistics* 17: 113-169.
- WIGGINS, G. B. & MACKAY, R. J. (1978): Some relationships between systematics and trophic ecology in nearctic aquatic insects, with special reference to *Trichoptera*. *Ecology* 59: 1211-1220.
- WICHARD, W. & NEUMANN, C. (2008): *Rhyacophila quadrata* n. sp., a new caddisfly (Insecta, *Trichoptera*) from Eocene Baltic amber. *Fossil Record* 11: 19-23.

WILLIAMS, D. D. & FELTMATE, B. W. (1992): Aquatic insects. CAB International, Wallingford, 358 pp.

WILLIAMS, N. E. & HYNES, H. B. N. (1973): Microdistribution and feeding of the net-spinning caddisflies (Trichoptera) of a Canadian stream. *Oikos* 24: 73-84.

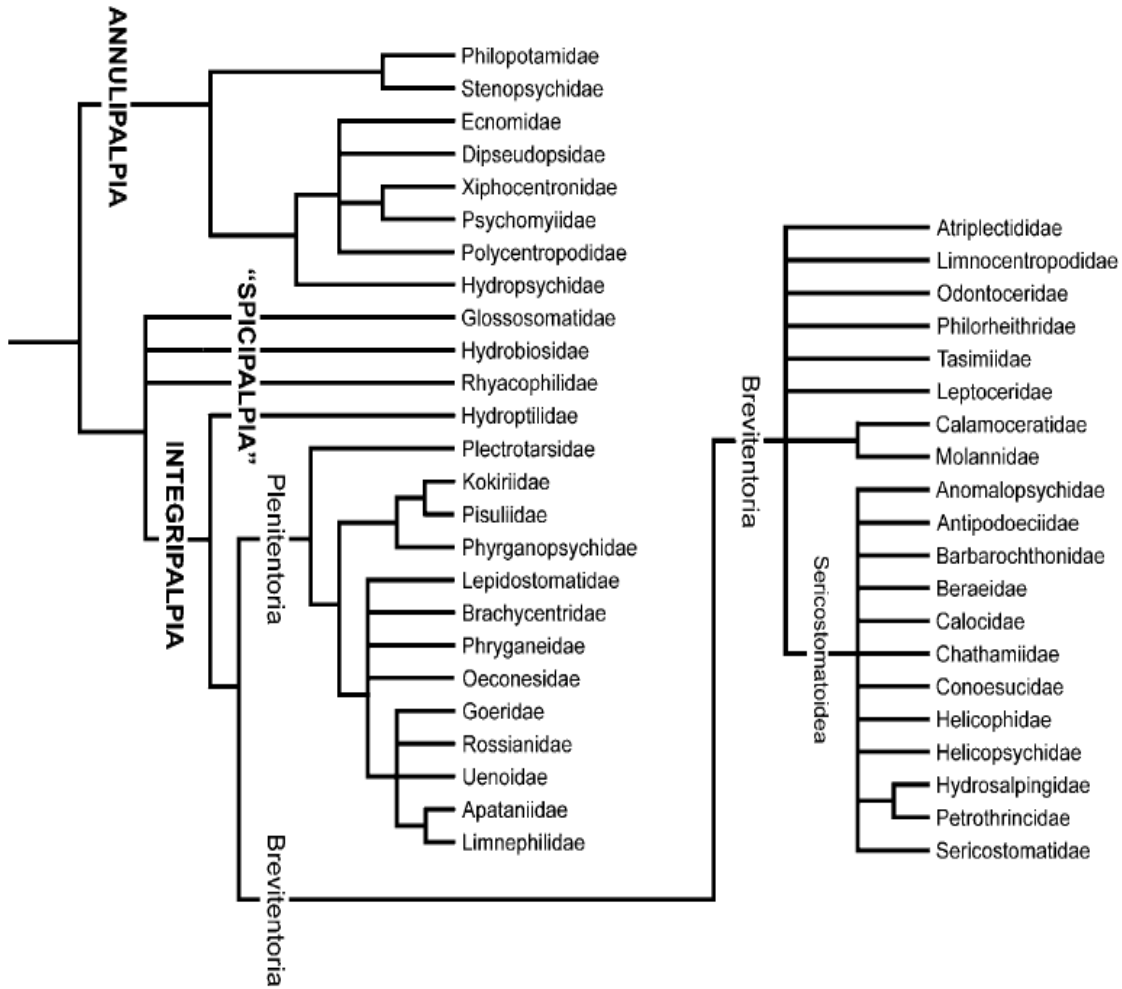
WINTERBOURN, M. J. & ANDERSON, N. H. (1980): The life history of *Philanisus plebeius* Walker (Trichoptera: Chathamidae), a caddisfly whose eggs were found in a starfish. *Ecological Entomology* 5: 293-304.

Použité webové stránky:

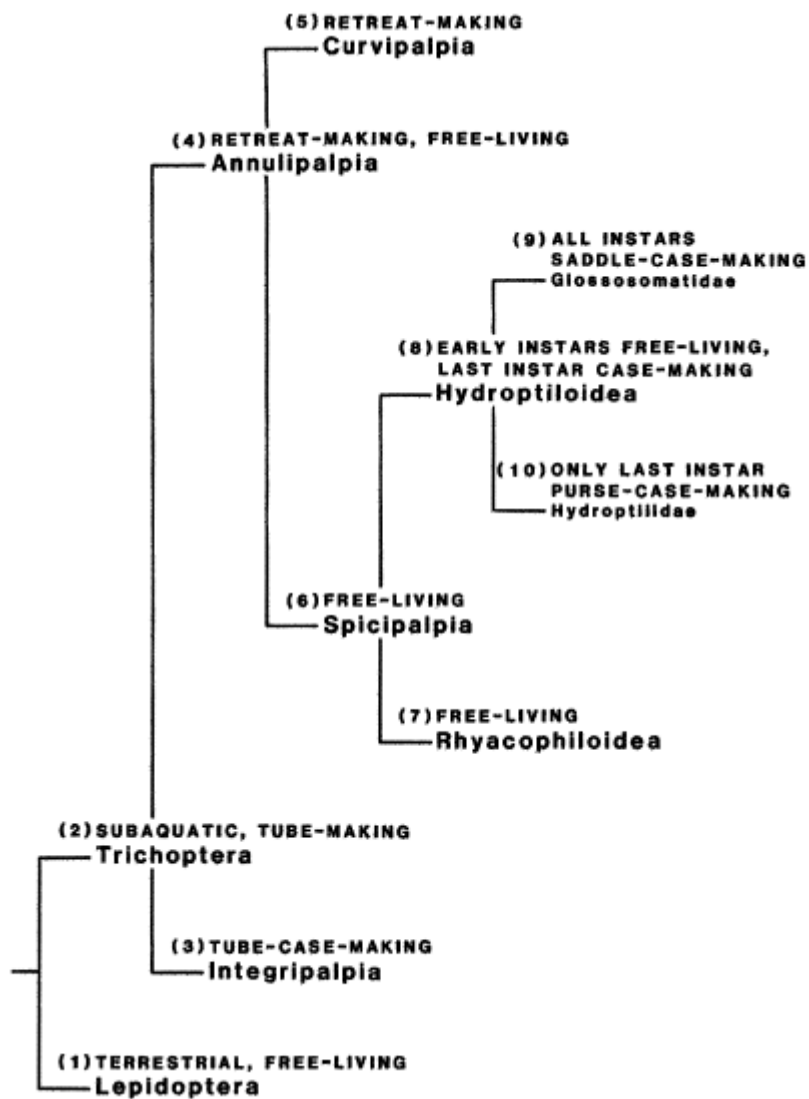
<http://www.chebucto.ns.ca/ccn/info/Science/SWCS/ZOOBENTH/BENTHOS/vii.html>

<http://animaldiversity.ummz.umich.edu/site/accounts/classification/Trichoptera.html>

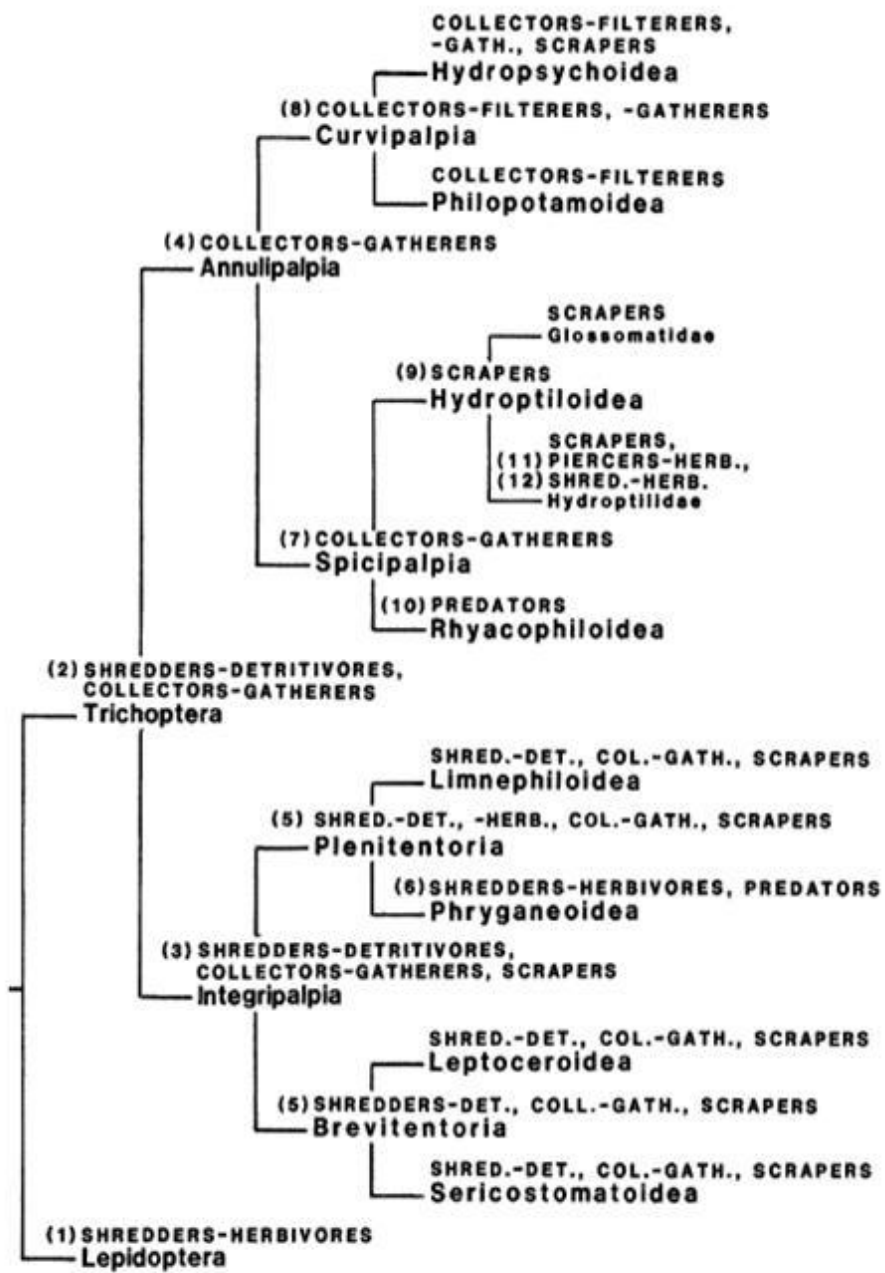
Přílohy



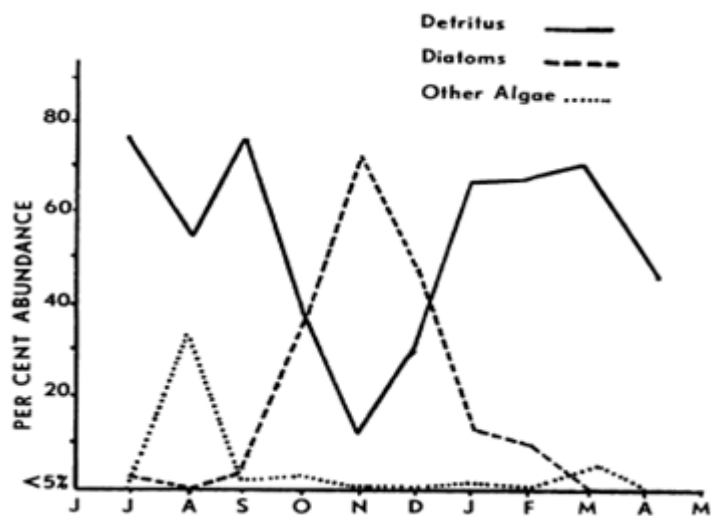
Obr. 1: Fylogeneze řádu Trichoptera je založena na práci (Kjer et al. 2001, Kjer et al. 2002 a Holzenthal et al. 2007) a potvrzena Bayesiánskou i parsimónní analýzou.



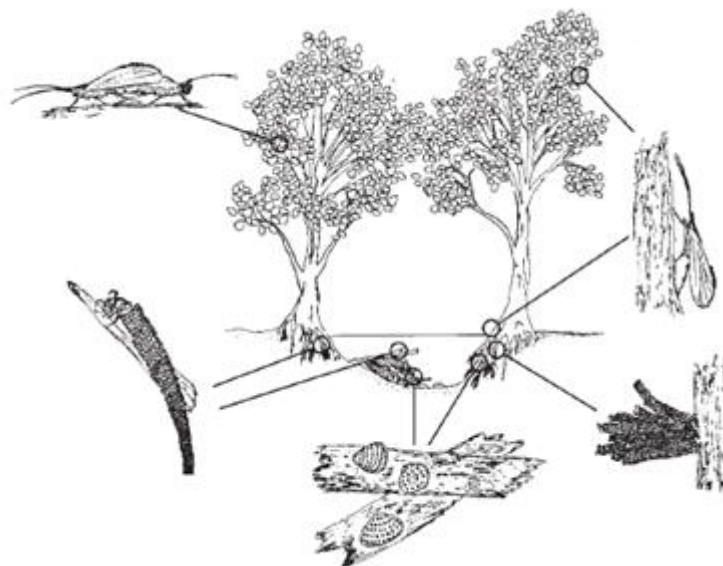
Obr. 2: Evoluce chrostíků s důrazem na stavění schránek (Weaver III & Morse 1986)



Obr. 3: Evoluce potravních strategií chrostíků (Weaver III & Morse 1986)



Obr. 4: Graf průměrného příjmu různých typů potravy (detritus, rozsivky, ostatní řasy) spotřebovaných druhem *Hydropsyche* sp. během roku (abundance [%] složek potravy v závislosti na měsících – červen až květen) (Mecom 1972)



Obr. 5: Vztah larev *Lasiocephala basalis* k dřevu (dřevním úlomkům a kořenům stromů břehové zóny) v každém stadiu životního cyklu (Hoffmann 2000)

Tab. 1: Procentuální zastoupení typů potravy některých (horských) druhů chrostíků (v rámci jednoho roku) (Mecom 1972)

	Detritus	Vascular plant fragments	Diatoms	Other algae	Animal fragments	Miscella- neous
<i>Agapetus</i> sp.	67.1	1.7	29.2	0.1	0	0.7
<i>Arctopsyche grandis</i>	68.0	2.6	17.6	7.5	4.1	0.2
<i>Brachycentrus americanus</i> .	61.3	9.4	18.9	5.5	4.3	0.8
<i>Ecclisomyia maculosa</i>	86.4	11.2	2.7	1.2	0	0
<i>Helicopsyche borealis</i>	91.9	6.0	1.6	0.7	0	0
<i>Hydropsyche</i> sp.	61.3	5.1	22.5	8.1	.2	1.2
<i>Hydropsyche occidentalis</i> ..	70.0	3.7	14.9	10.0	1.0	0.2
<i>Leptocella</i> sp.	85.6	6.1	2.8	5.8	-	-
<i>Neothremma alicia</i>	91.0	4.7	4.2	0	0	0
<i>Rhyacophila acropedes</i>	97.3	1.5	1.2	-	-	-
<i>Sortosa</i> sp.....	93.5	3.4	1.0	.4	0	0.2

Tab. 2: Obsah střeva čtyř zkoumaných larev (*Rhyacophila*). Larvální instary jsou označeny římskými číslicemi (I-V) (Cereghino 2002)

	<i>R. occidentalis</i>					<i>R. meridionalis</i>					<i>R. moosaryi</i>					<i>R. risticis</i>				
	I	II	III	IV	V	I	II	III	IV	V	I	II	III	IV	V	I	II	III	IV	V
Number of larvae examined	25	39	41	22	20	9	12	18	11	25	2	3	3	11	10	42	27	15	26	8
<i>Number of guts with:</i>																				
— diatoms and filamentous algae	18	14	12			3	6	9	4	15		3				21	12	6	5	
— animal prey		24	20	13	13			9	4			1	3	9	7					
<i>Number of ingested prey:</i>																				
— Chironomidae		31	16	25	88			20	4	31		4	2	24	16					
— <i>Simulium</i> spp.				1	1					2				2						
— <i>Baetis</i> spp.					2								1	4	2					
— <i>Protonemoura</i> spp.					1															
— <i>Rhyacophila</i> spp.					1				2					1	1					