

Univerzita Palackého v Olomouci

Přírodovědecká fakulta

Katedra botaniky



Petra Zetochová

**Životní cykly a emergence alpských pošvatek
čeledí Perlidae a Perlodidae**

Bakalářská práce

Studijní program: Biologie

Studijní obor: Biologie, geologie a ochrana životního prostředí pro vzdělávání

Forma studia: Prezenční

Vedoucí práce: RNDr. Vladimír Uvíra, Dr.

Olomouc 2017

Prohlášení:

Prohlašuji, že jsem předloženou bakalářskou práci vypracovala samostatně za použití citované literatury.

V Olomouci dne 21. července 2017

.....

Podpis

PODĚKOVÁNÍ

Děkuji vedoucímu práce, RNDr. Vladimíru Uvírovi, Dr., za odborné vedení, konzultace a cenné rady při zpracování této bakalářské práce. Dále mé velké díky patří Mgr. Bronislavě Janíčkové za její ochotu, trpělivost a přínosné rady při zpracování této bakalářské práce.

Bibliografická identifikace

Jméno a příjmení autora: Petra Zetochová

Název práce: Životní cykly a emergence alpských pošvatek čeledí Perlidae a Perlodidae

Typ práce: bakalářská práce

Pracoviště: Katedra zoologie a ornitologická laboratoř

Vedoucí práce: RNDr. Vladimír Uvíra, Dr.

Rok obhajoby: 2017

Abstrakt: Bakalářská práce pojednává o životě alpského hmyzu, konkrétně je zaměřena na životní cyklus a emergenci pošvatek čeledí Perlidae a Perlodidae. Tato práce se rovněž zabývá ekologickým významem pošvatek a vlivem biotických a abiotických faktorů, které ovlivňují abundanci, nástup emergence, mortalitu a jejich celkovou biomasu. Na akvatická stadia pošvatek působí zejména tyto environmentální faktory: teplota, světlo, kyslík, pH, vegetace, acidifikace, proudění vody a organické a anorganické látky.

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

Počet stran: 36

Počet příloh: /

Jazyk: čeština

Bibliographical identification

Author's first name and surname: Petra Zetochová

Title of thesis: Life cycles and the emergence of alpine stonefly families of Perlidae and Perlodidae

Type of thesis: bachelor thesis

Department: Department of Zoology and Laboratory of Ornithology

Supervisor: RNDr. Vladimír Uvíra, Dr.

The year of presentation: 2017

Abstract: The thesis deals with the life of alpine insects, it specifically focuses on the life cycle and the emergence of stonefly families of Perlidae and Perlodidae. This thesis also deals with the ecological significance of stoneflies and the influence of biotic and abiotic factors that affect the abundance, the onset of emergence, mortality and their total biomass. Aquatic stages of stoneflies are mainly affected by these environmental factors: temperature, light, oxygen, pH, vegetation, acidification, water flow and organic and inorganic substances.

Keywords: stoneflies, emergence, life cycle, environmental factors

Number of pages: 36

Number of appendices: /

Language: Czech

Obsah

1 Úvod	1
2 Cíl bakalářské práce	2
3 Pošvatky (Plecoptera)	3
3.1 Fylogeneze pošvatek	3
3.2 Rozšíření pošvatek	5
3.3 Morfologie pošvatek	6
3.3.1 Morfologie larev	6
3.3.2 Morfologie dospělců	8
3.4 Životní prostředí pošvatek	10
3.5 Potrava pošvatek	12
3.6 Čeleď Perlidae	13
3.6.1 Morfologie	13
3.6.1.1 Morfologie larev	13
3.6.1.2 Morfologie dospělců	13
3.6.2 Výskyt	14
3.6.3 Potrava	14
3.7 Čeleď Perlodidae	14
3.7.1 Morfologie	14
3.7.1.1 Morfologie larev	14
3.7.1.2 Morfologie dospělců	15
3.7.2 Výskyt	16
3.7.3 Potrava	16
3.8 Životní cyklus pošvatek	17
3.8.1 Larvální vývoj	17
3.8.2 Emergence	18
3.8.3 Rozmnožování	19
3.9 Bioindikační schopnosti pošvatek	20
3.9.1 Vztah pošvatek k saprobitě	21
3.9.2 EPT index	21
3.10 Faktory ovlivňující životní cyklus pošvatek	22
3.10.1 Teplota	23

3.10.2 Světlo	24
3.10.3 Kyslík	24
3.10.4 Acidifikace	25
3.10.5 Vegetace	25
3.10.6 Proudění vody	26
3.10.7 Anorganické a organické látky	26
4 Závěr	28
5 Cíle navazující diplomové práce	29
6 Didaktická část	30
Kurikulum	30
Vzdělávací modul	30
Pracovní list pro ZŠ	31
7 Seznam použité literatury	33

Seznam obrázků

Obrázek č. 1: Kladogram pošvatek	4
Obrázek č. 2: Celková stavba a popis larvy pošvatky	8
Obrázek č. 3: Celková stavba a popis dospělé pošvatky	9
Obrázek č. 4: RCC (The River Continuum Concept – RCC) - Teorie říčního kontinua	11
Obrázek č. 5: Samčí struktury abdomenu rodu Wuia	15
Obrázek č. 6: Samičí struktury abdomenu rodu Wuia	16
Obrázek č. 7: Životní cyklus pošvatek	20
Obrázek č. 8: Gaussova křivka znázorňující vliv faktoru prostředí a jeho rozpětí	22

1 ÚVOD

Ekosystém vodního společenstva je utvářen fyzikálními vlastnostmi vodního toku. V současné době dochází vlivem lidské činnosti k častému narušování a ovlivňování říčních ekosystémů. Mnohdy vedou tyto změny v tocích k jejich nenávratnému poškození. Každý organismus reaguje na měnící se podmínky odlišným způsobem a toleruje určitý rozsah faktorů, které na něj působí.

Pošvatky patří mezi vodní hmyz vyskytující se téměř na všech kontinentech, což umožňuje sledovat rozsáhlé reakce na ekologické faktory. Proto patří pošvatky mezi skupinu hmyzu, která je hojně využívána pro bioindikaci vodního prostředí.

Ekologické faktory ovlivňují celý životní cyklus hmyzu, avšak největší dopady mají na emergenci. Emergence představuje přechod mezi akvatickým a terestrickým způsobem života a tvoří tak klíčovou část v životním cyklu pošvatek.

2 Cíl bakalářské práce

Cílem bakalářské práce je vypracovat kvalitní literární rešerši o variabilitě životních cyklů a emergenci alpských druhů pošvatek čeledí Perlidae a Perlodidae. Rešerše bude založena na prostudování odborné literatury, poskytnuté vedoucím práce a literatury samostatně shromážděné autorkou bakalářské práce z dostupných internetových databází (Web of Science a dalších). Tato činnost poslouží k nabytí potřebných znalostí k vypracování navazující diplomové práce.

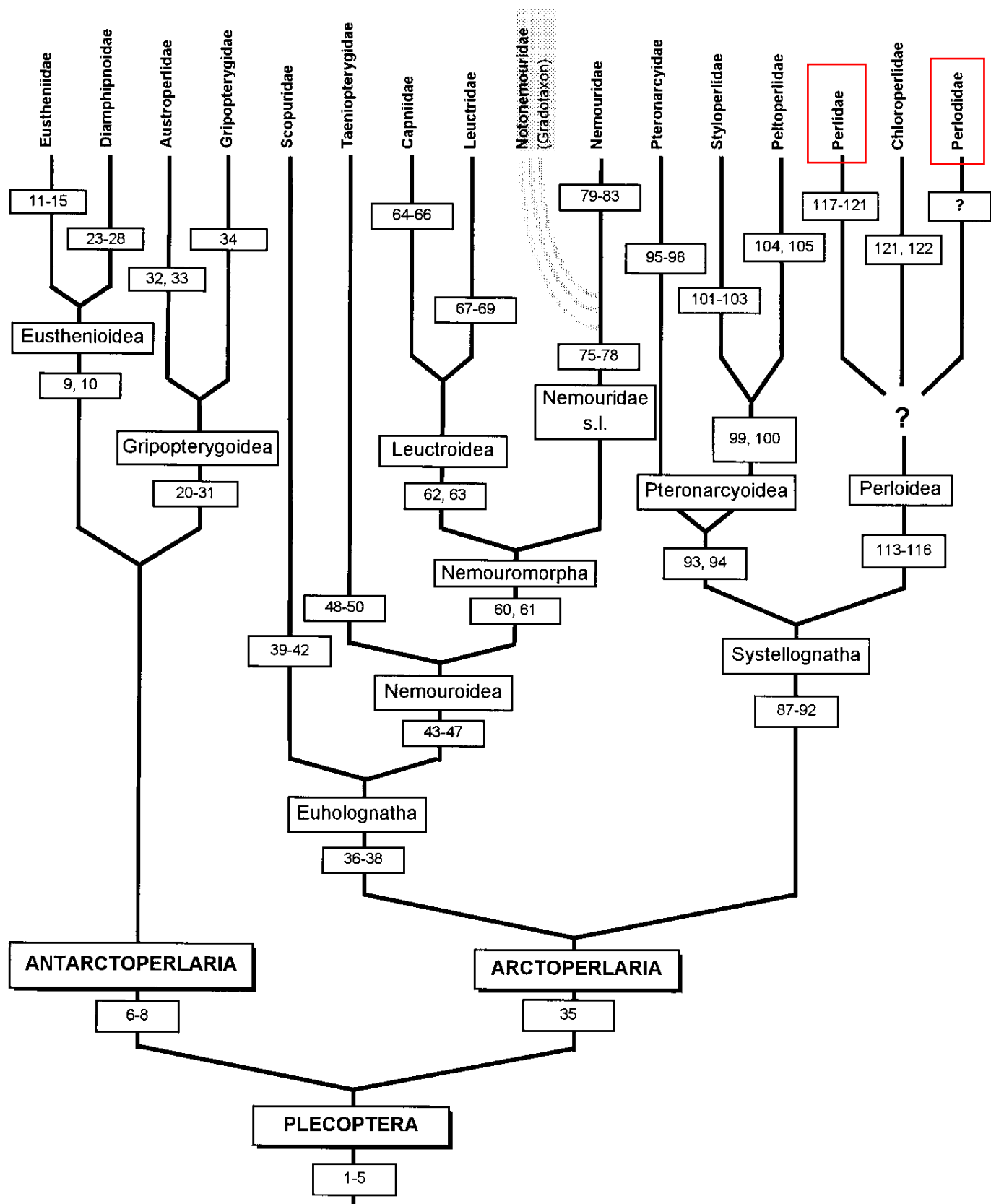
3 POŠVATKY (PLECOPTERA)

Pošvatky jsou důležitou ekologickou složkou ekosystémů tekoucích vod (Fochetti & Tierno de Figueroa 2008). Patří mezi vodní hmyz obývající čisté, chladnější a rychle tekoucí vody s vysokým obsahem rozpuštěného kyslíku. Některé druhy se však adaptovaly i na dočasná stanoviště, která obývají i přes období sucha nebo se přizpůsobily podmínkám ve stojatých vodách např. jezerech (López-Rodríguez et al. 2009). Pošvatky mají dostatečnou variabilitu fyziologických mechanismů, chování a adaptací, což jim umožňuje vyrovnávat se s nepříznivými podmínkami. Avšak i přes všechny tyto adaptace jsou pravděpodobně nejohroženější skupinou vodního hmyzu (Sanz et al. 2010).

3.1 Fylogeneze pošvatek

Počet objevených a nově determinovaných druhů pošvatek ve světě v posledních letech enormně narůstá (Fochetti & Tierno de Figueroa 2008). Odhad činí více než 4 000 druhů (McCulloch et al. 2016). Tato rozsáhlá recentní speciace probíhá ve všech částech světa kromě Antarktidy (Zwick 2000) (viz Obrázek č. 1). Čeleď Perlidae patří mezi nejvíce různorodou čeleď s více jak 1 000 popsáných druhů, zatímco čeleď Perlodidae zahrnuje okolo 300 popsáných druhů.

Monofylii pošvatek dokazuje jen pár odvozených znaků, např. oběhový systém, absence kladélka (Fochetti & Tierno de Figueroa 2008; Zwick 2000), sval umožňující horizontálně vlnivé plavání larev a gonády tvořící smyčky. Jinak jsou pošvatky definovány spíše primitivními rysy (Zwick 2000). U skupiny *Antarctoperlaria* je monofylie podporována morfologickými znaky, zatímco monofylie *Arctoperlaria* je doložena morfologickými i etologickými znaky. Obě skupiny vznikly jako nezávislé linie oddělením Gondwany a Laurassie. Nejstarší fosilní záznamy pocházejí z paleozoika (prvohory) resp. permu (před 258–263 miliony let) (Fochetti & Tierno de Figueroa 2008).



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

3.2 Rozšíření pošvatek

Pošvatky ze skupiny Arctoperlaria se vyskytují na severní polokouli a tato skupina zahrnuje 12 čeledí (zhruba 3 179 druhů). Skupina Antarctoperlaria zahrnuje pouze 4 čeledi obývajících jižní polokouli (zhruba 318 druhů) (Lillehammer 1988; Fochetti & Tierno de Figueroa 2008). Druhově nejbohatší je Asie, kde se vyskytuje 1 527 druhů a severní Amerika s 650 druhy je druhá v pořadí. Evropa skýtá 426 druhů pošvatek a nabízí optimální prostředí chladných tekoucích řek izolovaných horami (Fochetti & Tierno de Figueroa 2008).

Distribuci a abundanci pošvatek v minulosti určovaly glaciální cykly. Studenomilné druhy byly zvýhodňovány před teplomilnějšími, které tak neměly širokou distribuci v době ledové. To vysvětluje populační expanzi během posledního glaciálu s následným poklesem populací při oteplení v holocénu. Možná strategie, jak se vyhnout nepříznivým podmínkám, je intra-regionální latitudinální posun (změna nadmořské výšky), který způsoboval specifické genetické linie v horských systémech. Některé populace se tak mohly úplně izolovat od okolního prostředí jako například druh *Arcynopteryx dichroa* (Perlodidae), který přežil glaciální cykly v mediteránním horském prostředí. Tento arkticko – alpský druh má jen omezené schopnosti letu, a tudíž i omezenou schopnost rozptylu. Obývá severní holarktickou oblast a dále ho najdeme izolovaně v evropských pohořích (Pyreneje, Karpaty), ze kterých rekolonizoval zaledněnou Fenoskandinávii po ústupu ledového příkrovu (Theissinger et al. 2013).

Adaptované druhy zůstávají na stejném místě i přes měnící se podmínky prostředí. Tato strategie je činí náchylnějšími k extinkci. Většina ostatních druhů proto aktivně vyhledává stanoviště s optimálními podmínkami. Geografickou distribuci tak řídí faktory prostředí např. teplota vody. Organismy tedy migrují, aby našly stanoviště, které leží v jejich ekologickém optimu a tím snížily riziko extinkce (Li et al. 2013).

Vodní společenstva se mezi sebou liší v jednotlivých částech toku. Jednotlivé vzory každého společenstva jsou výsledkem měnících se procesů, působících v různých prostorových měřítkách. Výskyt druhů ovlivňuje kombinace vlivů lokálních environmentálních faktorů a velkoplošných geografických faktorů. Proto musíme zvolit správné měřítko při posuzování vlivu jednotlivých faktorů. Velký organismus např. rybu ovlivňují regionální faktory, zatímco pro malé organismy např. bezobratlé hrají klíčovou úlohu lokální faktory. Právě lokální faktory jsou dobrým prediktorem struktury společenstva a určují jeho podobu. Regionální faktory ovlivňují podobu rostlinného společenstva, a tedy potravní zdroje konzumentů (Li et al. 2012).

Pošvatky si vytvořily řadu strategií, které jim umožnily obsadit důležité niky v různých biotopech (Lopez-Rodriguez et al. 2009). Rozšířily se téměř na všechny kontinenty kromě Antarktidy. Kvůli jejich omezené schopnosti letu v dospělosti jsou schopné překonávat jen kratší vzdálenosti a dalším faktorem, který brání jejich rozšíření, jsou specifické ekologické požadavky larev. To je důvodem vysokého procenta endemismu (Fochetti & Tierno de Figueroa 2008), ke kterému přispívá i antropogenní vliv. Zejména využívání půdy a zemědělská činnost omezuje rozšíření pošvatek, vlivem zakalení a znečištění vodního toku. Abundance se mění v závislosti na ročním období, které souvisí i s využíváním zemědělské půdy. Citlivé taxony jsou vystaveny vyššímu procentu extinkce (Carlson et al. 2013).

Výskyt řady taxonů souvisí se stanovištními (šířka toku a substrát) (Friberg et al. 2010), a bioklimatickými podmínkami (teplota vody, sezónnost, srážky, vlhkost), které zásadním způsobem ovlivňují výskyt a druhovou bohatost (Shah et al. 2015). Druhová bohatost pošvatek výrazně klesá směrem od rovníku k pólům, dále je ovlivněna topografií a nadmořskou výškou (Bojková et al. 2012; Shah et al. 2015). Počet druhů pošvatek narůstá se zvyšující se nadmořskou výškou z důvodu menších zásahů člověka do přírody a kvalitními podmínkami pro růst a vývoj larev.

Česká republika byla ve 20. století ovlivněna intenzivním průmyslem a zemědělstvím, což způsobovalo silné znečišťování toků. Než se přistoupilo na řadu programů, které zajišťovaly omezení vypouštěných škodlivých látek a úpravou koryt, docházelo k rozsáhlému snižování biodiverzity. Nejvíce trpěly nížiny, podhorské oblasti a velké řeky. Vlivem organického znečišťování docházelo k periodickému nedostatku kyslíku ve vodě. Stanovištní specialisté byli eliminováni úpravou koryt toků. Řada taxonů, zejména citlivé druhy a stanovištní specialisté podleli extinkci a tolerantnější druhy změnily svou preferenci nadmořské výšky. Došlo tedy ke ztrátě stanovištních specialistů a nové expanzi generalistů a šíření nepůvodních druhů. Běžné druhy vytlačily citlivější a pozměnily tak druhové složení a distribuci podél výškového gradientu toku (Bojková et al. 2014).

3.3 Morfologie pošvatek

3.3.1 Morfologie larev

Larvy klasifikujeme na základě morfologických znaků. Důležitý rozdíl, který odlišuje larvy od imág, je absence křídel a pohlavních orgánů. Než se z larvy stane dospělý jedinec, prochází několika larválními instary např. *Dinocras cephalotes* má 33 larválních instarů (Lillehammer 1988).

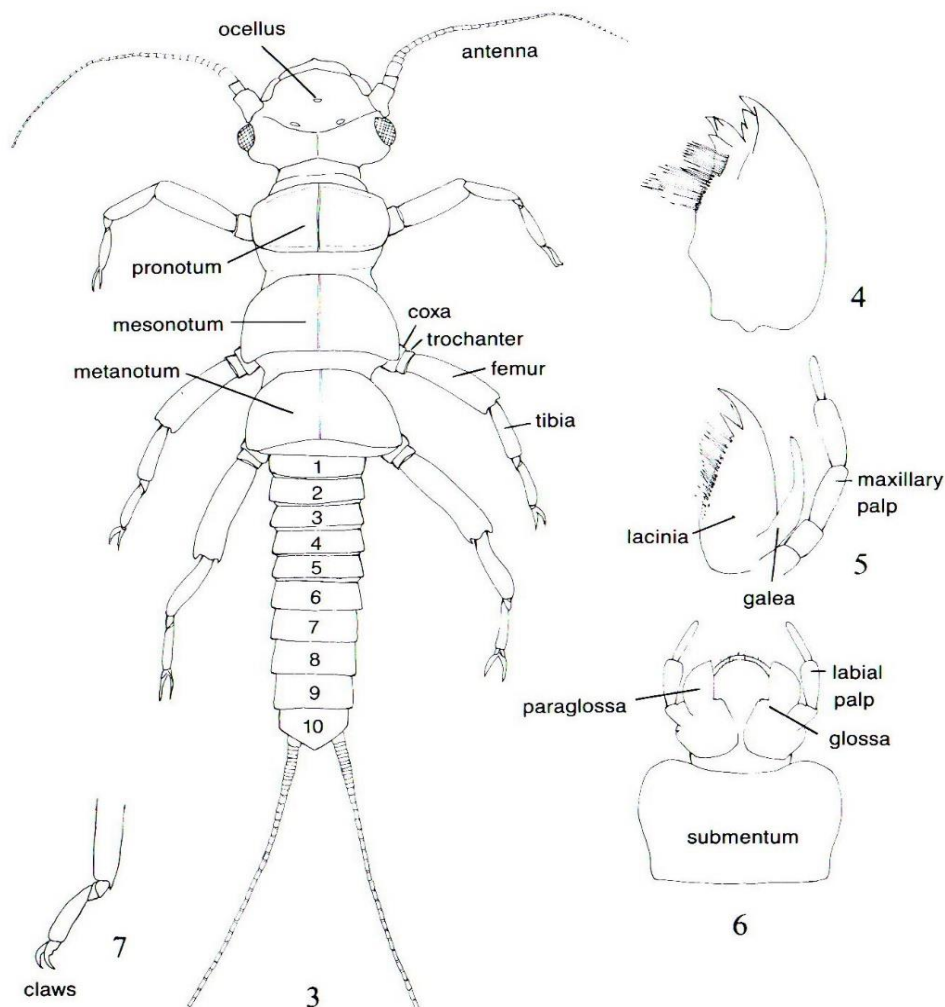
Larvy pošvatek mají prognátní hlavu (Rozkošný et al. 1980) a dorzo-ventrálně zploštělé tělo (Lillehammer 1988). Na hlavě jsou umístěné velké složené oči a tři menší očka (ocelli) (Hynes 1977). Mezi složenými očima a očky bývají čelní mozoly, dále se na hlavě nachází nápadný epikraniální šev a linie ve tvaru písmene M např. u čeledě Perlidae. Tykadla jsou složena z 50–100 článků s povrchovým ochlupením a okrajovými štětinami (Rozkošný et al. 1980).

Na rozdíl od dospělých jedinců mají larvy dobře vyvinuté kousací ústní ústrojí (Hynes 1977). Ústní ústrojí je tvořeno nepárovým horním pyskem (labrum), jazýčkem (hypopharynx), párovými kusadly (mandibulae), čelistmi (maxillae) a nepárovým spodním pyskem (labium). Horní pysk má podobu příčné zesponu zaoblené destičky se smyslovými štětinami. Kusadla jsou tvarově různorodá, buď mohutná a silná u podřádu Filopalpia nebo symetricky protáhlá a ozubená u podřádu Setipalpia. Každou čelist tvoří čep (cardo), násadec (stipes), vnější dásně (galea), vnitřní dásně (lacinia) a čelistní makadla (palpus maxillaris). Galea a lacinie jsou rozdílně vyvinuty a lacinie bývá zakončena jedním nebo dvěma zuby. Spodní pysk zvaný labium se odlišuje u obou podřádů zejména ve stavbě vnitřní (glossa) a vnější (paraglossa) dásně. Labium se skládá z podbradku (submentum), brady (mentum) a předbradí (praementum), na jejímž předním okraji nasedají vnější a vnitřní dásně. Po stranách labia leží pysková makadla (palpi labiales) (Rozkošný et al. 1980).

Hrud' (thorax) je tvořena třemi články (prothorax, mesothorax a metathorax). Každý hrudní článek nese sklerotizovaný štítek na hřbetní straně (primární tergum) a břišní straně (primární sternum). Tyto štítky bývají po stranách spojené blanitými pleurami. Dorzální strana hrudních článků nese štítovité sklerity označované pronotum, mesonotum a metanotum. Pronotum bývá rozděleno středním švem na dvě štítová pole, které jsou po obvodu pokryty štětinami. Poslední instary nesou na mesonotu a metanotu plně vyvinuté křídlové pochvy. Ventrální stranu tvoří několik skleritů, z nichž největší se označuje eusternum (Rozkošný et al. 1980). Laterálně uložené končetiny se skládají z těchto částí: coxa, trochanter, femur, tibia a tarsus zakončený dvěma drápkami (Lillehammer 1988; Hynes 1977) (viz Obrázek č. 2).

Desetičlánkový abdomen je zakončený dlouhými segmentovanými cerky (Hynes 1977), mezi nimiž jsou dva ventrální sklerity označované paraprocty. Paraprocty považujeme za pozůstatek 11. článku. Hřbetní štítek se označuje tergum a břišní štítek sternum. První dva články jsou rozlišené na tergum a sternum, zatímco na ostatních abdominálních člancích sklerity mohou srůstat. Pleurální oblast je blanitá. Podle tvaru 8. a 9. sterna lze určit pohlaví dospělých jedinců pouze u larev hmyzu s proměnou nedokonalou (Rozkošný et al. 1980).

Vnější žábra jsou vláknitá a leží na prosternu, pleurách, coxách nebo na paraproctech. Patří ke klíčovým určovacími znakům. Dalšími znaky jsou například utváření ústního ústrojí, barevné vzory, ochlupení, délka a šířka paraproctů a cerců (Hynes 1977; Lillehammer 1988).



Obrázek č. 2: Celková stavba a popis larvy pošvatky (Lillehammer 1988)

3.3.2 Morfologie dospělců

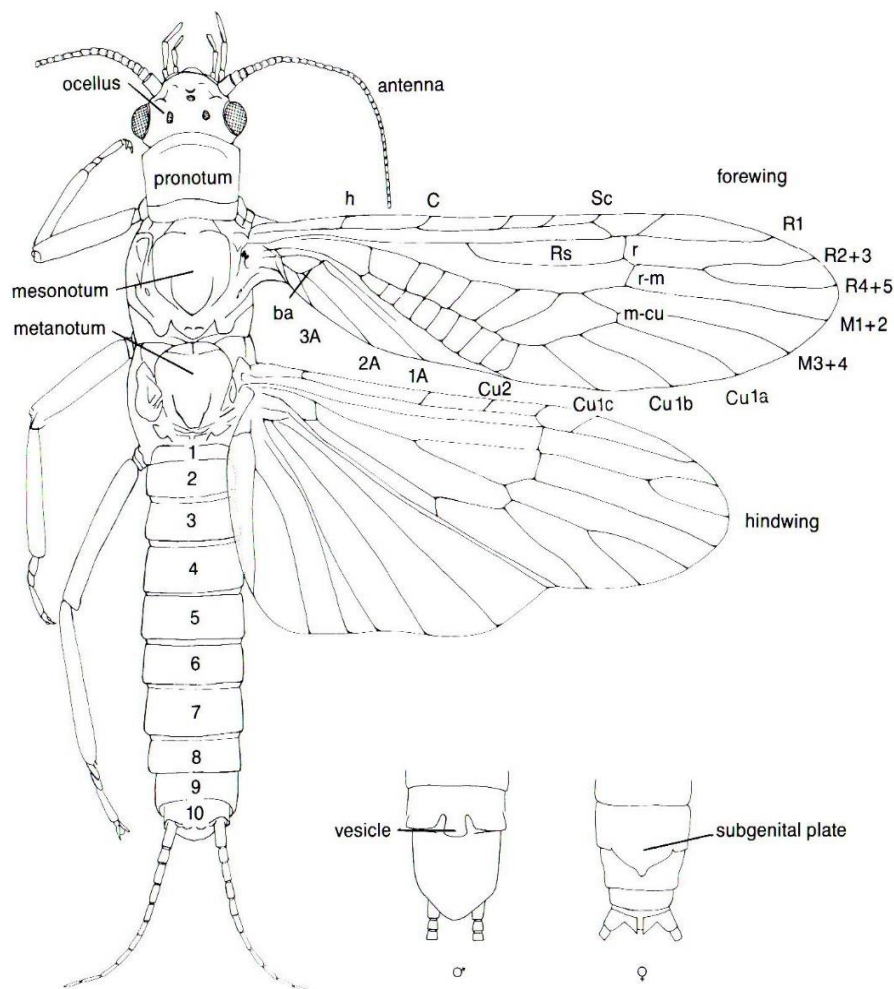
Redukované ústní ústrojí mají dospělí jedinci ze skupiny Systellognatha, zatímco skupina Euholognatha má toto kousací ústní ústrojí dobře vyvinuto (Lillehammer 1988).

Délka těla, od hlavy až po desátý článek abdomenu, se pohybuje v rozmezí od 4–30 mm. Jejich tělo je dorzo-ventrálně zploštělé a nese dva páry křídel. Křídla a jejich žilnatina jsou důležitým taxonomickým znakem. Délka křídel a tvar žilnatiny jsou odvislé od pohlaví a rodu (Hynes 1977; Lillehammer 1988).

Hlava nese dlouhé a segmentované antény, velké oči a tři ocelli (viz Obrázek č. 3). Ústní ústrojí je buď velmi dobře vyvinuté, nebo redukované (Hynes 1977; Lillehammer 1988).

Mezi tarzálními drápkami na konci chodidel je měkké vyboulené břicho nazývané arolium, které nalezneme u obou čeledí Perlidae i Perlodidae (Zwick 2009). Hodně dospělých jedinců nese žaberní pozůstatky, ty jsou však odlišné od larválních žaber tím, že postrádají chloridové buňky (Zwick 2000).

Abdomen má deset článků, a je zakončený segmentovanými cerky. Na abdomenu přítomné pohlavní orgány odlišují dospělé jedince od larev (Hynes 1977; Lillehammer 1988). Pošvatkám chybí kladélko a kopulační orgán. K páření používají jiné struktury, u některých jedinců ze skupiny Systellognatha se může 10. tergít samců podílet na páření. Ten je rozdělen na hemitergity nadzvedávající samičí subgenitální plát. Ve většině případů však 10. tergít slouží k ochraně a epiproct je zanořen mezi hemitergity. Genitálie mají rozmanitou strukturu a slouží jako klíčový určovací znak (Zwick 2009).



Obrázek č. 3: Celková stavba a popis dospělé pošvatky (Lillehammer 1988)

3.4 Životní prostředí pošvatek

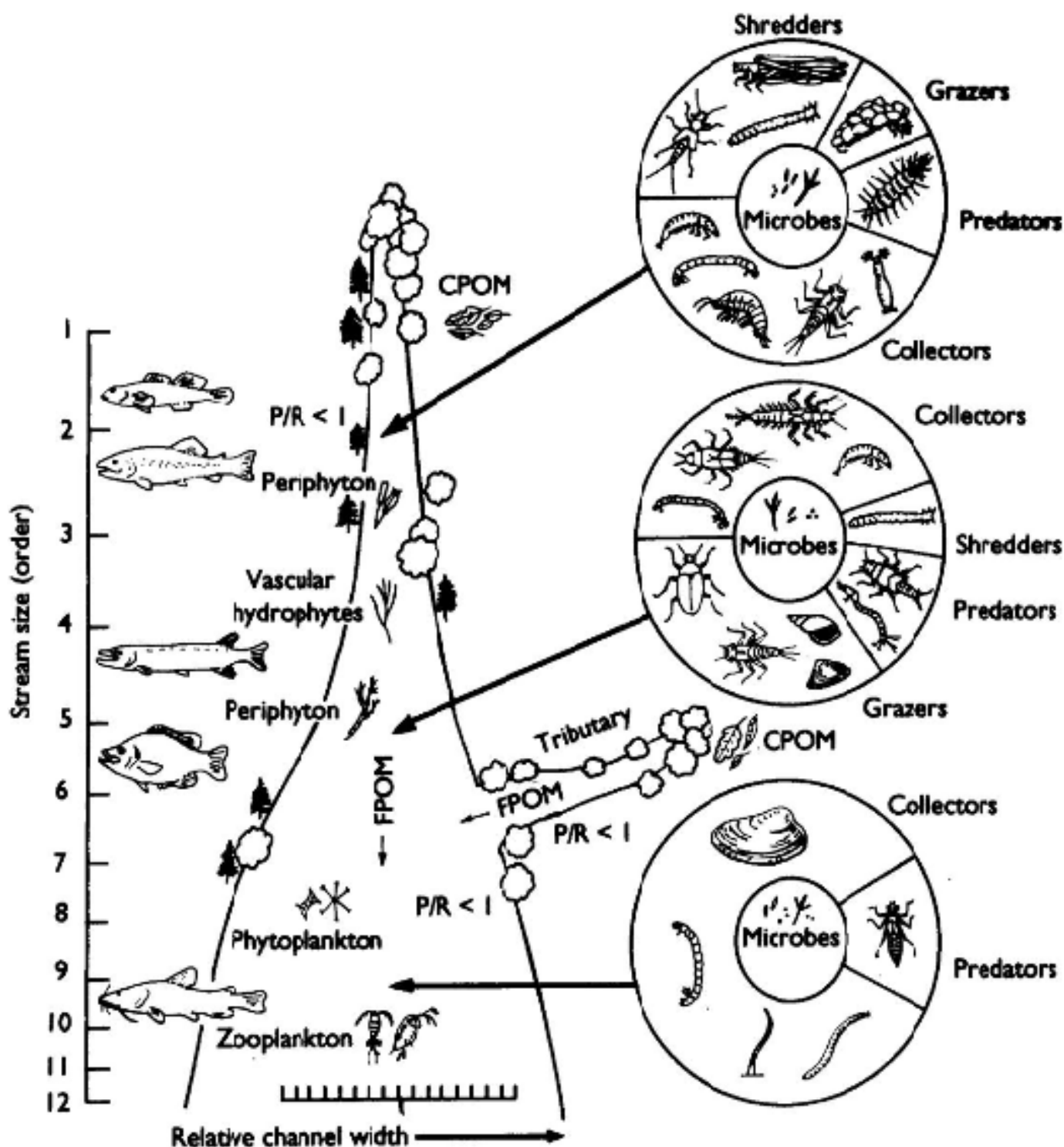
Vodní bezobratlí jsou velmi citliví na nedostatek břehových porostů, typ substrátu a hydro-morfologické změny (García et al. 2014). Jejich druhové složení a abundance se liší po celé délce toku. Podél gradientu pramen až ústí se mění spolu s fyzikálními podmínkami složení populací a organický materiál, který vstupuje do vodního systému. Struktura a funkce vodního společenstva se přizpůsobuje měnícím se fyzikálním podmínkám (šířka, hloubka, rychlost, ...). Na základě velikosti toku se lotické společenstvo rozděluje do tří skupin: prameny (1-3), středně velké toky (4-6) a velké toky (>6) (viz Obrázek č. 4). Tyto tři skupiny se liší pobřežní vegetací, zastíněním, množstvím a typem organického materiálu, poměru hrubé primární produktivity a respirace a způsobu získávání uhlíku (heterotrofie/autotrofie) (Vannote et al. 1980).

Zalesněná nebo zemědělská oblast poskytuje různé potravní zdroje (Carlson et al. 2013). Dále se liší substrátem, mírou ukládání sedimentů a rychlostí toku. Zalesněná oblast navíc poskytuje zastínění (Carlson et al. 2013) a ochranu před vysokými teplotami (Tierno de Figueroa et al. 2010). Výsledný charakter taxonomického složení vodního hmyzu, avšak udávají predátoři, kteří mají významný vliv na populační dynamiku (Paetzold & Tockner 2005).

Zalesněné vysokohorské oblasti nejsou zasaženy a ovlivněny takovou silou jako zemědělské a urbanizované lokality (Bojková et al. 2012). Pošvatky preferují zalesněné vysokohorské oblasti z důvodu nižšího pH vody (přirozeně slabě kyselé), vyšších koncentrací rozpuštěného kyslíku a absence těžkých kovů (Tchakonté et al. 2015).

Pošvatky citlivě reagují na teplotní změny a preferují dobře okysličené, rychle tekoucí vody. Zpravidla se nacházejí v horních částech toku (Vannote et al. 1980; Zahrádková & Pařil 2003). Většinou se jedná o citlivé druhy (stanovištní specialisty), preferující chladné horské toky (Haidekker & Hering 2008; Bojková et al. 2012).

Dospělí jedinci se pohybují v místě své emergence kvůli nízké schopnosti letu (Tierno de Figueroa et al. 2010), například v blízkosti toku na větvích, trávě nebo pobřežních kamenech (Lillehammer 1988).



Obrázek č. 4: RCC (The River Continuum Concept – RCC) - Teorie říčního kontinua v podélném profilu toku – Strukturální a funkční složení vodního společenstva podél gradientu toku (Vannote et al. 1980)

3.5 Potrava pošvatek

Většina dospělců potravu nepřijímá (Fenoglio et al. 2010) nebo se živí pouze sinicemi, pylem a lišejníky. Zejména větší druhy pošvatek v dospělosti pije pouze vodu (Fochetti & Tierno de Figueroa 2008).

Některé larvy preferují prostředí s vláknitými řasami. Nejen, že požírají rostlinné zbytky a rozsivky, ale většina z nich aktivně loví svoji kořist (Fenoglio et al. 2010). Velké larvy mají širší spektrum lovné kořisti (Fenoglio et al. 2010) a zároveň mnohdy přijímají i rostlinnou potravu. Menší a mladší larvy se na rozdíl od nich živí převážně detritem. Během svého vývoje se mění potravní preference. Např. *Isoperla sudetica* je zařazována jako predátor. Ale její potrava se mění v závislosti na velikosti těla. Nejprve se živí detritem, potom rostlinnými zbytky, a nakonec se z larvy stane predátor. Změny v přijímané potravě souvisí s velikostí těla, ne s fotoperiodou a teplotou vody. Teplota vody nepřímo ovlivňuje potravní preferenci a to tím, že urychluje růst (Bottová et al. 2013).

Vodní bezobratlí se podle potravních zdrojů v toku morfologicko-behaviorálně adaptovali. V řádu pošvatek jsou zastoupeny tyto potravně-funkční skupiny: šrabači, spásači, drtiči, sběrači a predátoři. Výskyt potravních skupin ovlivňuje prostředí a potravní zdroje (Krno 2000; Death & Collier 2010). Drtiči (*shredders*) mají ústní ústrojí uzpůsobené k okusování opadaných listů z břehové vegetace, tudíž zužitkovávají hrubý organický materiál (CPOM, >1 mm). Sběrači (*collectors*) sbírají jemné nebo ultra jemné částice organického materiálu (FPOM, 50 μm-1 mm; UPOM, 0,5-50 μm). Drtiči jsou kodominantní se sběrači a vyskytují se v horních úsecích toku, což naznačuje důležitost pobřežní vegetace, z které mají přísun organického materiálu. Dále po proudu ubývá břehové vegetace a na kamenech se tvoří autotrofní nárosty rozsivek a řas, kterými se živí škrabači (*scrapers*) a spásači (*grazers*). Se zvětšujícím se tokem začínají dominovat škrabači, kteří se adaptovali na okus řas (viz Obrázek č. 4). Ve velkých tocích se znovu stávají dominantou sběrači (Vannote et al. 1980; Townsend et al. 2010).

Vodní společenstvo je distribuováno na základě zpracování materiálu (detritus, řasy, cévnaté hydrofyty), tak aby se minimalizovaly změny ve struktuře a funkci říčního systému (Vannote et al. 1980).

3.6 Čeled' Perlidae

Čeled' Perlidae zahrnuje 16 rodů (Lillehammer 1988) a patří mezi nejrůznorodější čeledi s více než tisíci popsányými druhy. Dominují zde rody *Neoperla* a *Anacroneuria*, zahrnující téměř 300 popsáných druhů. Čeled' je distribuována v Holarktické, Orientální, Afrotropické a Neotropické oblasti. Vyskytují se v Asii a střední i jižní Americe (Fochetti & Tierno de Figueroa 2008).

3.6.1 Morfologie

3.6.1.1 Morfologie larev

Délka těla larev čeledi Perlidae se pohybuje v rozmezí 14-33 mm, například *Dinocras cephalotes* nebo *Perla bipunctata* (Hynes 1977). Velikost těla závisí i na pohlaví (Lillehammer 1988). Zbarvení larev této čeledi je tmavé, šedo-hnědé. Larvy vypadají robustně oproti larvám čeledi Perlodidae. Dalším výrazným znakem jsou dlouhé štětiny na zadní straně femuru a tibie (Lillehammer 1988).

Dinocras cephalotes měří v prvním instaru jen jeden milimetr. Velikost samečka v posledním instaru je v rozmezí 12-17 mm, zatímco samička měří 20-31 mm. Už zde je patrné rozdíly mezi pohlavím. Samečci nedorůstají takové délky jako samičky. Zbarvení je tmavě hnědé až šedohnědé (Lillehammer 1988) se žlutým nebo šedým vzorem (Hynes 1977). Tělo je silně sklerotizované, robustní s dlouhými a silnými tykadly a cerky. Vlákňité žábry jsou přítomné na všech hrudních segmentech (Lillehammer 1988).

3.6.1.2 Morfologie dospělců

Velké tělo je šedočerného nebo až černého zbarvení. Tělo nese dva páry kouřově šedých křídel s černou žilnatinou (Lillehammer 1988) a zřetelné pozůstatky žaber. Epiproct je redukovaný. Genitálie mají svůj specifický tvar a funkci. Samčí struktury genitálií jsou různorodé (sklerotizované zuby, trichomy, háky) a slouží k uchopení a přidržení samičky. Zajišťují úspěšné páření, kterému předcházelo bubnování do zpevněného štítu samečka (Zwick 2000).

Dinocras cephalotes patří mezi největší pošvatky ve Fennoskandinávii a střední Evropě. Má šedé až černé tělo, se žlutými skvrnami na hlavě. Jedná se o brachypterní druh. Kouřově zbarvená křídla zvyrazňuje tmavá žilnatina. Samečci dorůstají rozmezí 13,5-19 mm. Zatímco samičky 19,5-29 mm. Samičkám zakrývá část sterny trojúhelníkový subgenitální plát. Barevný vzor je stejný jako u samečků s jediným rozdílem, abdomen je žlutohnědý.

Mezi jednotlivými druhy tohoto rodu se mění délka těl a křídel, zatímco genitální přívěsky a žilnatina křídel zůstává podobná (Lillehammer 1988).

3.6.2 Výskyt

Pošvatky čeledi Perlidae obývají menší řeky a potoky (Bojková et al. 2014). Například velmi rozšířený stanovištní specialista *Perla marginata* (Bojková et al. 2012) je eurytermní a zvyšující se teplota ji zvýhodňuje před stenotermními druhy a specialisty vyhledávajícími chladnější toky (Haidekker & Hering 2008).

Většinu zástupců čeledi Perlidae nalezneme v ritrální nebo potamální zóně. Zástupci čeledi Perlidae velmi často upřednostňují členitý substrát složený z valounů, balvanů či štěrku. Typickým příkladem pro bioindikaci a ukazatele epipotamálního nebo hyporitrálního typu proudu je *Perla burmeisteriana*, preferující substrát s velkými balvany (Helešic 2001).

3.6.3 Potrava

Larvy konzumují i vegetaci (Hynes 1977), ale převážně patří mezi predátory (Hynes 1977; Krno 2000; Fenoglio et al. 2008). Živí se larvami pakomárů (Chironomidae) a jepic (Ephemeroptera) (Lillehammer 1988).

Na rozdíl od larev adultní jedinci čeledi Perlidae nepřijímají potravu (Fenoglio et al. 2010). Přijímají pouze vodu (Hynes 1977).

3.7 Čeleď Perlodidae

Čeleď Perlodidae se rozděluje na dvě podčeledi Perlodinae a Isoperlinae (Lillehammer 1988; Zwick 2000). Diagnostické znaky jsou plesiomorfni, jedná se o křídla, žábra a epiproct aj., proto je monofylie této čeledi nejistá (Zwick 2000). Tato čeleď není tak rozmanitá jako čeleď Perlidae, přesto patří mezi jedny z nejpočetnějších. Zahrnuje okolo 300 popsáných druhů, z čehož asi třetina patří do rodu *Isoperla*. Rod *Isoperla* má Holarktické rozšíření (Fochetti & Tierno de Figueroa 2008), podobně jako rody *Arcynopteryx* a *Diura*, které se nacházejí v severní Americe, Evropě a Asii (Fochetti & Tierno de Figueroa 2008; Li & Murányi 2015).

3.7.1 Morfologie

3.7.1.1 Morfologie larev

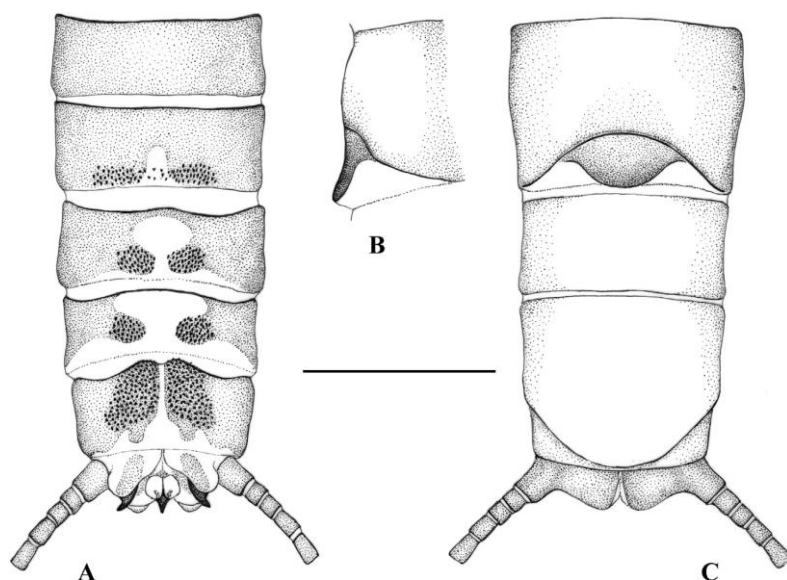
Tmavě hnědé zřídka i zelené larvy čeledi Perlodidae (Lillehammer 1988) nesou dlouhé a segmentované antény a cerky (Hynes 1977). Častěji je však uvidíme žlutě zbarvené

s kontrastními tmavými vzory (Zwick 2000). Zástupci larev z této čeledi nedorůstají takových rozměrů jako jedinci z čeledi Perlidae (Lillehammer 1988), přesto se považují za jedny z největších pošvatek (Fenoglio et al. 2010).

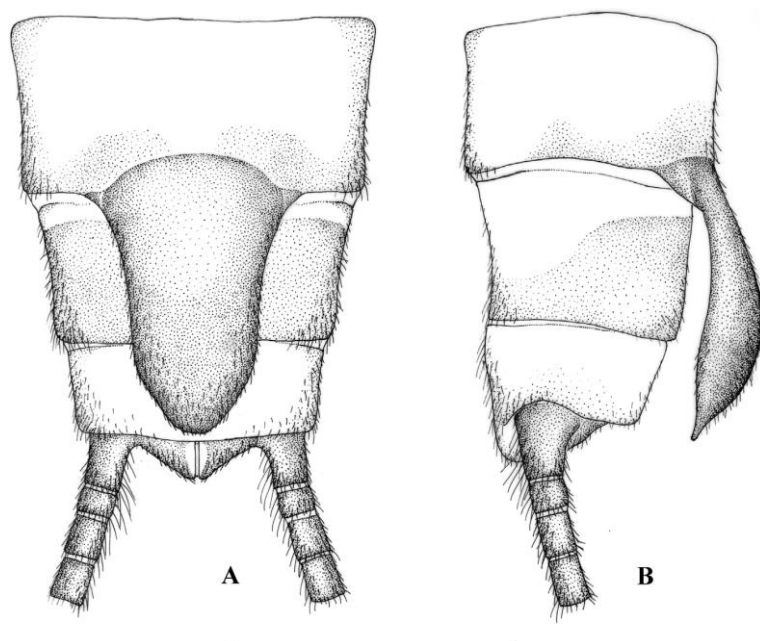
3.7.1.2 Morfologie dospělců

Dorůstají nápadně velkých rozměrů s výrazným zbarvením (Li & Murányi 2015). Mnoho z nich má nápadný podélný žlutý proužek dobře rozeznatelný vzhledem ke kontrastnímu tmavému tělu (Zwick 2000).

Unikátní jsou tvary samčího epiproctu a samičího subgenitálního plátu (Li & Murányi 2015) (viz Obrázek č. 6 a 7). Tyto struktury jsou klíčovým určovacím znakem (Lillehammer 1988).



Obrázek č. 5: Samčí struktury abdomenu rodu *Wuia*: A – dorzální pohled na abdomen, B – laterální pohled na sternum, C – ventrální pohled na abdomen (Li & Murányi 2015)



Obrázek č. 6: Samičí struktury abdomenu rodu *Wuia*: A – ventrální pohled na abdomen, B – laterální pohled na abdomen (Li & Murányi 2015)

3.7.2 Výskyt

Larvy i dospělí jedinci se nejčastěji vyskytují v blízkosti hustých lesních porostů. Upřednostňují rychle tekoucí čisté vody s hrubým substrátem (Li et al. 2012). Larvy preferují vodní prostředí s rostlinami (Fenoglio et al. 2010). Typický druh střední Evropy *Isoperla sudetica* obývá studené horské biotopy (Bottová et al. 2013).

Tato čeleď se vyskytuje v ritrální a potamální zóně. Zde jmenovaný příklad *Isoperla sudetica* je toho důkazem. Obývá horní až střední ritrální zónu (Helešic 2001).

3.7.3 Potrava

Larvy čeledi Perlodidae patří mezi noční predátory (Fenoglio et al. 2010), kteří obohacují svou potravu o rozsivky a rostlinný materiál. Celá podčeleď Perlodinae patří mezi dravce (Lillehamer 1988). Požirají především malé a pomalé zástupce čeledi Chironomidae, patřící k často vyhledávané potravě pošvatek (Lopez-Rodriguez et al. 2009). Jen málo druhů tvoří výjimku. Mezi právě tyto zmiňované výjimky patří např. larvy druhu *Isoperla curtata*, které vyhledávají převážně rozsivky, houby, pyl, sinice a organickou hmotu. Můžeme je označit jako primární konzumenty. Zařazují se do funkční skupiny škrabači a sběrači, ale mohou sehrát i roli malých dravců (Lopez-Rodriguez et al. 2009).

V průběhu svého larválního růstu se mění jejich potravní návyky (Lopez-Rodriguez et al. 2009). První instary se živí býložravě a v průběhu růstu se jim zdokonaluje ústní aparát a

přizpůsobují se na karnivorní způsob života. Mezi těmito stádii dochází k příjmu jak rostlinné, tak živočišné potravy, což je řadí i mezi všežravce (Bottová et al. 2013). Nejvyhledávanější kořistí je čeleď Chironomidae, dále loví také jepice (Ephemeroptera), chrostíky (Trichoptera) ale i jiné pošvatky (Plecoptera) (Fenoglio et al. 2010). Adultní jedinci nepřijímají potravu, pouze pijí vodu (Fenoglio et al. 2010).

3.8 Životní cykly pošvatek

Délka a rychlost životního cyklu je u každého druhu jiná a specifická (Bottová et al. 2013). Klíčovou roli zde hrají abiotické faktory, které ovlivňují délku a rychlost životního cyklu (Flannagan & Cobb 1991). Abiotické faktory tedy ovlivňují voltinismus, tj. počet generací v průběhu jednoho roku (Lillehammer 1988). Pošvatky jsou buď semivoltinní (dvouletý vývojový cyklus) nebo univoltinní (jednoroční vývojový cyklus neboli jedna generace během roku) (Petřin 2011; Bottová et al. 2013). Zejména menší zástupci čeledi Perlodidae mají často jednoroční životní cyklus (Fenoglio et al. 2010).

3.8.1 Larvální vývoj

Larvální vývoj probíhá ve vodním prostředí (Hynes 1977) (viz Obrázek č. 8). Larva prochází několika larválními instary (Bottová et al. 2013).

V pozdním instaru se rozvíjejí tegminy, které byly doposud schoulené, čisté a průhledné. Larvy se opět začnou krmit a narovnávají průsvitné tegminy (Zwick 2009). Ty nejsou kloubně připojeny, ani v nich nenajdeme svaly. Pošvatky s nimi nemohou hýbat, tvoří je dermální epitel (Zwick 2000). Desátý nebo devátý den před emergencí se tegminy mění. Postupně blednou a z thoraxu k nim prostupuje tkáň (Zwick 2000). Žilnatina křídel je silně zvlhčená a křídla postupně tmavnou (Zwick 2009). Bezprostředně před metamorfózou se dospělý jedinec stane viditelný skrze larvální kutikulu (Zwick 2000) a objevuje se dvanáct hodin poté, co křídla ztmavla (Zwick 2009).

Aby larvy snížily konkurenci a mohli spolu koexistovat druhy se stejnými potravními nároky, tak se odlišili načasováním emergence. Mohou tak žít společně a vzájemně si nekonkurovat. Některé larvy a vajíčka pošvatek ve svém vývoji vstupují do období diapauzy. V tomto období přečkávají nepříznivé podmínky. Vajíčka jsou nakladena v létě, přečkají podzim a zimu v diapauze a líhnou se až na jaře (Lillehammer 1988).

3.8.2 Emergence

Emergence, neboli metamorfóza larvy v dospělce začíná tím, že vodní larvy opustí vodní prostředí a vylezou na břeh (Lillehammer 1988). Zralé larvy začnou svlékat svou larvální kutikulu (Zwick 2000) v příšeří nebo za tmy (Flannagan & Cobb 1991), aby minimalizovaly predáční riziko (Parks et al. 2011). Tato přeměna v dospělého jedince končí protržením svlečky neboli exuvie podél hřbetní strany. První se objevuje hrud', hlava a následně abdomen. Osychající křídla drží vzpřímeně. Jedinec zůstává v místě své emergence nebo odlétá na jiné stanoviště. Dříve emergující samečci si hledají úkryt v okolní vegetaci a na kamenech, kde čekají na samičky, aby se cyklus uzavřel a rozmnožili se. Dospělí jedinci už netvoří společné agregace, shlukují se pouze k potravě a páření, mnohdy i k odpočinku (Lillehammer 1988).

V této části svého života jsou nejzranitelnější, jelikož emergující hmyz tvoří důležitou složku potravy mnoha predátorů např. pavouků, střevlíků, ještěrek, ptáků i netopýřů (Paetzold & Tockner 2005). Predace je snadnější z toho důvodu, že zralé larvy se před emergencí shlukují do skupin (Taylor et al. 1998).

V letních měsících květen, červen a červenec je emergence nejčastější (Parks et al. 2011). V okolí řek na březích a vegetaci nalezneme svlečky neboli exuvie. Ty mohou být ve vzdálenosti i jedenáct metrů na kmenech a větvích stromů, jak je tomu např. u *Hesperoperla pacifica*. Samičky tohoto druhu (čeled' Perlidae) emergují při teplotě vody 11 °C a samečci vyžadují 14 °C. V dospělého jedince se přeměnění během šestnácti dní při požadované teplotě vody. *Hesperoperla pacifica* emerguje v červnu (Thorp et al. 2008).

Velikost, a tudíž i tělesná hmotnost při metamorfóze indikuje reprodukční úspěch, pouze u samiček. Přírodní výběr favorizuje větší samičky, které jsou plodnější, a tím způsobuje pohlavní dimorfismus. Pro samečky není velikost těla prvořadá. Emergují dříve než samičky. Postupně dozrávají a zdokonalují své zvukové signály, které stojí za reprodukčním úspěchem sameček. Menší tělo skýtá větší mobilitu, ale snadnější cíl pro predátory. Trade off obou pohlaví je tedy buď maximalizují velikost těla a plodnost, nebo minimalizují predaci, což znamená být menší a pohyblivější (Taylor et al. 1998). Velikost těla při emergenci ovlivňují tři faktory: larvální vnitrodruhová konkurence, koexistence s rybami a načasování emergence (Taylor et al. 1998).

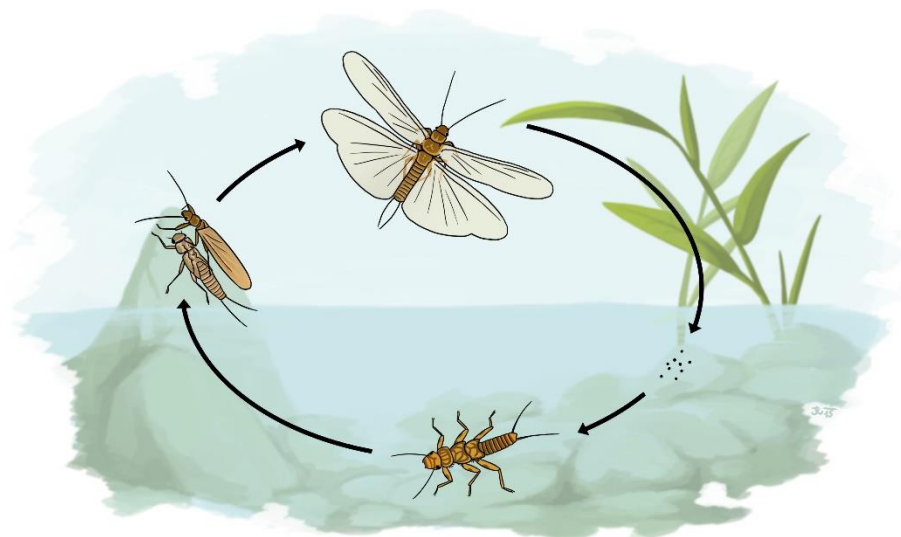
3.8.3 Rozmnožování

Pošvatky jsou proteandrické, tzn., že první se objevují samečci (Thorp et al. 2008). Ti jsou aktivnější než samičky, a i přes slabou schopnost letu vylétávají od místa své emergence několik metrů (Winterbourn 2007; Finn & Poff 2008). Veškeré chování spojené s vyhledáním partnera a zvukové signály začínají po setmění, kdy je aktivita pošvatek největší (Taylor 1998). Vábění započne samička, ke které se přidávají její konkurentky a následně i sameček, který odpovídá na samiččino vábění (Boumans & Johnsen 2015). Zvukové signály a vábění slouží jako prostředek komunikace (Zwick 2000). Vábění má různé intervaly, fáze, intenzitu (Tierno de Figueroa et al. 2000) délku a frekvenci (Boumans & Johnsen 2015). Slouží k identifikaci druhu, prostřednictvím tohoto vábění se najdou správní jedinci příslušného druhu (Tierno de Figueroa et al. 2000).

Pokud samečci naleznou samičky, pevně je uchopí a opětovně se s nimi páří. Kopulace může probíhat ihned po emergenci nebo o pár dní později. První efektivní páření se liší v závislosti na pohlaví. U sameček je to 7.-26.den a u samečků 7.-16.den po emergenci (Yoshimura et al. 2003). Reprodukční úspěch zajišťují zvukové signály samečka (bubnování) a nalezení samičky, což nemusí být obtížné, jelikož se zralé larvy sameček seskupují okolo zralých larev samečků. Ti se krmí na rozdíl od sameček dál a metamorfují dříve než samičky. U dospělých tyto společné agregace nacházíme jen zřídka (Taylor et al. 1998).

U čeledí Perlidae a Perlodidae se vyskytuje výrazný pohlavní dimorfismus. Samičky jsou dvakrát tak velké než samečci. Při kopulaci má sameček hlavu a hrud' nad samičkou a jeho abdomen je zkroucen pod ní. Samička ho nosí po delší dobu, proto je její energie vkládána do většího vzrůstu. Přírodní výběr je favorizuje. Velikost samečka nehraje roli, pouze ho může znevýhodnit před predátory (Taylor et al. 1998).

Samička klade 1–6 shluků vaječných snůšek. Každá snůška má 15-365 vajíček a je variabilní. Dohromady tedy naklade na vodní hladinu zhruba okolo 55-700 vajíček (Yoshimura et al. 2003). Každé vajíčko má upevňovací mechanismy, aby se přichytilo ke dnu (Hynes 1977). Klazení probíhá během dne nikdy ne v noci (Tierno de Figueroa et al. 2000).



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

3.9 Bioindikační schopnosti pošvatek

Vodní bezobratlí velice citlivě reagují na hydromorfologické změny ve vodním prostředí, nedostatek břehové vegetace, změny substrátu a znečištění toku (García et al. 2014). Podle výskytu jednotlivých taxonů můžeme posuzovat kvalitu vody a určovat stupeň jejího znečištění (Sharma & Rawat 2009; Xu et al. 2014). Druhy čeledí Perlidae a Perlodidae se řadí mezi jedny z nejcitlivějších pro posouzení kvality vody (Xu et al. 2014). Pošvatky se používají pro biomonitoring v oblastech s organickým znečištěním (odpady, zemědělské zdroje). Hodnotí se jejich různé požadavky na množství rozpuštěného kyslíku ve vodním sloupci. Biologická spotřeba kyslíku primárně řídí distribuci bezobratlých. Jelikož citlivé taxony reagují negativně na zvýšenou hladinu biologické spotřeby kyslíku, a mohou být nahrazeny taxony tolerantnějšími (Friberg et al. 2010).

Vodní ekosystém se hůře vyrovnává se změnami. Dopady na terestrický ekosystém nemusejí být tak rozsáhlé, zatímco pro vodní společenstvo znamenají vyšší riziko extinkce citlivějších druhů. Organismus tolerantní k široké škále podmínek bude konkurenčně schopnější než ostatní jedinci. Pokud má tedy druh širokou distribuci, ukazuje to na jeho širokou toleranci k určitému faktoru. Pošvatky mají však většinou úzké rozmezí tolerantního optima (Li et al. 2013).

3.9.1 Vztah pošvatek k saprobitě

Významnými ukazateli kvality vody jsou druhy citlivé, které nedokáží regulovat spotřebu kyslíku na rozdíl od tolerantních druhů (Rotvit & Jacobsen 2013). Citlivé druhy mají užší ekologickou amplitudu. Mezi jejich letálními extrémy je úzké kontinuum snesitelných hodnot, ve kterých přežívají, rostou a rozmnožují se (Townsend et al. 2010). To činí larvy pošvatek účinnými a spolehlivými bioindikátory, protože silně reagují na snížení rozpuštěného kyslíku ve vodě (Helešic 2001). Množství rozpuštěného kyslíku ubývá se zvyšujícím se množstvím organického znečištění (Tchakonté et al. 2015). Výskyt pošvatek nebo jejich absence svědčí o míře organického zatížení neboli saprobitě (Helešic 2001).

Saprobity se dělí na tyto stupně:

- Xenosaprobity – patří sem čisté vody pramenů a horních částí pstruhových pásem, charakterizuje je nízká druhová rozmanitost
- Oligosaprobity – zde je druhová rozmanitost o něco vyšší, patří sem pstruhové nebo lipanové pásmo s nízkým organickým zatížením
- Beta-mesosaprobity – se vyznačuje přirozeným organickým zatížením středních a dolních úseků toku, druhově rozmanitější
- Alfa-mesosaprobity – organické látky se zde rozkládají, což snižuje množství kyslíku, tolerantnější druhy kompetičně vyloučí původní společenstvo, druhová rozmanitost se snižuje
- Polysaprobity – organicky zatížený tok směřující k anoxii, druhová rozmanitost velmi nízká

Převážná většina pošvatek se vyskytuje v oligosaprobním nebo beta-saprobním systému. Například *Perla burmeisteriana* (Perlidae) a *Isoperla grammatica* (Perlodidae) výborně indikují beta-mesosaprobní systém. Ostatní zástupci obou čeledí upřednostňují horské a podhorské toky se šterkovitým, valounovitým nebo balvanitým substrátem, jež se nachází v prvních dvou stupních saprobity. Výskyt bezobratlých včetně pošvatek je tedy mimo jiné dále ovlivněn saprobitou, substrátem, rychlostí toku a hydraulickými podmínkami ve vodním sloupci (Helešic 2001).

3.9.2 EPT index

Indexy pracují na základě posuzování přítomnosti či absence různých taxonů. Nejčastěji se využívají Chironomidae nebo Ephemeroptera, Plecoptera a Trichoptera (EPT).

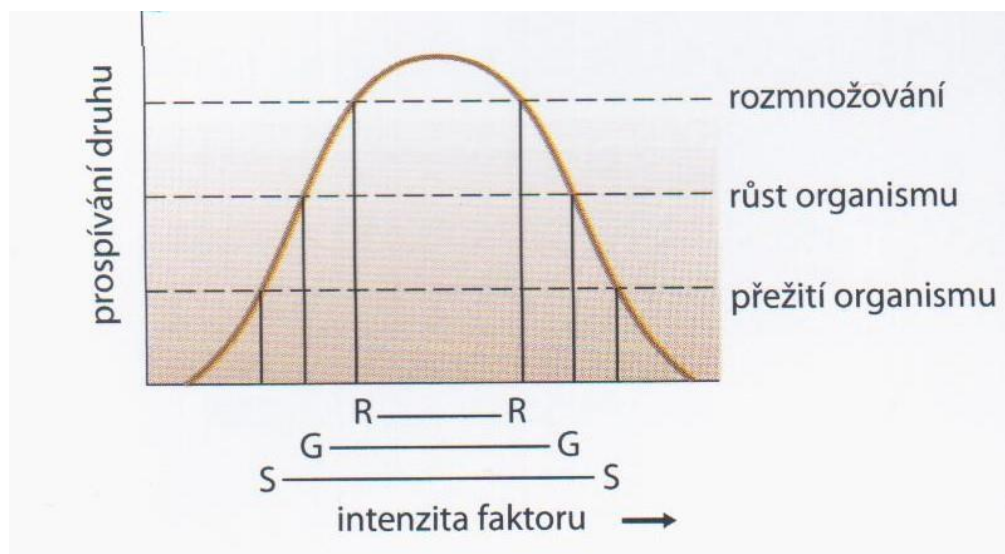
V zemích evropské unie je biomonitoring založen na EPT indexu.

- Ephemeroptera, Plecoptera, Trichoptera (EPT) index – založený na druhovém bohatství jepic, pošvatek a chrostíků, kteří jsou různě tolerantní k odlišným typům znečištění

Při bioindikaci zohledňujeme poměr abundance vůči počtu citlivých a netolerantních taxonů. EPT index je využíván pro posuzování kvality vod malých řek (Andrianova 2015).

3.10 Faktory ovlivňující životní cyklus pošvatek

Faktory určitého stanoviště působí na organismy společně a současně. Vyvolávají v organismech příslušné fyziologické odpovědi, které rozhodnou, zda na daném stanovišti mohou žít. Životní podmínky vytvářejí pro organismy limity, mezi kterými jsou schopny růst, rozmnožovat se nebo pouze přežívat (viz Obrázek č. 9). Mezi těmito limity je různě široké kontinuum snesitelných hodnot, za nimiž jsou v obou extrémech letální následky. Pro růst a rozmnožování jsou optimální hranice ještě užší. Faktor tedy poskytuje různé rozpětí příznivých a nepříznivých podmínek pro organismy (Townsend et al. 2010). Pošvatky jsou velice citlivé (Tchakonté et al. 2015), proto bude jejich ekologická valence užší než u jiného tolerantnějšího druhu (Helešic 2001).



Obrázek č. 8: Gaussova křivka znázorňující vliv faktoru prostředí a jeho rozpětí (S – přežívání, G – růst, R – rozmnožování) (Townsend et al. 2010)

Citlivost vodních organismů k různým faktorům životního prostředí determinuje jejich geografickou distribuci a abundanci. Druhy tolerantní k široké škále podmínek jsou konkurenčně zdatnější a budou mít i širší distribuci (Li et al. 2013).

Na pošvatky působí abiotické i biotické faktory (Townsend et al. 2010). Jmenovitě to jsou teplota, světlo (Bottová et al. 2013), pH, obsah rozpuštěného kyslíku, rychlost proudu, výskyt organických a anorganických látek, těžkých kovů (Tchakonté et al. 2015), vnitrodruhová a mezidruhová konkurence, predace aj. (Townsend et al. 2010).

3.10.1 Teplota

Teplota je klíčovým faktorem ovlivňujícím celý životní cyklus pošvatek (Bottová et al. 2013). Se zvyšující se teplotou se zkracuje životní cyklus (Krno et al. 2013) a zmenšuje se výsledná velikost těla (Parks et al. 2011), jelikož se organismus začne vyvíjet rychleji, ale roste stále stejnou rychlostí (Townsend et al. 2010).

Teplota rozhoduje o embryonálním vývoji, larválním růstu, diapause, emergenci (Bottová et al. 2013; Rotvit & Jacobsen 2013) a pohlaví (Thorp et al. 2008). Vyšší teploty urychlují zrání a načasování emergence, čímž ovlivňují reprodukční úspěch (Yoshimura et al. 2003). Rychlost metabolismu pošvatek závisí na vnějších zdrojích tepla. Takovéto živočichy označujeme jako ektotermní (Townsend et al. 2010).

Pošvatky tolerují jen malé výkyvy od optimální teploty vody (1,2-1,3 °C) přičemž optimální teplota vody je (9,9-10,9 °C) (Li et al. 2013). Pošovky čeledi Perlodidae preferují o něco málo nižší teplotu vody 9,43 °C (Fenoglio et al. 2010), zatímco zástupci čeledi Perlidae vyžadují 9 °C (Thorp et al. 2008).

Nízké teploty vyhledávají chladnomilné druhy (stenotermní). Jejich vajíčka jsou adaptovaná a funkce enzymů není narušená nižší teplotou, naopak vyžadují pro svůj vývoj nižší teplotu vody. V létě u těchto vajíček dochází k diapauze a nepříznivé podmínky přečkají v tomto klidovém stádiu. Jakmile se na podzim ochladí a podmínky pro vývoj se zlepší, vajíčka přeruší diapauzu a začne larvální vývoj. Takto probíhá životní cyklus např. u druhu *Perlodes microcephalus* (Perlodidae) (Haidekker & Hering 2008). Některé druhy pošvatek snášejí ještě nižší teploty vody. Jejich vývoj pokračuje i při velmi nízkých teplotách. Prahovou hodnotou je 0 °C (Fenoglio et al. 2010). Chladnější teploty snižují také letovou aktivitu. Prahovou teplotou letu je 5 °C (Finn & Poff 2008).

Načasování emergence ovlivňují jarní teploty (např. v dubnu) zatímco zimní teploty ovlivňují larvální růst a výslednou velikost v dospělosti (Haidekker & Hering 2008). Pokud se příchod jara zpozdí (například delší sněhovou pokrývkou) a teplota vody nestoupne, oddálí to nástup emergence. Emergence druhu *Hesperoperla pacifica* (Perlidae) začíná při teplotě 11 °C a probíhá u všech jedinců během 16 dní v červnu. Při 11 °C jsou nejčtenější samičky a při 14 °C samečci (Thorp et al. 2008).

3.10.2 Světlo

Délka fotoperiody ovlivňuje larvální diapauzu a délku vývoje larev s následnou emergencí (Fenoglio et al. 2008; Bottová et al. 2013). Vliv fotoperiody úzce souvisí s teplotou. Kombinace těchto dvou faktorů reguluje zrání a líhnutí vajíček, růst a emergenci pošvatek (Flannagan & Cobb 1991).

Délka a intenzita fotoperiody souvisí s nástupem emergence. Pošvatky metamorfují v dospělce za příšeří nebo při úplné tmě (Flannagan & Cobb 1991). Tato antipredační strategie umožňuje vyhnout se predátorům s denní aktivitou (pavouci, ryby, střevlíci, ptáci a ještěrky) a snížit riziko predace náchylným emergujícím jedincům (Paetzold & Tockner 2005).

Faktory primárně zodpovídají za rychlost fyziologických procesů, avšak mnohdy působí jako stimuly pro růst a vývoj organismu a připravují ho na nadcházející podmínky. Zkracující se fotoperioda signalizuje příchod zimy a u některých pošvatek vyvolává diapauzu (Townsend et al. 2010).

3.10.3 Kyslík

Strukturu sladkovodního společenstva silně ovlivňuje dostupnost rozpuštěného kyslíku. Pro organismy je kyslík životně důležitým faktorem a jeho koncentrace závisí na dýchání organismů, fotosyntéze, atmosférické výměně, změně tlaku a teploty a přítoku podzemní vody (Connolly et al. 2004).

Druh *Besdolus ravizzarum* (Perlodidae) se pohybuje v tocích, kde je koncentrace rozpuštěného kyslíku 7,95 mg/l (Fenoglio et al. 2010). Se snižující se koncentrací rozpuštěného kyslíku ve vodě klesá i počet emergujících jedinců a stoupá mortalita. Ontogenetický vývoj je nízkou hladinou kyslíku narušen. Metabolické reakce se zpomalují. Organismy se mohou na rozdílné hladiny kyslíku podél gradientu měnící se nadmořské výšky aklimatizovat, což zvýší jejich toleranci k hypoxii (Connolly et al. 2004).

Zvyšující se teplota ovlivňuje dechovou frekvenci organismů a má vliv na dostupnost kyslíku ve vodním sloupci (Rotvit & Jacobsen 2013). Kyslík difunduje do vody velmi pomalu, a proto se vytvořily specializované respirační orgány s velkým povrchem jako žábry larev pošvatek (Townsend et al. 2010). Vysoké teploty vody podporují vysokou spotřebu kyslíku kvůli vysoké biologické aktivitě, tzn. čím vyšší teplota vody, tím méně kyslíku obsahuje vodní sloupec (Sharma & Rawat 2009). Chudší o kyslík bývají zejména dolní části toku, které jsou prohřáté a proud je zde pomalejší. Horní úseky toku bývají zpravidla studenější a proud je zde silnější s dostatečným množstvím kyslíku (Townsend et al. 2010).

V hustých porostech vodních rostlin je koncentrace kyslíku přes den velmi vysoká díky fotosyntéze, zatímco přes noc její koncentrace klesá v důsledku respirace. Koncentrace rozpuštěného kyslíku se liší v závislosti na hustotě, velikosti a struktuře vodních rostlin, které ovlivňují cirkulaci vody a atmosférickou výměnu (Teixeira et al. 2014).

3.10.4 Acidifikace

S klesajícími hodnotami pH ubývá i počet pošvatek, chrostíků, jepic, měkkýšů a korýšů (Horecký et al. 2006). Nízké pH zvyšuje koncentraci rozpuštěných kovů a tím i kovových sraženin a způsobuje drastické snížení vodních bezobratlých a výrazně mění společenstva řas. Kovové sraženiny se tvoří na substrátech v podobě souvislých povlaků. Pokud už jsou kovy vysrážené na substrátu, nepředstavují tak velkou hrozbu jako jejich zvýšené koncentrace ve vodě. Organismy je pasivně přijímají a akumulují v tělech zejména železo, hliník, mangan, kadmium a zinek. Vysoká hladina rozpuštěného železa způsobuje poruchy vidění, poruchy s výživou a ucpává žábra stejně jako vysoké koncentrace hliníku (DeNicola & Stapleton 2002). Některé pošvatky jsou schopné tolerovat nízké hodnoty pH a vyšší koncentrace kovů. Například čeled' Perlodidae se vyskytuje i při pH 4,4 (Horecký et al. 2006), ideální hodnota pH je však pro ně 8,97 (Fenoglio et al. 2010).

Vyplavováním síranů z půdy se okyseluje vodní tok. Zejména v místech s kyselým skalním podložím a smrkovými monokulturami (Horecký et al. 2006). Pošvatky si však vyvinuly vysokou toleranci ke kyselému prostředí a mohou se tak zde přirozeně vyskytovat (Petrin 2011).

Většina pošvatek toleruje kyselé prostředí a jejich potravní preference zůstávají stejné i s měnícím se pH nebo způsob získávání potravy flexibilně přizpůsobují (škrabač, spásač, drtič, sběrač, dravec). Zatímco potravní preference zůstávají stejné i podél gradientu měnícího se pH, tak reprodukce a voltinismus se mění spolu se změnou stanoviště. Kyselé lokality obydlují pošvatky s menším tělem, rychlejším životním cyklem a reprodukcí. Oproti tomu zásaditější lokality hostí pošvatky s velkými těly, pomalejším životním cyklem, ale účinnějším metabolismem a vyšší konkurenceschopností (Petrin 2011).

3.10.5 Vegetace

Vegetace v okolí vodního toku se liší v závislosti na geografických a geomorfologických rysech. V našich zeměpisných šířkách je ovlivňována sezonalitou. Podmínky prostředí se mění s nadmořskou výškou a vzdáleností od antropogenního vlivu (Townsend et al. 2010; García et al. 2014).

Vodní bezobratlí reagují velice citlivě na změnu, nedostatek nebo ztrátu břehového porostu (García et al. 2014). Okolní vegetace má tlumivý efekt vůči přímému světlu a teplotě (Townsend et al. 2010).

Vodní rostliny udržují chemicko-fyzikální parametry vody, regulují sedimentaci a poskytují úkryt a potravu mnoha živočichům. Nejdůležitějším faktorem je však produkce kyslíku. Rostliny produkují přes den kyslík jako odpadní produkt při fotosyntéze. Hladina kyslíku ve vodě během dne kolísá a přes noc se snižuje vlivem respirace, jak živočichů, tak i vodních rostlin (Teixeira et al. 2014).

Natantní rostliny uvolňují při fotosyntéze kyslík přímo do atmosféry a tím zvyšují hypoxické podmínky ve vodním prostředí. Oproti tomu submerzní rostliny během fotosyntézy produkují kyslík, který vstupuje do vodního prostředí a je k dispozici vodním organismům (Teixeira et al. 2014).

3.10.6 Proudění vody

Hydraulické vlastnosti toku se v jednotlivých úsecích mění v závislosti na prostorovém uspořádání toku a morfologických útvarech v něm nebo v jeho okolí. Důležitými parametry, které udávají charakter stanoviště, jsou rychlost proudu, hloubka a velikost substrátu. Tyto parametry spoluvytvářejí podél toku mozaiku s odlišnými fyzikálními vlastnostmi, a tedy příznivé nebo nepříznivé podmínky pro organismy (Pastuchová et al. 2008).

Vodní organismy se shromažďují v lokalitách se středními hodnotami rychlosti proudění. Pošvatky preferují zejména čisté a mělké peřeje se štěrkovitým substrátem nebo hlubší tok s vyšší rychlostí proudu (Pastuchová et al. 2008).

Zástupci čeledi Perlodidae upřednostňují rychlost proudění 0,67 m/s (Fenoglio et al. 2010), tudíž rychle tekoucí a čisté toky s hrubým substrátem (Li et al. 2012).

3.10.7 Anorganické a organické látky

Anorganické látky se ve vodním prostředí usazují na povrchu substrátu a rostlin. Zde vznikají sraženiny různých kovů v závislosti na pH prostředí a dostupnosti kyslíku. Železo, hliník, mangan, zinek, aj. tvoří nejčastější sraženiny (DeNicola & Stapleton 2002).

Vysoká koncentrace kovů a kyselin ve vodním prostředí vzniká řadou chemických reakcí, kdy dochází k přímému kontaktu s vodou, kyslíkem a pyritem (nebo jiným sulfidickým minerálem) (DeNicola & Stapleton 2002). K acidifikaci dále přispívají i emise síry, dusíku (Bojková et al. 2012) a jejich iontů a sloučenin. Vysoké koncentrace iontů (NH_4^+ ,

NO_2^- , NO_3^- , PO_4^{3-} , aj.) a kovů (Ni, Zn, Cd, Cu, Pb, aj.) následně redukuje abundanci pošvatek, jepic a chrostíků (Friberg et al. 2010; Tchakonté et al. 2015).

Organické znečištění (odpady, zemědělské zdroje) silně ovlivňuje koncentraci rozpuštěného kyslíku ve vodě. Koncentrace kyslíku se snižuje rozkladem rostlinné biomasy a způsobuje stresující podmínky pro vodní organismy v důsledku hypoxického až anoxického prostředí. Nejcitlivěji reagují emergující jedinci na jaře, vysoké množství organického znečištění je pro ně letální (Friberg et al. 2010).

4 ZÁVĚR

Výše vypracovaná rešerše zpracovává relevantní údaje z dostupných databází odborné literatury. Tato práce shrnuje základní poznatky o morfologii, rozšíření, životních cyklech a ekologických nárocích a preferencích pošvatek. Zvýšená pozornost byla věnována fázi v životním cyklu zvané emergence. Neméně pozornosti bylo věnováno konkrétním čeledím Perlidae a Perlididae, ačkoli současná literatura informuje spíše o jiných čeledích nebo pošvatkách obecně.

Environmentální faktory mají výrazný vliv na emergenci a život pošvatek. Hovoříme zejména o teplotě, světle a množství kyslíku ve vodě. V závislosti na teplotě a světle zástupci obou čeledí Perlidae a Perlididae preferují nástup emergence za příšeří nebo při úplné tmě. Teplota určuje nejen nástup emergence, ale u některých druhů determinuje i pohlaví. Se snižující se koncentrací rozpuštěného kyslíku ve vodním prostředí ubývá i počet emergujících jedinců. Pošvatky se na nižší koncentrace kyslíku mohou aklimatizovat, avšak příliš nízké hodnoty jsou pro ně rovněž letální. Významný vliv také připisujeme acido-bazickým vlastnostem vody, kdy v enormně kyselém prostředí klesá abundance i diverzita pošvatek. Pošvatky si vyvinuly vysokou toleranci ke kyselému prostředí zejména čeleď Perlodidae. Neméně důležitý vliv má i vegetace, a to jak přímo (jako zdroj potravy, úkryt, aj.) tak i nepřímo ovlivněním zastínění vodního toku pozměňuje působení abiotických faktorů (např. snížení teploty).

Díky prostudované literatuře jsem došla k závěru, že emergence, jako klíčová fáze životních cyklů pošvatek je ovlivňována environmentálními faktory a že pošvatky jsou vhodnými organismy k bioindikaci zejména kvůli velkému rozšíření a výskytu i stenovalentních druhů. Proto se také uplatňují v systému hodnocení vodních toků na základě tzv. EPT indexu.

5 Cíle navazující diplomové práce

- determinace dospělců pošvatek na úroveň čeledí a druhů
- vyhodnocení dlouhodobých změn hlavních charakteristik emergence pošvatek
- vyhodnocení vlivu environmentálních faktorů na emergenci vybraných druhů pošvatek

6 Didaktická část

Kurikulum

Tato část vyjadřuje snahu prohloubit všeobecné vědomosti o pošvatkách, jejich životních cyklech a roli, kterou představují ve vodním ekosystému. Problematika je určena žákům základní školy 2. stupně. Součástí výuky je mimo teoretické části i praktická, zahrnující popis morfologie larvy a dospělého jedince pošvatky. Samotný výklad bude doplněn demonstračním výkladem, pro názornější a snadnější pochopení. Látka bude probírána jednu vyučovací hodinu, dvakrát týdně po dva týdny s aktuálními připravenými materiály pro žáky. Žáci budou hodnoceni na základě jejich aktivity v hodinách, praktického předvedení znalosti morfologie pošvatek a vědomostí, prověřených písemnou formou.

Vzdělávací modul předmětu biologie bezobratlých v akademickém roce 2017

Předmět: biologie bezobratlých

Určeno: žáci základní školy, 2. stupeň

Počet hodin: 2 h týdně zimní pololetí (2 týdny)

Formy výuky studijního předmětu: výklad + demonstrační výklad

Způsob ukončování studijního předmětu: aktivita v hodině + praktické předvedení znalosti morfologie pošvatek + písemné prověření vědomostí

Stručná anotace předmětu:

Výuka předmětu: „Biologie bezobratlých“ umožní žákům nahlédnout do problematiky vodního ekosystému, poznat řád pošvatky a environmentální faktory, které na ně působí.

Cíl:

- nastínit obecné informace o pošvatkách (rozšíření, potrava, ...)
- popsat morfologii larev a dospělých jedinců pošvatek
- vysvětlit životní cyklus a emergenci
- obeznámit s environmentálními faktory

Obsah:

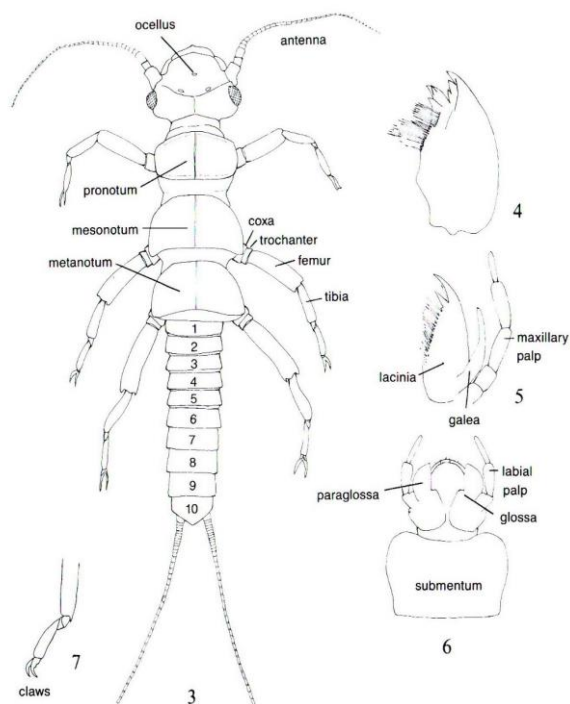
Pošvatky (Plecoptera). Morfologie pošvatek. Životní cyklus a emergence. Environmentální faktory

Hodnocení žáků

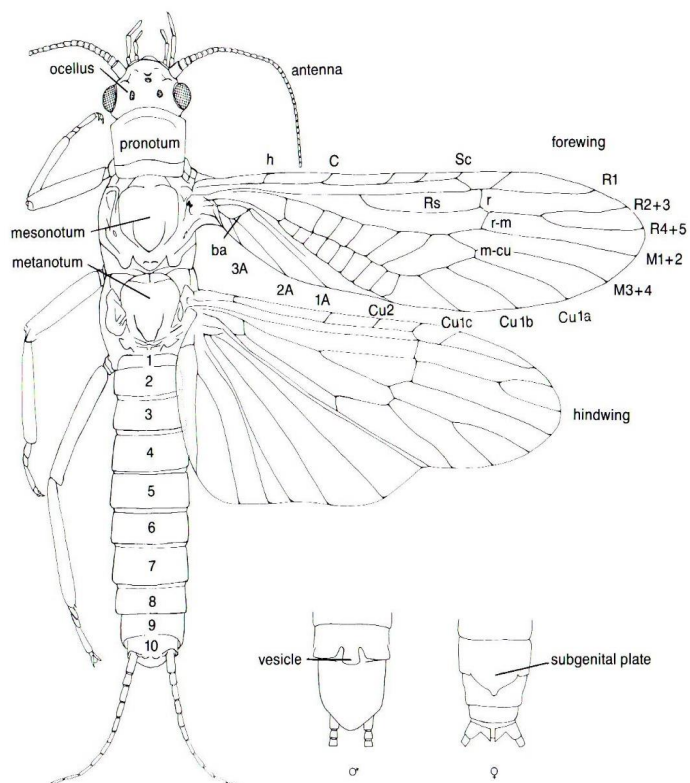
Hodnocení žáků bude spočívat v posouzení jejich aktivity v hodinách, praktického předvedení znalosti morfologie pošvatek a vědomostí, prověřených písemnou formou.

Pracovní list pro ZŠ – Pošvatky (Plecoptera)

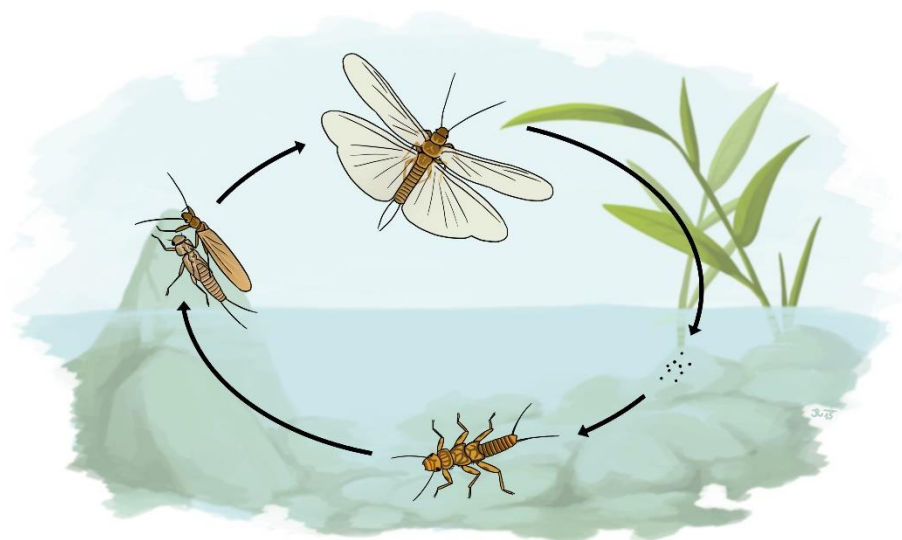
Larva pošvatky



Dospělý jedinec



Životní cyklus



7 SEZNAM POUŽITÉ LITERATURY

ANDRIANOVA, A. V. (2015): Biotic Indices and Metrics in Assessment of the Water Quality of Small Rivers on the Territory of Ergaki Nature Park (South of Krasnoyarsk Krai). – *Contemporary Problems of Ecology* 8(3): 358–367.

BOJKOVÁ, J., KOMPRDOVÁ, K., SOLDÁN, T. & Zahrádková, 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. & Zahrádková, 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.

CARLSON, P. E., JOHNSON, R. K. & McKIE, B. G. (2013): Optimizing stream bioassessment: habitat, season, and the impacts of land use on benthic macroinvertebrates. – *Hydrobiologia* 704: 363-373.

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.

DEATH, R. G. & COLLIER, K. J. (2010): Measuring stream macroinvertebrate responses to gradients of vegetation cover: when is enough enough. – *Freshwater Biology* 55: 1447-1464.

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.

GARCÍA, L., PARDO, I. & DELGADO, C. (2014): Macroinvertebrate indicators of ecological status in Mediterranean temporary stream types of the Balearic Islands. – *Ecological Indicators* 45: 650-663.

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.

HELEŠIČ, 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.

KRNO, I. (2000): Stoneflies (Plecoptera) in Some Volcanic Mountain Ranges of the West Carpathians (Slovakia) and the Impact of Human Activities. – *Limnologica* 30: 341-350.

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.

LI, W. & MURÁNYI, D. (2015): A remarkable new genus of Perlodinae (Plecoptera: Perlodidae) from China, with remarks on the Asian distribution of Perlodinae and questions about its tribal concept. – *Zoologischer Anzeiger* 259: 41-53.

- 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., FURNÉ, M. & TIerno DE FIGUEROA, J. M. (2010): Study of Antioxidant Defense in Four Species of Perloidea (Insecta, Plecoptera). – *Zoological Science* 27: 952-958.
- 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.
- 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.
- THEISSINGER, K., BÁLINT, M., FELDHEIM, K. A., HAASE, P., JOHANNESSEN, J., LAUBE, I. & PAULS, S. U. (2013): Glacial survival and post-glacial recolonization of an arctic-alpine freshwater insect (*Arcynopteryx dichroa*, Plecoptera, Perlodidae) in Europe. – *Journal of Biogeography* 40: 236-248.

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.

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 aizwana* 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.

INTERNETOVÉ ZDROJE

ZAHRÁDKOVÁ, S. & PAŘIL, P. – *Biologie sladkovodních živočichů* [online]. [cit. 28. 9. 2016] Dostupné z: https://is.muni.cz/el/1431/jaro2015/Bi7451/BVZ_Uvod_2015.ppt