



Vliv proudění vody na distribuci makrozoobentosu a organických látek v toku se submerzní vegetací

Eliška Jansová

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

jako součást požadavků
na získání titulu Bc. v oboru
Systematická biologie a ekologie

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

Olomouc 2011

Jansová, E.: Vliv proudění vody na distribuci makrozoobentosu a organických látek v toku se submerzní vegetací. Bakalářská práce, Katedra zoologie a ornitologická laboratoř PřF UP v Olomouci, 39 s, česky.

ABSTRAKT

Tato bakalářská práce je literární řešerší shrnující dosavadní informace o proudění vody a o jeho vlivu na ekosystém vodního toku. Dále shrnuje informace o významu submerzní vegetace v tekoucích vodách a o vlivu proudění na submerzní vegetaci. Rešerše uvádí také poznatky o významu organického materiálu v tekoucích vodách, jeho původu a velikostní struktuře. Zdůrazňuje význam organického materiálu jako základního zdroje energie pro zoobentos. Dále se práce zabývá vlivem proudění na zoobentos, který osídluje minerální a organický substrát, a u jehož jednotlivých zástupců je vyvinuta řada adaptací pro život v tekoucích vodách. Zdrojem těchto informací jsou především články z mezinárodních vědeckých časopisů.

Klíčová slova: tekoucí vody, proudění, submerzní vegetace, organický materiál, zoobentos

Jansová, E.: The influence of flow on distribution macrozoobenthos and organic matter in streams with macrophytes. Bachelor Thesis, Department of Zoology & Laboratory of Ornithology, Faculty of Science, Palacky University of Olomouc, 39 pp., in Czech.

ABSTRACT

This bachelor thesis is a literature review summarizing accessible information on flow and the influence of flow on water ecosystems. In addition, it also summarizes the information on the importance of submerged vegetation in stream and influence of flow on this submerged vegetation. The literature review also provides knowledge about the importance of organic matter in streams, their origins and size structure. It stresses the importance of organic matter as an important source of energy and nutrients for zoobenthos. In addition, this bachelor thesis deals with the influence of flow on zoobenthos, which colonizes mineral and organic substrates and also create a number of adaptations in stream. Articles in the international electric journals were used as a source of this bachelor thesis.

Key words: Running waters, flow, submerged vegetation, organic matter, zoobenthos

Prohlášení

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

V Olomouci, dne 10. 8. 2011

Podpis.....

Poděkování

Na tomto místě bych chtěla poděkovat všem, kteří mi jakýmkoli způsobem pomáhali při psaní této bakalářské práce. Především RNDr. Vladimíru Uvírovi, Dr. za odborné rady, konzultace, poskytnutou literaturu a trpělivost.

Dále bych chtěla poděkovat své rodině a přátelům za cenné rady a podporu dokončení bakalářského studia.

Obsah

1	Úvod.....	8
2	Obecná charakteristika tekoucích vod	9
3	Proudění vody – klíčový fyzikální faktor	10
3.1	Typy proudění.....	11
3.2	Rychlost proudění vody.....	11
3.3	Vliv proudění na ekologické charakteristiky toky.....	12
4	Organický materiál v tocích.....	16
4.1	Původ organického materiálu	16
4.2	Rozdělení organického materiálu	17
4.3	Funkce POM.....	17
5	Submerzní vegetace	18
5.1	Význam submerzní vegetace v tocích	19
5.2	Význam submerzní vegetace pro zoobentos	20
5.3	Význam submerzní vegetace pro retenci POM	21
6	Zoobentos – společenstvo dna	22
6.1	Rozdělení.....	22
6.2	Adaptace zoobentosu na proudění	23
6.3	Vliv proudění na potravně funkční strukturu společenstev zoobentosu.....	24
6.4	Ostatní faktory ovlivňující distribuci zoobentosu	25
7	Závěr	28
8	Zdroje a literatura.....	29

1 Úvod

Studium problematiky vlivu proudění na vodní bezobratlé a organický materiál je součástí dlouhodobého výzkumu společenstev bezobratlých v tekoucích vodách, který probíhá na Katedře zoologie Přírodovědecké fakulty UP v Olomouci. Znalost ekologických vztahů a mechanismů, které ovlivňují distribuci vodních organismů je nezbytná. Proudění vody je v tekoucích vodách klíčovým faktorem. Rychlost proudění ovlivňuje především uvolňování, transport a následnou sedimentaci částic. Jednotlivé druhy zoobentosu vykazují odlišné preference k různým typům substrátů. Bezobratlí v tekoucích vodách jsou na vliv proudění přizpůsobeni celou řadou funkčních adaptací. Distribuci zoobentosu ovlivňuje nejen rychlost proudění ale také teplota, pH, světlo, substrát, disturbance a organické látky. Vodní bezobratlí jsou důležitým zdrojem potravy pro ryby i důležitým ukazatelem kvality vodního prostředí. Distribuci zoobentosu výrazně ovlivňuje přítomnost submerzní vegetace, která má mimo jiné význam pro retenci částic transportovaného allochtonního organického materiálu.

2 Obecná charakteristika tekoucích vod

Říční systém se skládá z mnoha toků a povodí (Matsuda 2004). Morfologická struktura toku je výsledkem geomorfologických procesů, jako jsou třídění sedimentů, eroze, dále hydrologickou variabilitou a přítomností vegetace (Allan 2004). Tyto faktory jsou propojeny a působí společně. Toky vyskytující se v oblastech s podobným reliéfem vykazují některé společné vlastnosti. V horských oblastech jsou dna toků tvořena skalnatým nebo štěrkovým substrátem, protože v horních tocích převládá eroze a odnos a na dně nížinných toků převažuje substrát složený ze štěrku, písku a bahna, protože v dolních tocích převládá sedimentace. Zmiňované mechanismy jsou převážně zodpovědné za vznik různých typů tekoucích vod (Matsuda 2004).

Prameny neboli horní úseky řek představují heterotrofní část toku, protože jsou závislé na vstupu hrubých částic allochtonního organického materiálu z okolního prostředí, je zde nedostatek světla a živin, a teplota je zde stabilnější. Jako substrát zde dominuje hrubší sediment (Cummins 1975). Střední a dolní úseky řek představují převážně autotrofní část toku závislou na primární produkci řas a cévnatých rostlin. Prostředí je zde bohaté na světlo, živiny a teplota vody kolísá. Ve středních úsecích toku jsou procesy eroze, odnosu a sedimentace vyrovnány, proto tento úsek vytváří přechod mezi hrubším a jemnějším substrátem. V dolních úsecích řek vlivem sedimentace převažuje jemný sediment (Cummins 1975). Tato skladba vodního toku se rozlišuje podle hydrologických poměrů, délky sklonu toku, velikosti a charakteru toku přesněji na pramenné stružky, horské potoky, potoky, říčky, řeky a veletoky (Ambrožová 2003).

Frič (1872) rozdělil tok podle převahy vyskytujících se ryb na čtyři pásma s ohledem na spád a šířku toku. Tato pásma se nazývají pstruhové, lipanové, parmové a cejnové.

Illies & Botosaneanu (1963) rozdělili tok na tři základní zóny a osm podzón. První základní zónu představuje krenon, který se skládá z eukrenonu (z pramenu) tvořící přechodný biotop mezi podzemními a povrchovými vodami a z hypokrenonu (z pramenné stružky), kde je teplota vody ovlivňována pramenem. Druhá základní zóna se nazývá rhithron a je tvořena epirhithronem (pstruhové pásmo), kde je teplota vody méně ovlivňována pramenem, dno je kamenité a obsahuje hrubý organický materiál. Další úsek - metarhithron (pstruhové pásmo, říčka) vzniká spojením několika potoků. Hyporhithron (lipanové pásmo, říčka) vzniká po soutoku několika pstruhových říček, dno je zde stále kamenité. Třetí základní zóna se nazývá potamon a je tvořen epipotamonem (parmové pásmo, řeka), kde je dno a organický materiál

jemnější, metapotamonem (cejnové pásmo, veletok) představující meandrující toky nížin a hypopotamonem.

Jiné možné dělení toku na zóny podle převažujících druhů jepic uvedl Zelinka (1953). Zóny se nazývají (v pořadí od pramene) ameletová, rhitrogenová, ecdyonurová, oligoneuriellová, ephoronová.

Vodní toky se skládají z řádů. Nejmenším tokem je tok I. řádu, který je základem pro říční systém. Ze dvou toků I. řádu vzniká tok II. řádu. Z více toků II. řádu vzniká tok III. řádu (Matsuda 2004). Toky I.-III. řádu představují horní úseky řek (prameny a potoky). Následující toky IV.-VI. řádu se rozdělují na několik ramen a představují střední úseky toku. Toky VII.-IX. řádu představují dolní úseky řek (veletoky). Tyto řády uvádějí celkovou délku, sklon a oblast toku. Pokud se stupnice řádu zvyšuje, průměrný sklon toku se snižuje a průměrná délka toku a počet povodí se zvyšují (Matsuda 2004). Menší tok dosahuje maximálně 100 m délky a velké řeky dosahují až několika set kilometrů (Allan & Castillo 2007).

V podélném profilu toku se mění rozmanitost biotopu a struktura společenstva zoobentosu, kterou je možné vyjádřit indexem diverzity. Barquín & Russell (2004) uvedli, že taxony bezobratlých (kromě hmyzu) neboli permanentní fauna se vyskytují ve stejném množství jak u pramene, tak v hlavním toku řeky, ale taxony hmyzu jsou v hlavním toku řeky početnější než u pramene. Podle Vannote et al. (1980) jsou říční společenstva uspořádána tak, aby byla co nejlépe přizpůsobena dané části toku a nedocházelo k přebytečným ztrátám energie. Společenstva vytváří specifické potravní strategie, které těmto ztrátám zabraňují a umožňují co nejefektivnější využití organického materiálu podél toku. Tento systém uspořádání se nazývá koncepce říční návaznosti.

3 Proudění vody – klíčový fyzikální faktor

Jedním z nejvýznamnějších faktorů tekoucích vod je trvalé jednosměrné proudění (Allan & Castillo 2007). Gore et al. (2001) uvedl, že na distribuci zoobentosu mají velký vliv hydraulické podmínky, především rychlost proudu, turbulence a substrát. Tyto hydraulické podmínky přímo ovlivňují náklady zoobentosu na energii, která je nutná pro udržení se v turbulentním prostředí tekoucích vod a na získání potravy a kyslíku z vodního prostředí (Mérigoux & Dolédec 2004). U tekoucích vod se uplatňuje proudění tzv. spádem, které závisí na charakteru koryta, výškovém rozdílu vzdálených hladin, drsnosti stěn, členitosti a zakřivení celého toku (Lellák & Kubiček 1991).

3.1 Typy proudění

Všechny formy pohybu vody se nazývají turbulence a dělí se na dvě formy proudění: laminární (přímočaré) a turbulentní (vířivé). Turbulentní pohyb většinou začíná laminárním prouděním. Přejít tohoto proudění k turbulentnímu proudění udává Reynoldsovo číslo (Lellák & Kubíček 1991):

$$Re = \frac{V \cdot L}{\mu}$$

Re = bezrozměrné Reynoldsovo číslo, V = průměrná rychlost vody, L = charakteristický rozměr systému, μ = kinetická viskozita (poměr dynamické viskozity a hustoty vody).

Reynoldsovo číslo je ovlivňováno viskozitou vody a uvádí, do jaké míry ovlivňuje pohyb živočicha (Lellák & Kubíček 1991).

Proudění se liší mezi přírodními a regulovanými vodními toky. Regulované vodní toky nejen zrychlují proudění, ale také snižují amplitudu ročního průtoku, mění teplotu a množství transportujících částic. Regulované řeky ve spojení s různě vzdálenými přehradami regulují teplotu a průtokové režimy tak, aby umožňovaly přirozené procesy v podélném profilu řek (Stanford et al. 1996).

3.2 Rychlost proudění vody

Rychlost proudění vody lze vyjádřit vzorcem Chezyho (Lellák & Kubíček 1991):

$$v = c \cdot \sqrt{R \cdot I}$$

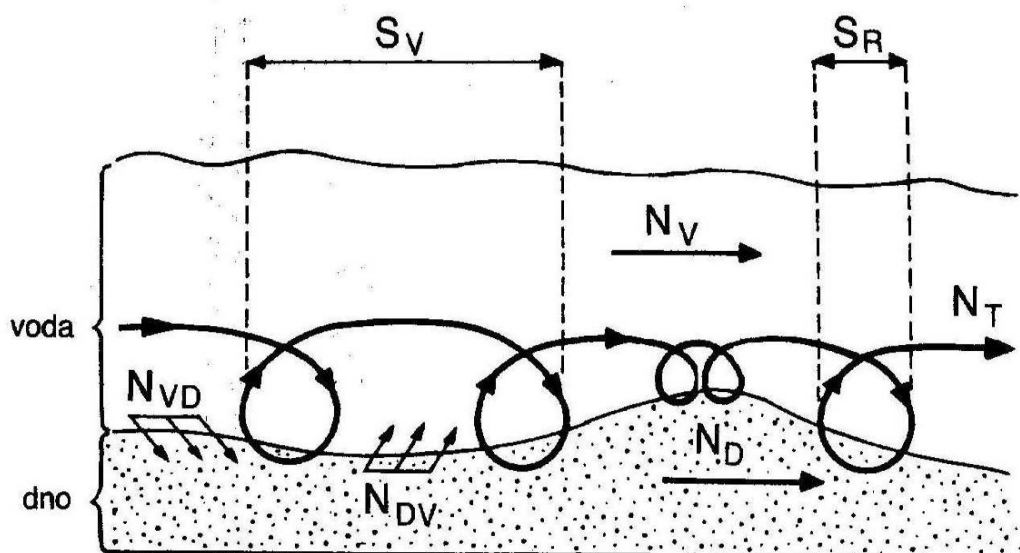
v = rychlost vody, c = rychlostní součinitel závislý na síle gravitace a tření, R = hydraulický poloměr znázorňující průřezový profil, I = spád.

Rychlost je ovlivňována charakterem dna, tvarem koryta a množstvím transportovaných částic (Lellák & Kubíček 1991). Síla proudění má velký vliv na morfologii koryt a na vodní ekosystém (Cummins et al. 2005). Podle rychlosti vody vznikají erozní a akumulární činnosti, ovlivňuje distribuci vodních organismů a také působí na koloběh látek a energie ve vodním ekosystému (Lellák & Kubíček 1991). Stejná rychlost proudu může působit na organismy tekoucích vod rozdílně vlivem rozdílné hloubky vody a charakteru dna toku (Statzner et al. 1988). V průběhu toku se rychlost proudu liší díky tření o sediment dna, rozložení dna, vlnitosti a přítomnosti překážek. Nejvyšší rychlost proudu je obvykle ve středu

toku blízko povrchu, kde není stírána sedimentem dna a klesá směrem ke dnu (Allan & Castillo 2007).

3.3 Vliv proudění na ekologické charakteristiky toku

V tekoucích vodách proudním spádem putuje potenciální energie, která se pak mění na energii kinetickou, ta se projevuje unášecí silou. Velikost unášecí síly závisí na stejných faktorech jako proudění (tj. charakter a materiál dna a sklon terénu). Tato energie způsobuje rozrušování a vymývání dna a způsobuje erozi tzv. tranzitní fáze a tzv. akumulární fázi, když materiál včetně organismu je odnášen dále (Ambrožová 2003). Například štěrk je strháván vodním proudem, drhne se na dně a tím odstraňuje usazeniny z koryta toku a navzájem se o sebe obrušuje. Tímto působením se tok prohlubuje, rozšiřuje a udává tak individuální tvar toku. Jak eroze postupuje, sklon koryta se stává menším a energie tekoucích vod klesá (Matsuda 2004). Střídáním fází eroze, odnosu a akumulace se snižuje proces eroze a převládá sedimentace. Tento stav nastává v úsecích toku, kde transportované látky váží takové množství kinetické energie, aby k další erozi již nedocházelo (Lellák & Kubíček 1991). Čím je rychlost proudu větší, tím má řeka větší kapacitu pro přepravu částic (Matsuda 2004) a unášecí síla nabývá hodnoty kritické unášecí síly. Proud takto zajišťuje transport částic z místa na místo. Transport látek je popsán teorií spirálního koloběhu látek (viz Obr. 2; Lellák & Kubíček 1991). Jednotlivé spirály jsou v průběhu podélného profilu odlišné a vzdálenost mezi nimi udává rychlost recyklace živin v závislosti na rychlosti toku a také udává stupeň zdržení živin v dané části toku (Lellák & Kubíček 1991). Tyto spirály popisují proudem unášené látky, jejich vstup do sedimentů a organismů, využití těchto látek organismy a po čase i jejich následovné uvolnění do proudu nebo jejich výstup mimo vodní ekosystém nejen ve formě plynů, ale i organismů (Ambrožová 2003).



Obr. 2: Spirální koloběh tekoucích vod; S_V – vzdálenost mezi spirálami, S_R – délka obratu látkového cyklu, N_V – transport částic vodou, N_T – transport částic proudem, N_{VD} – sedimentace částic, N_{DV} – opětovné uvolnění částic do proudu, N_D – přesun částic v sedimentu

Transport částic je rozdílný v čisté a kalné vodě. A také je jasné, že čím větší a těžší částice, tím je transport pomalejší. (viz Obr. 1; Schmitz 1961 in Lellák & Kubíček).

Částice dna	Čistá voda	Zakalená voda
jemnozrnná zemina	30	50
písečnatá zemina	30	50
jíl	60	100
jemný písek	20	30
hrubý písek	30-50	45-70
hrubý štěrček	100-140	140-190
kamení	170	180

Obr. 1: Tabulka hodnot rychlostí transportu jednotlivých částic v čisté a kalné vodě v $\text{cm}\cdot\text{s}^{-1}$

Tyto částice se podle velikosti, hmotnosti a prostoru, ve kterém se vyskytují a jím jsou unášeny, dělí na plaveniny (volně plovoucí proudem kulovitěho tvaru) a na splaveniny (plovoucí po dně protáhlého tvaru; Ambrožová 2003). Při turbulentním toku se v úplné blízkosti částice či organismu vytváří hraniční vrstva (ang. *boundary layer*). Za touto částicí či organismem se v hraniční vrstvě rychlost proudu snižuje a nastává zóna klidné vody. V této zóně vznikají vhodné podmínky pro přísun látek a jejich sedimentaci a také pro zakoření

makrofyty (Lellák & Kubíček 1991). Směrem po proudu se velikost minerálního substrátu zmenšuje a rychlost proudu klesá se zmenšující se velikostí tohoto substrátu (Allan 2007). Velikost, struktura a pórovitost patří mezi základní charakteristiky minerálního substrátu. Allan (2007) tento substrát rozdělil podle velikosti na valouny (větší 256 mm), velké kameny (128 – 256 mm), malé kameny (64 – 128 mm), štěrk (2 – 64 mm), písek (0,0625 – 2 mm) a bahno (menší 0,0625 mm). Minerální substrát taktéž ovlivňuje distribuci zoobentosu. Bourassa a Morin (1995) prokázali, že celková hustota makrozoobentosu se zvyšuje od jemných částic po hrubý štěrk. Na dně tůní často dominují jemné částice (písek, bahno a jíl; Pastuchová et al. 2008), které nejsou natolik stabilní, aby zajistily odpovídající prostředí pro zoobentos (Brown & Brussock 1991). Jemné částice vyplňují volná místa na dnech tekoucích vod (Kefford et al. 2010). Weatherhead a James (2001) prokázali, že v jemnějším substrátu se často vyskytují máloštětinatci, pakomárovití, mlži a plži. Konkrétní preference jednotlivých druhů bezobratlých uvedla např. Dumnická (2007). Zjistila, že písčový substrát upřednostňují máloštětinatci podčeledi Naidinae, zatímco pro zástupce podčeledi Tubificinae např. *Limnodrilus udekemianus* a *Tubifex tubifex*, je typický bahnitý substrát. Písčité substráty je obecně druhově a početně nejchudší (Lellák & Kubíček 1991). Kamenné substráty se vyskytují v rychle tekoucích vodách (Pastuchová et al. 2008). Mezi kameny se často vyskytují velké prostory, kudy vede proud, který ovlivňuje výskyt organismů v tomto prostředí (Ambrožová 2003). Cattaneo et al. (2004) uvádí, že makrozoobentos obývající tento substrát se chrání před nízkou hladinou vod zahrabáním se do toho substrátu. Zoobentos rozdílně preferuje kamenitý substrát podle velikosti. Například Korte (2010) zjistil, že druhy z Himalájského potoka *Uenoa* sp. (chrostíci), *Brachycentridae* (chrostíci) a *Cincticostella* sp. (jepice) se převážně vyskytují na velkých kamenech a *Epeorus* sp., *Drunella* sp. a *Rhithrogena* sp. (jepice) se nejčastěji vyskytují na oblázcích. Lellák a Kubíček (1991) uvedli, že na svrchní části kamenů se vyskytují nejčastěji *Baetis* (jepice), muchničky, pakomáři, *Silo*, *Brachycentrus* (chrostíci), *Blefaricera* (přísalka), *Ancylus*, *Lymnea* (plži) a jiné. Spodní části obývají *Tricladia* (ploštěnka), pijavice a členovci jako např.: *Gammarus fossarum*, *Gammarus roeseli* (korýši), *Epeorus*, *Ephemerella*, *Ecdyonorus* (jepice) a jiné.

Proudění působí odlišně v úsecích vodního toku, které se dělí do dvou skupin: fluviatilní část s pomalu tekoucím proudem, klidnou hladinou vody, jemnějším substrátem (písek) a mírnějším sklonem (pools - tůně), a torrentilní část s rychle tekoucím, turbulentním proudem, hrubším substrátem (štěrk, skály apod) a strmějším sklonem (riffles - proudnice) (Brown & Brussock 1991; Jowett 1993; Fjellheim 1996). Tyto střídající se úseky jsou

nejvýrazněji zastoupeny ve středním toku (Carter & Fend 2001). Tůň obsahují zejména velké porosty s listím a tůň vzniklé překážkou v toku řeky (*debris dam pools*) vytvářejí z hlediska vodní biodiverzity nejlepší habitat (Angradi 1996). Pasivní posun makrozoobentosu je v tůňích na rozdíl od proudnic možný jen na kratší vzdálenosti (Kefford et al. 2010). Příčinou výskytu mnoha makrozoobentosu v tůňích je jejich zavlčení z předchozího stanoviště – proudnice (Brown & Brussock 1991). Bezobratlí zde bývají často vystaveni větší predaci ze strany ryb než v proudnicích, a to zejména díky tomu, že v tůňích je daleko méně úkrytů z nedostatku štěrkových substrátů (Brown & Brussock 1991). Proudnice a tůň poskytují různá stanoviště makrozoobentosu a každý autor uvádí rozdílné preference. Logan & Brooker (1983) uvádí, že celkový počet makrozoobentosu a jejich zastoupení v toku je většinou stejné jak v proudnici, tak i v tůni. Pouze několik málo druhů makrozoobentosu vykazuje preference jen pro jedno stanoviště. Např. pro tůň je typická *Corixa* (polokřídílí, klešťankovití), naopak hustota jepic, zejména *Baetidae* a *Simuliidae* (dvoukřídílí) je vyšší v proudnicích než v tůňích. Stejně tak pošvatky dávají přednost proudnicím před tůňemi. Vyskytují se i různé preference k samostatné stavbě proudnice, např.: k rychlosti proudu, hloubce toku či typu substrátu. Některé taxony preferují střední až vyšší rychlost proudu bez ohledu na hloubku, jiné zase nízkou hladinu či vyšší rychlost proudu (Kobayashi & Kagaya 2009), (Angradi 1996). Preference pro tůň nebo proudnice se také liší u aktivních a pasivních filtrátorů. Aktivní filtrátoři (např. jepice Ephemeroidea) se vyskytují v pomalém proudu s nízkou turbulencí, např. při břehu nebo při různých překážkách ve vodě, zatímco pasivní filtrátoři (např. Hydropsychidae) dávají přednost stanovišti s rychlým proudem a jsou schopni odolat turbulentnímu proudění například v peřejích atd. (Pastuchová, et al. 2008). Jinou možností, která ovlivňuje početnost bezobratlých v proudnicích a tůňích je roční období. Podle Egglshaw et al. (1969) je na jaře vyšší početnost jepic (*Ecdyonorus*) v tůňích a na podzim jejich vyšší četnost v proudnici. Armitage et al. (1976) tento náleznepotvrdil, avšak zaznamenal značné rozdíly v distribuci velikostních tříd jepic v proudnici a v tůni: větší nymfy *Baetis rhodani*, *B. scambus* a *Caenis rivulorum* byly hojnější v tůňích, zatímco menší nymfy byly hojnější v proudnicích.

Proud ovlivňuje i distribuci vodních organismů. Vodní rostliny a vodní živočichové jsou rozlišně adaptovány na proud. Adaptace mohou být morfologické, behaviorální, fyziologické, potravní. Například ryby jsou morfologicky přizpůsobeny k rychlému proudu svým štíhlým, protáhlým a na průřezu mírně oválným tělem. K pomalému proudu jsou přizpůsobeny dorzoventrálním a na průřezu mírně eliptickým tělem. S touto morfologií těla

souvisí i adaptace na potravu různým tvarem a postavením úst (Lellák & Kubiček 1991). Zoobentos má také značnou řadu adaptací pro udržení se v proudu. Může se pasivně pohybovat pomocí proudu a přijímat potravu transportovanou proudem. Celková hojnost makrozoobentosu je ovlivňována typem a rychlostí proudu zatímco k hloubce nikoliv. Zdá se, že hloubka má pouze minimální vliv na distribuci bezobratlých (Urbanič et al. 2005; Pastuchová et al. 2008). Avšak Rempel et al. (2000) zaznamenal, že druhy jsou nejrozmanitější v 0.2 až 0.5 m. V hluboké vodě, kde se vyskytuje největší hydraulický stres, se nejčastěji vyskytuje *Rhithrogena*, která má speciální přísavku na břišní straně. Přísavka snižuje riziko jejího stržení do volného prostoru při případné erozi dna. Jako jsou ryby a zoobentos i vodní rostliny jsou přizpůsobeny pro udržení se v proudu s čímž i souvisí anatomická struktura těla uzpůsobená životu ve vodě. Proud šíří části rostlin a rozhoduje o poloze k zakořenění. Proud a jiné faktory jako jsou světlo a teplota také působí na složení a umístění sinic, řas a mechů (perifyton) na povrch nějakého podkladu (Lellák & Kubiček 1991).

4 Organický materiál v tocích

Organický materiál je definován jako jakákoli forma živého a neživého organického materiálu. Neživý organický materiál se nazývá detritus a je tvořen např. z rostlinných tkání (opad listů, mrtvé dřevo, makrofyta, řasy), živočišných tkání (mršiny) a různých exkretů z organismů (extracelulární polymery, nektary, sliz, exudáty a výluhy kořenů, atd.) (Swift 1979).

4.1 Původ organického materiálu

Organický materiál se z větší části do tekoucích vod dostává z okolního suchozemského prostředí tzv. alochtonní organický materiál a pouze minimum vzniká v tocích jako produkt různých organismů tzv. autochtonní organický materiál (Cummins 1974). Celý proces tvorby a vývoje organického materiálu v tekoucích vodách začíná pramenem, který je ovlivňován pobřežní vegetací. Do vody se tak jejím opadem dostává velký allochtonní organický materiál (CPOM), který se po velmi krátké době vylouží a prochází mechanickým a biologickým zpracováním (Tank et al. 2010). Zvětšováním toku klesá pro vodní ekosystém potřeba allochtonního organického materiálu, protože ve vodě vzniká autochtonní organický materiál (Vannote et al. 1980).

4.2 Rozdělení organického materiálu

Význam organického materiálu ve vodním ekosystému závisí na jeho velikosti. Organický materiál menší než 1 mm (FPOM – jemný organický materiál) slouží jako potrava pro makrozoobentos. Větší organický materiál (CPOM – hrubý organický materiál např. stonky rostlin, ponořené dřevo) slouží makrozoobentosu spíše jako podklad, než jako potrava (Allan 1995). Do toku se dostává z okolního prostředí jako opad vegetace a vytváří (POM) částice organického materiálu, z kterého vyluhováním může vzniknout rozpuštěný organický materiál (DOM; Six et al. 2002). Ten se do toku může také dostávat z podzemních vod nebo jinými přítoky povodí (Tank et al. 2010). Hrubý organický materiál (CPOM) je převáděn na jemný organický materiál (FPOM) prostřednictvím funkčních skupin makrozoobentosu. Množství bentického organického materiálu je nejvyšší v tekoucích vodách s nějakou překážkou, kde převládají hrubé částice organického materiálu (tzv. angl. *debris dam pools*). Výskyt organického materiálu se liší podle velikostí. Obecně platí, že hrubé částice organického materiálu jsou častější v peřejích a v *plunge pools* (místa se stojatou vodou, např. voda pod vodopády), zatímco jemné organické částice se hromadí v oblastech s malým proudem a sklonem (Sand-Jensen 2003).

4.3 Funkce POM

Prostředí s organickým materiálem poskytuje pro makrozoobentos v tekoucích vodách potravu (Scealy et al. 2006) a je pro něj hlavním zdrojem energie (Hax & Golladay 1993). Na povrchu organického materiálu se často vyskytují mikrobiálními biofilmy (tenká vrstva mikroorganismů – bakterií, hub, řas a mikrometazoi) (Lock et al. 1984), které zlepšují nutriční kvalitu organického materiálu jako potravního zdroje bezobratlých konzumentů (Brown et al. 2003). Rabeni & Minshall (1977) dospěli k závěru, že přítomnost organického materiálu je hlavním faktorem, který ovlivňuje distribuci zoobentosu. Na hustotu a složení makrozoobentosu má vliv i sezónní dynamika organického materiálu (Grac et al. 2004). Obecně platí, že čím více organického materiálu je na stanovišti k dispozici, tím větší je hustota makrozoobentosu (Rice et al. 2001). Weatherhead & James (2001) uvedli, že množství organického materiálu je důležité pro máloštětinatce a chrostíky. Za klíčový zdroj energie a živin pro zoobentos je považován detritus (Wen, et al., 2010). Rabeni, et al. (1977) dosáhli k závěru, že detritus je hlavním faktorem, který ovlivňuje distribuci zoobentosu. V

tekoucích vodách bývá detritus zachycován mezi kameny, na trsech mechů a řasech pokrývajících povrch kamenů (Egglisshaw, 1969). Biomasa detritu je důležitá pro většinu skupin zoobentosu (Weatherhead & James 2001).

5 Submerzní vegetace

Submerzní vegetace jsou vodní rostliny zcela ponořené pod vodní hladinou. Vodní rostliny se mohou dělit také na emerzní, jejichž některé části se nachází nad vodní hladinou. Mnoho vodních druhů fylogeneticky pochází ze suchozemských rostlin, které se později přizpůsobily k životu ve vodě. V tekoucí vodě má rychlost proudu významný vliv na druhovou rozmanitost makrofyt. Distribuce makrofyt je ovlivňována fyzikálními a chemickými vlastnostmi toku (Penuelas & Sabater 1987), čili částečně závisí na vodním driftu, kterým se rozptylují semena či fragmenty rostlin a také na endozochorii (šíření semen trávícím traktem živočichů), především vodních ptáků. Tyto rostlinná společenstva jsou málokdy tvořena pouze jediným druhem, většinou se vyskytují ve společenství více druhů (Tilman 1994) a jejich početnost se může snižovat v přítomnosti fytoplanktonu, který inhibuje růst makrofyt, protože s nimi soutěží o živiny a světlo (Sheffer 1999).

Vodní rostliny jsou odlišné od suchozemských rostlin svou stavbou. Obvykle jsou špatně lignifikovány, protože voda chrání rostliny před gravitačním stresem. Obsahují speciální vzdušné pletivo zvané aerenchym, které slouží k provzdušňování kořene. Povrch listů je velký a má tenkou kutikulu, která zvyšuje kontakt s vodou a vázaným uhlíkem (Bornette & Puijalon 2009). Mezi submerzní vegetaci se často řadí cévnaté rostliny, mechorosty, lišejníky a řasy (Biggs 1996). Vodní mechorosty jsou běžnou, ale často přehlíženou součástí vodního ekosystému. Pro svůj zdárný růst vyžadují velký a stabilní substrát (přírodního nebo umělého původu; Biggs 1996), protože mají nízkou schopnost opětovné kolonizace po jeho narušení proudem (Englund 1991). Mechy tak v přírodě vytváří nerovnoměrná společenstva a přispívají k různorodosti podkladů (Brusven et al. 1990). V tekoucích vodách se vyskytují ve třech různých růstových formách a hustotách. Nejcharakterističtější forma je ta, kde se mech objevuje jako samostatný, mírně rozložený trs s dlouhými, volně plovoucími vláknitými „ocásky“. Druhá forma je v toku zastoupena jako hustý „koberec“ s mnoha složenými shluky. Třetí forma se vyskytuje v mělkých přejích, kde jsou kratší mechová vlákna a substrát je nestabilní (Brusven et al. 1990). Mechy se od sebe mohou lišit také svou strukturou podle stáří jejich částí. Johnson (1978) zjistil, že na mladých

výhoncích se nacházejí pouze rozsivky a bakterie. Starší části mechu obsahují větší množství zachycených organických částic, protože mechy zvyšují svou plochou povrch, který jim umožňuje se zachytit (Englund 1991). Čím je mech starší, tím víc obsahuje organických částic. Mechy nejen tímto způsobem získávají organický materiál, ale také jsou převládajícími producenty organického materiálu (Englund 1991). Primární produkce mechů se může rovnat primární produkci epilitických (vyskytujících se na kamenech) a perifytických řas (Bowden et al. 1999). Množstvím přítomného organického materiálu ovlivňuje makrozoobentos a zvyšuje jeho rozmanitost (Englund 1991). Tímto zásadně ovlivňují četnost a strukturu makrozoobentosu v tekoucích vodách (Bowden et al. 1999). Významným vodním mechem je *Fontinalis* spp. Zejména pak *Fontinalis antipyretica*, který netoleruje pohyb substrátu a proměnlivou hladinu vody (Englund 1991). Vyskytuje se v místech, která jsou ponořena pod vodní hladinou po většinu vegetačního období, ale zároveň jsou dosti mělká pro produkci archegonií (Glime 1984). *Fontinalis* spp. převažuje zejména v lesních tocích (Johnson 1978).

5.1 Význam submerzní vegetace v tocích

Submerzní vegetace nepřímo ovlivňuje vodní ekosystém. Prostřednictvím jejich fotosyntézy dodávají rozpuštěný kyslík do vody, jejich listy a kořeny chrání proti erozi a také absorbují živiny, které mohou být znečišťujícími látkami vodních toků (Ohrel & Register 2006). Vodní ekosystém přímo ovlivňuje např. vodní mechorosty, které jsou charakterizovány jako významný faktor ovlivňující prostředí toku, t.j. primární produkcí, redukcí rychlosti toku, filtrací a retencí detritusu (Gregg & Rose 1982). Perifyton a makrofyta taktéž mění rychlost vody v tocích a ovlivňují pohyb rozpuštěných látek (Dodds & Biggs 2002). Makrofyta často tvoří v klidných nížinných tocích monokultury. Rychlost proudění skrz tyto makrofyta výrazně klesá, především u druhů rostlin, které mají listy s velkou listovou plochou. Tyto druhy více snižují rychlost toku, než druhy, které mají aerodynamické páskovité listy (Jensen & Mebus 1996). V tomto prostředí makrofyt při snížené rychlosti dochází k usazování jemného transportovaného sedimentu. Jemný sediment obsahuje vysoké koncentrace organických látek, uhlíku, dusíku a fosforu. Vztahy určující velikost minerálního zrna, obsah organického materiálu a živin odráží prostorové a časové složení eroze, transportu a sedimentace minerálních a organických látek (Jensen 1998). Jensen (1998) zjistil, že druhy s větší listovou plochou, jako je např. *Callitriche cophocarpa*, *Elodea canadensis*, obsahují větší množství sedimentu, který je bohatý na FPOM. Naopak *Sparganium emersum* díky své

stavbě listu (aerodynamické páskovité listy) pouze nepodstatně ovlivňuje tok a sediment. Snížená rychlost toku by měla být dostatečně rychlá, aby nedocházelo k přebytečnému úniku uhlíku, akumulaci kyslíku a také by měla být optimální pro fotosyntézu a růst rostlin. Rychlost toku, která proudí kolem těchto makrofyt je vyšší a určuje mozaiku jejich pozice v toku, zároveň přispívá k tvorbě různých typů substrátů (Jensen & Mebus 1996).

5.2 Význam submerzní vegetace pro zoobentos

Submerzní vegetace působí příznivě na distribuci zoobentosu. Specifické taxony zoobentosu mohou mít vztah jak s jednotlivými druhy rostlin, tak s celou skupinou podobných druhů rostlin (Rooke 1984). Tyto vztahy jsou ve sladkovodních ekosystémech četné a rozmanité a zahrnují: přímé použití rostlin jako potravy (Gregg & Rose 1982); úkryt před vodní turbulencí a dravci (Maurer & Brusven 1983); místo pro kladení vajíček (Berg 1950) a zdroj respiračního kyslíku (Berg 1949). Submerzní vegetace také zlepšuje kvalitu vody v tocích pro zoobentos (Thiebaut & Muller 2003) tím, že filtruje jemné částice organické hmoty, snižuje rychlost proudu a způsobuje usazování hrubých částic organické hmoty (Gregg & Rose 1982).

Rooke (1984), zjistil, že mnoho zoobentosu, kteří obývají mechorosty v proudu, je používají především jako stanoviště, protože zvyšují strukturální složitost substrátu, snižují rychlost proudění vody, hromadí detritus (Bowden et al. 1999) a filtrují pevné částice organických látek z vody (Maurer & Brusven 1983). Takto vhodné stanoviště poskytuje mnoho místa pro vybudování lapacích sítí (Jacobsen 1993) a tím zvyšují početnost zoobentosu, zejména sběračů a filtrátorů. V těchto vodách se pak zvyšuje i početnost dravých ryb, neboť zoobentos je pro ně důležitým zdrojem potravy (Brusven et al. 1990). Sullivan, et al., (2004) zjistil, že zoobentické společenstva zahrnující Ephemeroptera, Plecoptera a Trichoptera významně korelují s více stabilními stanovišti, které vykazují lepší geomorfologické stavy a lepší kvalitu stanoviště. Maurer & Brusven (1983) zjistil, že vyšší početnost makrozoobentosu se vyskytuje na mechorostech. Taktéž Brusven et al. (1990) dokázal, že průměrná druhová bohatost je nejvyšší v mechorostech, což může být způsobeno větším výskytem perifytonu na mechorostech (Bowden et al. 1999; Cattaneo, et al., 2004). Celková hustota zoobentosu v prostředí s mechem je obvykle 10 až 100 × vyšší než celková hustota na obnažených substrátech (Percival & Whitehead 1929). Jacobsen (1993) zjistil, že zoobentos upřednostňuje na mechu jeho apikální části, protože je zde silný proud, který mu umožňuje a usnadňuje přesun na jiná stanoviště. Podle Lindegaard & Thorup (1975) se ve

spodní části mechu vyskytují například *Eiseniella tetraedra* (máloštětinatci), *Leuctra hippopus* (pošvatky), *Pedicia rivosa*, *Dicranota* spp., *Macropelopia notata*, *Trissopelopia longima* (dvoukřídli). Mechovou vegetaci upřednostňují odlišné druhy zoobentosu, například Hoover & Richardson (2010) dokázali, že na mechu se častěji vyskytují muchničky a blešivci. Vuori et al. (1999) zase zjistil, že na mechu jsou nejdominantějšími druhy chrostíci, pakomáři a jepice. Cattaneo et al. (2004) pozoroval pozitivní vztah s mechem u *Promoresia* (brouci), *Hydroptila* (chrostíci) a Nematoda. Co se týče řas tak Egglisshaw (1969) provedl pokus zda řasy mohou sloužit zoobentosu jako potrava. Uvedl, že druhy s kousky řas ve střevním obsahu byly nalezeny, ale není známo, do jaké míry je mohou trávit. Proto řasy slouží především jako stanoviště než jako potrava.

5.3 Význam submerzní vegetace pro retenci POM

Retence POM je důležitá pro různé procesy, které působí v proudu. Hovarth (2004) zjistil, že makrofyta působí jako hlavní faktory způsobující retenci POM, což bylo potvrzeno velkou mírou kouskovačů nalezených na podkladu přilehlých k (vedle) rostlině (Vuori, et al., 1999). Hovarth (2004) tento jev uvedl na pokusu: CPOM byl transportován proudem a následně byl zadržen v prostředí s makrofyty, poté co makrofyta byla z toku odstraněna CPOM byl transportována dále po proudu. Vedle makrofyt jsou i jiné struktury, které způsobují retenci. Například debris dams, kousky dřeva, okraje koryta toku (Ehrman & Lamberti 1992), skála, balvany (Webster et al. 1994). Retence je ovlivňována typem toku a velikostí částic, které zde působí (Bilby & Likens 1980 in Hovarth). Webster et al. (1994) zjistili, že retence je vyšší v menších a v mělčích tocích. Makrofyta snižují rychlost proudění tak, že dochází k usazování suspendovaných částic. Tento proces způsobuje taktéž zvýšení retence (Hovarth 2004). Po retenci se POM stává dostupným pro vodní organismy. Například je důležitá pro kouskovače, kteří spotřebovávají CPOM až když je usazen v bentické části (Dawson 1980 in Hovarth). Tento proces způsobuje životně důležité spoje mezi vstupem a skladováním potravy pro vodní organismy (Speaker et al. 1984). Koetsier & McArthur (2000) uvedli, že na průběh retence čili na vstup a výstup částic má vliv hustota rostlinné populace a roční období. Při nižší hustotě rostlinné populace je vstup a výstup POM stejný na jaře i na podzim, ale už při vyšší hustotě rostlinné populace se tato rovnováha mění. Na podzim do této populace vstupuje mnohem více POM než ho vystupuje zpět do proudu.

6 Zoobentos – společenstvo dna

Vodní živočichové a rostliny obývající dna vod jsou definováni pojmem bentos. Tento bentos se dělí na fytoobentos (rostlinné organismy) a zoobentos (živočichové). Sladkovodní bentické druhy se vyvíjely z mnoha kmenů po milióny let a dnes představují rozmanitou a bohatou faunu vodního ekosystému. Termínem makrozoobentos jsou označováni vodní živočichové větší než 1 mm, menší živočichové se nazývají meiozoobentos. Makrozoobentos je důležitou složkou potravního řetězce, ve kterém vytváří „spojku“ mezi primárními producenty a vyššími trofickými úrovněmi. Spotřebovává pelagický fytoplankton a mikrofytoobentos a zároveň je zdrojem potravy pro dravé ryby a ptáky (Graaf et al. 2009). Makrozoobentos významně ovlivňuje koloběh živin, tím, že přeměňuje organický detrit uložený v sedimentu na rozpustné živiny, které putují dále tekoucími vodami a jsou využívány v kořenové výživě rostlin (makrofyta) a řas ke zvýšení primární produkce (Wallace & Webster 1996). Lamoroux et al. (2004) uvedl, že vlastnosti zoobentosu, včetně maximální velikosti, tvaru těla, krmení, rozmnožování, délky života a způsobu připevnění k podkladu významně koreluje s vlastnostmi stanoviště. Biotické faktory, jako je konkurence a predace, jsou klíčem determinace zoobentosu.

6.1 Rozdělení

Zoobentos v tekoucích vodách využívá různé typy potravy a proto se podle typu přijímané potravy dělí na detritivory (konzumují neživý organický materiál), karnivory (konzumují živé živočišné tkáně) a herbivory (konzumují cévnaté rostliny a pletiva řas; Williams & Felts 1992). Podle teorie říčního kontinua se zoobentos v podélném profilu toku dělí do několika funkčních skupin, které zahrnují drtiče (shredders), sběrače (collectors, gatherers), seškrabávače (scrapers) a predátory (predators) (Cummins 1974) a organismy vyživující se jiným způsobem vylučování potravy (deposit feeders, detritus feeders; Ambrožová 2003).

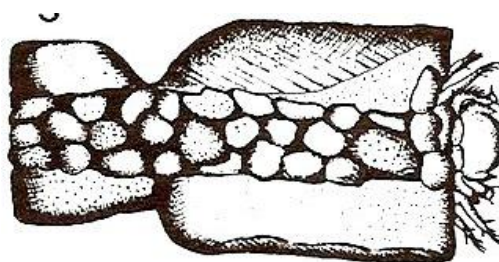
Společenstvo obývající dna tekoucích vod lze rozdělit také podle charakteru substrátu, které osídluje na lithoreofilní (kamení), psammofilní (písek), pelloreofilní (bahno), fytoofilní (rostliny), atd. (Lellák & Kubíček 1991). Také lze rozdělit podle ve vodě převládajícího životního cyklu na faunu temporální a permanentní. Fauna temporální neboli dočasná prodělává jen část svého životního cyklu ve vodním prostředí, patří sem např. larvální stádia komárů, pakomárů, chrostíků, jepic, vážek. Permanentní fauna neboli trvalá prodělává svůj celý životní cyklus ve vodním prostředí a patří sem např. měkkýši, pijavky, máloštětinatci.

6.2 Adaptace zoobentosu na proudění

Většina zoobentosu je k životu v tekoucích vodách přizpůsobeno četnými morfologickými, fyziologickými, behaviorálními a potravními adaptacemi (Lellák & Kubíček 1991; Allan & Castillo 2007). Obecnými morfologickými adaptacemi jsou malá velikost těla a dorzoventrální zploštění těla makrozoobentosu (*Ecdyonorus*), které způsobuje snížené tření proudu o tělo (Statzner & Holm 1982), a tak zoobentos může žít na povrchu substrátu, aniž by byl stržen proudem. Významná je i hydrodynamická stavba těla (Baetidae), která umožňuje snadný pohyb ve velkém proudě. Laterální zploštění těla například blešivců slouží k prolézání substrátu. Pro udržení v proudě slouží různé přísavky viz Obr. 2 (přísalky, pijavice), drápky (proudofilné jepice), háčky (Polycentropidae, Rhyacophilidae, pakomáři), přilnavé výrůstky, které se vyskytují na končetinách, hrudních segmentech, zadečkových člancích. Zajímavá je struktura přísavky u *Rhytrogena*, která je složena ze zvětšeného prvního páru žaber a úpravou dalších párů žaber na břišní straně. Přichycení k podkladu slouží také tvorba slizu, která je běžná u *Tricladia* (ploštěnka) a *Ancylus*, *Lymnea* (plži). Jiná forma přichycení je tvorba svazku byssových vláken u dospělce *Dreissena polymorpha*. Chrostíci si vytváří síťové konstrukce, které slouží nejen pro udržení se v proudě, ale také k zachytávání unášené potravy. Simuliidae, někteří Chironomidae si vytváří hedvábná vlákna (Lellák & Kubíček 1991; Williams & Feltmate 1992). Stavba různých zátěžových kamínků či dřivek, které zvyšují hmotnost těla, je také adaptací pro udržení se proudě viz Obr. 3 (*Anabolia*, *Silo* – chrostíci; Lellák & Kubíček 1991).



Obr. 2: Přísavky na břišní straně přísalky



Obr. 3: Schránka chrostíka

Významným faktorem ovlivňujícím adaptaci je potravní specializace, kde zoobentos využívá fyzikální vlastnosti proudu, aby získal svou potravu (Wallace & Webster 1996).

Například jepice, dvoukřídli a chrostíci využívají filtrovací techniky, aby zachytili proudem unášené potravní částice. Existují velmi jednoduché a složitější filtrovací techniky. Mezi jednodušší patří husté pásy štětin, tuhé řasinky, buď na nohách, nebo na ústech (Williams & Feltmate 1992). Tento způsob využívají pasivní filtrátoři, kteří pomocí těchto struktur zachycují a filtrují částičky. Složitější techniku v podobě filtračního aparátu využívají aktivní filtrátoři (Simuliidae) (Riisgard & Larsen 2010).

Specializovanější adaptací je schopnost osmoregulace, která udržuje optimální fyziologické koncentrace solí nezbytné pro základní biochemické reakce. Kontroluje vstup a výstup vodních částic a iontů. Voda protéká především přes kutikulu, a to hlavně u larev vodního hmyzu, protože dospělci brouků mají kutikulu nepropustnou pro vodu a ionty, díky lipidové vrstvě na kutikule (Chapman 1975 in Williams & Feltmate). Vysoká propustnost kutikuly larev způsobuje velké ztráty solí z jejich metabolismu do vodního prostředí. Ke kontrole hladiny soli slouží různé struktury adaptované na příjem a výdej iontů. Aktivně absorbované ionty putují z prostředí přes specializované oblasti těla. Larvy vážek, mnoho druhů chrostíků a dvoukřídých mají skvrny na integumentu (*chloride epithelia*), které obsahují buňky specializované k iontovému příjmu. Larvy pošvatek a jepic, stejně jako dospělci některých ploštic, mají specializované chloridové buňky rozptýlené v některých částech těl. U dvokřídých jsou navíc známy anální papily sloužící k aktivnímu příjmu iontů (Williams & Feltmate 1992).

6.3 Vliv proudění na potravně funkční strukturu společenstev zoobentosu

Rychlost proudění a také typ substrátu jsou primárními vlastnostmi životního prostředí zoobentosu. (Korte, 2010). Proudění patří mezi fyzikální vlastnosti toku, které se mění s tokem vedoucího od pramene k ústí. Ovlivňuje složení společenstva v podélném profilu toku. Společenstva jsou v toku řeky přizpůsobena tak, aby odpovídala průměrnému stavu fyzikálního systému toku řeky. Morfologicko – behaviorální přizpůsobení organismů v tekoucích vodách odráží typ a umístění zdrojů potravy v závislosti na velikosti toku viz řady toků. Tento typ zdroje potravy je ovlivňován prouděním, poněvadž čím je rychlost proudu větší, tím je menší šance uchycení organického materiálu a jeho následného zpracování z CPOM na FPOM. Podle těchto přizpůsobení vznikají funkční skupiny s různým počtem druhů podél toku. Na začátku toku drtiči spotřebovávají hrubý organický materiál. Sběrači (collectors) filtrují jemný organický materiál z tekoucí vody a sběrači (gatherers) ho filtrují ze sedimentu. Se zvětšováním toku stoupá jejich zastoupení. Drtiči i sběrači jsou závislí na

mikrobiální biomase a na jejich produktech. Seškrabávači kouskují řasy na povrchu organického materiálu a jsou soustředěni zejména ve středních úsecích toku (Vanote et al. 1980). Ne všechny funkční skupiny jsou nezbytně závislé na organickém materiálu a způsobu jeho příjmu. Například Barmuta (1988) zjistil, že skupina detritivorů (sběrači, drtiči) není nezbytně závislá na zachyceném množství organického materiálu. Predátoři a škrabači jsou závislí na zdroji potravy a denzita filtrátorů nekoreluje s rychlostí proudu. Vysoká hustota bezobratlých a mikroorganismů se nachází konkrétně na dřevě a na organických zbytcích (Hax & Golladay 1993; Reid et al. 2010).

Zoobenthos je ovlivňován i typem minerálního substrátu, na který taktéž působí proudění. Obecně čím je rychlost proudění vyšší, tím je substrát hrubší a naopak. Hustota zoobenthosu se mění s velikostí substrátu (Bourassa & Morin 1995). Substrát působí jako hlavní stanoviště a primární útočiště pro bentické bezobratlé (Arunachalam et al. 1991) a ovlivňuje jejich výskyt a distribuci (Korte 2010). Obecně platí, že čím vhodnější substrát, tím větší biologická rozmanitost bezobratlých (Duan et al. 2009). Jakákoli forma nestabilního substrátu snižuje druhovou bohatost a početnost bezobratlých (Beisel et al. 1998).

Proudění ovlivňuje i pohyb organismů v tekoucích vodách, ve kterých se pohybuje tzv. driftem. Aktivně se pohybuje ve volné vodě a po čase se přichycuje opět na dně. Organismy, které využívají tohoto pohybu, se ve vodě nerozmnožují a cyklicky nevyvíjí. Drift podle způsobu jeho užití se dělí na emergentní drift, který například hmyz využívá při vylétnutí z vody a terestrický drift, při náletech kladení vajíček.

Zoobenthos žijící v rychlých tekoucích vodách musí mít značné adaptace, aby se udrželi v tomto prostředí. Optimální rychlost proudění, kterou zoobentos snáší je v rozmezí 50 až 120 cm.s⁻¹. S prouděním souvisí i koncentrace rozpuštěného kyslíku a jeho spotřeba zoobenthosem (Lellák & Kubíček 1991).

6.4 Ostatní faktory ovlivňující distribuci zoobentosu

Mezi ostatní významné faktory ovlivňující distribuci zoobentosu patří také teplota (Živić et al. 2006), světlo (Casey & Clifford 1989), pH (Zhicai et al. 2003), disturbance (Resh et al. 1988), biologické interakce (Thomson 2002), dostupnost potravních zdrojů (Rosi-Marshall & Wallace 2002) a výskyt dřeva sloužícího jako habitat (Scealy et al. 2006). Je známo, že teplota vody stoupá od pramene do nížinných řek o zhruba 0,7 °C na každých 100 m výšky (Lellák a Kubíček 1991). Gradient průměrných ročních teplot představuje jeden

z hlavních ekologických faktorů ovlivňujících distribuci zoobentosu (Zhicai et al. 2003). Teplota je důležitá pro rozmnožování a ontogenezi (Lutz 1968; Lehmkuhl 1972; Vannote & Sweeney 1980; Polo et al. 1991). Zvyšování teploty v důsledku klimatických změn ovlivňuje druhovou bohatost a urychluje načasování vývoje jednotlivých druhů (Burgmer et al. 2007). V teplejších vodách je obecně nižší rozmanitost zoobentosu, ale větší množství biomasy ve srovnání s chladnými vodami. Teplota vody klesá nejen vlivem klimatických podmínek, ale také se zvyšující se nadmořskou výškou, kde se také snižuje saturace kyslíkem. Ve vyšších nadmořských výškách nejsou jednotlivé úrovně saturace kyslíkem pro všechny druhy smrtící, ale při dlouhodobém výskytu v tomto prostředí mohou ovlivnit bezobratlé svými sub-letálními účinky. Nízká dostupnost kyslíku ve vysokých nadmořských výškách může omezit biologickou rozmanitost nejen ve vodním, ale i suchozemském prostředí (Jacobsen 2007). Koncentrace rozpuštěného kyslíku souvisí také s turbulencí, hloubkou, teplotou, salinitou, atmosférickou výměnou, dýcháním a fotosyntézou vodní vegetace (Davis 1975). S rostoucí hloubkou klesá obsah kyslíku ve vodě (Marković et al. 2005). Marković et al. (2005) zjistil, že prudký pokles obsahu kyslíku nastává už ve dvou metrech hloubky. Obsah kyslíku se také snižuje s narůstajícími pochody organismů a zvyšuje se zvýšenou fotosyntetickou asimilací fytoplanktonu. Nejvyšší saturace vody kyslíkem bývá v proudnici, ve vodopádech a na jezích (Lellák a Kubíček 1991). U jednotlivých druhů makrozoobentosu je spotřeba kyslíku jiná a mění se podle rychlosti proudu (Lellák a Kubíček 1991). Zoobentos se dělí podle původu kyslíku, který dýchají na aeropneustické druhy, kteří dýchají primárně vzdušný kyslík z atmosféry a nebo na hydropneustické druhy, kteří dýchají kyslík rozpuštěný ve vodě (Williams & Feltsmate 1992).

Světlo ovlivňuje druhovou rozmanitost (Ambrožová 2001) a poměr primární produkce a respirace. Obvykle prameny bývají nejvíce zastíněné kvůli okolní pobřežní vegetaci, takže jsou závislé na prosvětlených částech toku, kde převládá fotosyntetická asimilace. V řekách působí světlo s vyšší intenzitou, čili zde převládají respirační pochody (Vannote et al. 1980). Důsledkem toho je v řekách prostředí zoobentosu rozmanitější.

Mezi významné vlastnosti ovlivňující distribuci zoobentosu patří také pH vody. Hodnota pH se během roku mění. V létě se pH zvyšuje, protože fotosyntéza dosahuje maxima už ráno a množství vodíkových iontů v prostředí se snižuje. V zimě se hodnota pH snižuje kvůli rozkladu organického materiálu, čímž vzniká CO₂ a další kyselé produkty (Berezina 2001). Na pH mají vliv také konkrétní klimatické podmínky např. kyselá dešť, tání kyselého sněhu nebo období sucha, kdy v půdě oxidují sulfidy a geologické podloží (Jacks 1986).

Podle citlivosti zoobentosu na hodnoty pH rozlišujeme druhy *euryontní* (tolerantní ke změnám pH), např. *Planaria maculata* (ploštěnka; nebo *stenoiontní* (vyžaduje stálé pH). Změna pH a změny způsobené např. zvýšenou koncentrací kovů mění kvalitu vody a způsobují snížení počtu bezobratlých druhů, které jsou citlivé k pH (McCahon & Pascoe 1989). Při pH vyšším než 9 a nižším než 4 rozmanitost zoobentosu klesá (Berezina 2001). Zischke et al. (1983) uvedl, že zásadité pH (pH 8) celkově snižuje rozmanitost zoobentosu a uvedl, že stejnonožci a pijavice jsou nejvíce tolerantní druhy ke kyselému pH (pH 5 – 6).

Posledním jmenovaným faktorem jsou disturbance, které ovlivňují distribuci zoobentosu a heterogenitu prostředí (Lake 2000). Míra disturbance je závislá na stabilitě říčního ekosystému a ta je závislá na velikosti a charakteru toku. Disturbance jsou charakterizovány silami, které působí na habitaty vodního ekosystému. Tyto síly mohou odstranit organismy, které zde žily, vyčerpat spotřební zdroje a narušit strukturu stanoviště nebo ji přímo zničit. Disturbance by měly být charakterizovány jejich ničícími vlastnostmi, především jejich intenzitou, frekvencí a prostorovým rozsahem. Hlavními přírodními faktory disturbance jsou povodně a období sucha (Lake 2004). Vysoký stupeň disturbance způsobuje přeskupování podkladů, tím se může snižovat hustota bezobratlých, stejně jako epilitických řas a cévnatých rostlin (Kimmerer et al. 1982). Pokud je substrát narušen, většina vodních bezobratlých jej obvykle opustí a nechá se unášet proudem (Waters 1972). Během rekonvalescence se mění biotické složení a prostorová konfigurace v mesohabitech („patches“; Lake 2000). Výše zmíněné jevy mohou vést ve vodním ekosystému k závažným a dlouhotrvajícím účinkům (Englund 1991). Spolupůsobením těchto faktorů (French & Chambers 1996) se vytváří různorodé a druhově rozmanité prostředí vodních toků. V homogenním prostředí dominuje často pouze jeden či dva taxony bezobratlých v důsledku snížené konkurence v sousedních mezohabitatech (Beisel et al. 2000).

Různé druhy zoobentosu dávají přednost různým hloubkám vody, rychlostem proudu, turbulencím a morfologickým stavům toků. Většina zoobentosu je do určité míry v prostředí se širokou škálou hydraulických podmínek všezravných. Některé druhy se specializovanějšími potravními režimy, jako jsou např. organismy omezené na filtrování plovoucích částic, mají tendenci preferovat konkrétnější prostředí (Jowett et al. 1991; Jowett 2003).

7 Závěr

Rychlost proudění a typ substrátu jsou ve vodním ekosystému primárními faktory pro zoobentos. Proto se bakalářská práce zaměřuje na působení těchto faktorů k distribuci zoobentosu a také organického materiálu v tekoucích vodách. Proudění ovlivňuje složení společenstva potravně funkčních skupin, které se liší podle typu přijímané potravy. Jako potrava slouží organický materiál, který se podél toku mění prostřednictvím funkčních skupin zoobentosu nebo třením o sediment dna z CPOM na FPOM. Díky submerzní vegetaci je POM zachycován a následně usazován na dně tekoucích vod. V tomto stavu je zpracováván zoobentosem. V prameni je větší přísun alochtonního POM, který je zpracováván drtiči na FPOM. FPOM je sběrači filtrován buď přímo z tekoucí vody, nebo ze sedimentu dna. Se zvětšováním toku klesá přísun allochtonního POM a zvyšuje se přísun autochtonního POM. Submerzní vegetace snižující rychlost proudění působí pozitivně na distribuci zoobentosu, protože zoobentos nemusí vynakládat energii na vytvoření příslušných funkčních adaptací a obsahuje dostatek potravy. Podle těchto studií se vyskytuje vyšší množství zoobentosu v prostředí se submerzní vegetací než na minerálních podkladech. Vzhledem k zvýšenému množství zoobentosu se zvyšuje i početnost ryb, který jim slouží jako potrava. Distribuce zoobentosu se mění i s typem minerálního substrátu. Některé studie prokázali, že celková hustota zoobentosu se zvyšuje od jemnějšího po hrubší substrát. V tocích se typicky střídají dva úseky a to proudnice a tůň. Proudnice a tůň vytváří odlišná prostředí pro zoobentos, avšak početnost zoobentosu bývá stejná pro proudnice i pro tůň.

Tato literární rešerše slouží ke zpracování obecných informací o tekoucích vodách, především o jejich hydrologických vlastnostech (proudění) působící na vodní biotu. Cílem je poukázat na konkrétní problematiku vlivu proudění k distribuci zoobentosu a organickém materiálu v přítomnosti submerzní vegetace.

8 Zdroje a literatura

Allan, J. D. (2004): Landscapes and riverscapes. the influence of land use on stream ecosystems. *The Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 35: 257-284.

Allan, D. J. & Castillo, M. M. (2007): Stream ecology: structure and function of running waters. Second edition. AA Dordrecht. Springer: 436.

Ambrožová, J. (2003): Aplikovaná a technická hydrobiologie. Druhé vydání. Vysoká škola chemicko-technologická v Praze: 226.

Angradi, T. R. (1996): Inter-habitat variation in benthic community structure, function, and organic matter storage in 3 Appalachian headwater streams. *Journal of the North American Benthological Society* 15: 42-63.

Armitage, P. D. (1976): A quantitative study of the invertebrate fauna of the River Tees below Cow Green Reservoir. *Freshwater Biology* 6 (3): 229-240.

Arunachalam, M., Madhusoodanan Nair, K. C., Vijverberg, J. & Kortmulder, K. (1991): Substrate selection and seasonal variation in densities of macroinvertebrates in stream pools of a tropical river. *Hydrobiologia* 213 (2): 141-148.

Barmuta, L. A. (1988): Benthic organic matter and macroinvertebrate functional feeding groups in a forested upland stream in Temperate Victoria. *Verhandlungen des Internationalen Verein Limnologie* 23 (2): 1394-1398.

Barquín, J. & Russell, D. G. (2004): Patterns of invertebrate diversity in streams and freshwater springs in Northern Spain. *Archiv für Hydrobiologie* 161: 329-349.

Beisel, J. N., Usseglio-Polatera, P., Thomas, S. & Moreteau, J. C. (1998): Stream community structure in relation to spatial variation: the influence of mesohabitat characteristic. *Hydrobiologia* 389: 73-88.

Beisel, J. N., Usseglio-Polatera, P. & Moreteau, J. C. (2000): The spatial heterogeneity of a river bottom: a key factor determining macroinvertebrate communities. *Hydrobiologia* 422/423, 163-171.

- Berezina, N. A. (2001):** Influence of ambient pH on freshwater invertebrates under experimental conditions. *Russian journal of ecology* 32 (5): 343-351.
- Berg, C. O. (1950):** Biology of certain aquatic caterpillars (Pyrililidae: *Nymphula* spp.) which feed on potamogenon. *Transaction of the America Microscopical Society* 69: 254-266.
- Biggs, B. J. F. (1996):** Hydraulic habitat of plants in streams. *Regulated Rivers: Research and Management* 12: 131-144.
- Bornette, G. & Puijalon, S. (2009):** Macrophytes: Ecology of Aquatic Plants. In: eLS. John Wiley & Sons Ltd, Chichester <http://www.els.net>[doi:10.1002/9780470015902.a0020475]
- Bourassa, N. & Morin, A. (1995):** Relationships between size structure of invertebrate assemblages and trophy and substrate composition in streams. *Journal of the North American Benthological Society* 14: 393-403.
- Bowden, W. B., Arscott, D., Pappathanasi, D., Finlay, J., Glime, J. M., LaCroix, J., Liao, Ch.-L., Hershey, A., Lampella, T., Peterson, B., Wollheim, W., Slavik, K., Shelley, B. & Chesterton, M. B. (1999):** Roles of bryophytes in stream ecosystems. *Journal of the North American Benthological Society* 18: 151-184.
- Brown, A. V. & Brussock, P. P. (1991):** Comparison of benthic invertebrates between riffles and pools. *Hydrobiologia* 220: 99-108.
- Brown, R. J., Rundle, S. D. Hutchinson, T. H. Williams, T. D. & Jones, M. B. (2003):** Small-scale detritus-invertebrate interactions: influence of detrital biofilm composition on development and reproduction in a meiofaunal cocepod. *Archiv für Hydrobiologie* 157: 117-129.
- Brusven, M. A., Meehan, W. R. & Biggam, R. C. (1990):** The role of aquatic moss on community composition and drift of fish-food organisms. *Hydrobiologia* 196: 39-50.
- Burgmer, T., Hillebrand, H. & Pfenninger, M. (2007):** Effects of climate-driven temperature changes on the diversity of freshwater macroinvertebrates. *Oecologia* 151: 93-103.
- Carter, J. L. & Fend, S. V. (2001)** Inter-annual changes in the benthic community structure of riffles and pools in reaches of contrasting gradient. *Hydrobiologia* 459: 187-200.

- Casey, R. J. & Clifford, H. F. (1989):** Colonization of natural substrata of different roughness and colour by Ephemeroptera nymphs using retrieval and direct observation techniques. *Hydrobiologia* 173: 182-192.
- Cattaneo, A., Cloutier, L. & Méthot, G. (2004):** The response of invertebrates in moss and in gravel to water level fluctuations in a Québec stream. *Archiv für Hydrobiologie* 161: 21-43.
- Cummins, K. W. (1974):** Structure and function of Stream Ecosystem. *BioScience* 24: 631-641.
- Cummins, K. W. (1975):** The ecology of running waters; theory and practice. Proceedings, Sandusky River Basin Symposium. Tiffin, Ohio 277-293.
- Davis, J. C. (1975):** Minimal dissolved oxygen requirements of aquatic life with emphasis on Canadian species: a review. *Journal of the fisheries research board of Canada* 32 (12): 2295-2331.
- Duan, X., Wang, Z. Xu, M. & Zhang, K. (2009):** Effect of streambed sediment on benthic ecology. *International Journal of Sediment Research* 24: 325-338.
- Dumnicka, E. (2007):** Distribution of Oligochaeta in various littoral habitats in the anthropogenic reservoirs. *International Journal of Oceanography and Hydrobiology* 36: 13-19.
- Egglishaw, H. J. (1969):** The distribution of benthic invertebrates on substrata in fast-flowing streams. *Journal of Animal Ecology* 38: 13-33.
- Ehrman, T. P. & Lamberti, G. A. (1992):** Hydraulic and particulate matter retention in a 3rd-order Indiana stream. *Journal of the North American Benthological Society* 11(4): 341-349.
- Englund, G. (1991):** Effects of disturbance on stream moss and invertebrate community structure. *Journal of the North American Benthological Society* 10: 143-153.
- Fjellheim, A. (1996):** Distribution of benthic invertebrates in relation to stream flow characteristics in a Norwegian River. *Regulated Rivers: Research Management* 12 (2-3): 263-271.
- French, T. D. & Chambers, P. A. (1996):** Habitat partitioning in riverine macrophyte communities. *Freshwater Biology* 36: 509-520.

- Frič, A. (1872)** Obratlovci země české. Seznam všech dosud v Čechách pozorovaných savců, ptaků, plazů, obojživelníků a ryb. Archiv pro přírodovědecké prozkoumání Čech. Praha 2: 1-148.
- Glime, J. M. (1984):** Physio-ecological factors relating to reproduction and phenology in *Fontinalis dalerica*. The Bryologist 87: 17-23.
- Gore, J. A., Layzer, J. B & Mead, J. (2001):** Macroinvertebrate instream flow studies after 20 years. A role in stream management and restoration. Regulated Rivers: Research and Management 17: 527-542.
- Graaf, S. V. D., Vlas, J. D., Herlyn, M., Voss, J., Heyer, K. & Drent, J. (2009):** Macrozoobenthos. Thematic Report. 10. In: Marencic, H. & Vlas, J. de (eds), 2009. Quality Status Report 2009. WaddenSea Ecosystem. 25. Common Wadden Sea Secretariat, Trilateral Monitoring and Assessment Group, Wilhelmshaven, Germany.
- Grac, M. A. S., Pinto, P., Cortes, R., Coimbra, N., Oliveira, S., Morais, M., Carvalho, M. J. & Malo, J. (2004):** Factors affecting macroinvertebrate richness and diversity in Portuguese streams: a two-scale analysis. International Review of Hydrobiology 89: 151-164.
- Gregg, W. W. & Rose, F. L. (1982):** The effects of aquatic macrophytes on the stream microenvironment. Aquatic Botany 14: 309-324.
- Hax, C. L. & Golladay, S. W. (1993):** Macroinvertebrate colonization and biofilm development on leaves and wood in a boreal river. Freshwater Biology 29: 79-87.
- Hoover, T. M. & Richardson, J. S. (2010):** Does water velocity influence optimal escape behaviors in stream insects. Behavioral Ecology 21: 242-249.
- Horvath, T. G. (2004):** Retention of particulate matter by macrophytes in a first-order stream. Aquatic botany 78: 27-36.
- Illies J. & Botosaneanu L. (1963):** Problemes et methodes de la classification et de la zonation ecologique des eaux courantes, considerees surtout du point de vue faunistique. Mitteilungen Internationale Vereinigung fuer Theoretische und Angewandte Limnologie 12: 1-57.

- Jacks, G., Olofsson, E. & Werme, E. (1986):** An acid surge in well-buffered stream. *Ambio* 15: 282-5.
- Jacobsen, D. (1993):** Trichopteran larvae as consumers of submerged angiosperms in running waters. *Oikos* 67: 379-383.
- Jacobsen, D. (2007):** Low oxygen pressure as a driving factor for the altitudinal decline in taxon richness of stream macroinvertebrates. *Oecologia* 154: 795-807.
- Johnson, T. (1978):** Aquatic mosses and stream metabolism in a North Swedish river. *Verhandlungen des Internationalen Verein Limnologie* 120: 1471-1477.
- Jowett, I. G. (1993):** A method for objectively indentifying pool, run, and riffle habitats from physical measurements. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research* 27: 241-248.
- Jowett, I. G. (2003):** Hydraulic constraints on habitat suitability for benthic invertebrates in gravel-bed rivers. *River Research and Applications* 19: 459-507.
- Jowett, I. G., Richardson, J., Biggs, B. J., Hickey, Ch. W. & Quinn, J. M. (1991):** Microhabitat preferences of benthic invertebrates and the development of generalised *Deleatidium* spp. habitat suitability curves, applied to four New Zealand rivers. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research* 25: 187-199.
- Kefford, B. J., Zaluzniak, L., Dunlop, J. E., Nuggeoda, D. & Choy, S. C. (2010):** How are macroinvertebrates of slow flowing lotic systems directly affected by suspended and deposited sediments? *Environmental Pollution* 158: 543-550.
- Kimmerer, R. W. & Allen, T. F. H. (1982):** The role of disturbance in the pattern of a riparian bryophyte community. *American Midland Naturalist* 107: 370-383.
- Kobayashi, S. & Kagaya, T. (2009):** Colonization of leaf patches at topographically different locations by insect shredders in a small mountain stream. *Limnology* 10(2): 143-147.
- Koetsier, P. & Vaun McArthur, J. (2000):** Organic matter retention by macrophyte beds in 2 southeastern USA, low-gradient, headwater streams. *Journal of the North American Benthological Society* 19(4): 633-647.

Korte, T. (2010): Current and substrate preferences of benthic invertebrates in the rivers of the Hindu Kush-Himalayan region as indicators of hydromorphological degradation. *Hydrobiologia* 651: 77-91.

Lake, P. S. (2000): Disturbance, patchiness, and diversity in streams. *Journal of the North American Benthological Society* 19: 573-592.

Lamoroux, N., Dolédec, S. and Gayraud, S. (2004): Biological traits of stream macroinvertebrate communities: effects of microhabitat, reach, and basin filters. *Journal of the North American Benthological Society* 23: 449-466.

Lellák, J. a Kubiček, F. (1991): *Hydrobiologie*. Univerzita Karlova v Praze. Karolinum. Praha: 260.

Lehmkuhl, D. M. (1972): Change in thermal regime as a cause of reduction of benthic fauna downstream of a reservoir. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada* 29: 1329-1332.

Lindegaard, C. & Thorup, J. (1975): The invertebrate fauna of the moss carpet in the Danish spring Ravnkilde and its seasonal, vertical, and horizontal distribution. *Archiv für Hydrobiologie* 75: 109-139.

Logan, P. & Brooker, M. P. (1983): The macroinvertebrates faunas of riffles and pools. *Water Research* 17(3): 263-270.

Lutz, P. E. (1968): Effects of temperature and photoperiod on larval development in *Lestes eurinus* (Odonata: Lestidae). *Ecology* 49: 637-644.

Marković, Z., Živić, I., Poleksić, V., Dulić, Z. & Stanković M. (2006): Biological characteristics of two small aquatic ecosystems. Uncovered wells on the experimental school estate of the faculty of Agriculture University of Belgrade. Proceedings Conference on Water Observation and Information System For Decision Support "BALWOIS 2006", Ohrid 213-218.

Matsuda, I. (2004): River morphology and channel processes. In fresh surface water, [Ed. James C.I. Dooge], in *Encyclopedia of life support systems (EOLSS)*, UK, [<http://www.eolss.net>].

- Maurer, M. A. & Brusven, M. A. (1983):** Insect abundance and colonization rate in *Fontinalis neo-mexicana* (Bryophyta) in an Idaho Batholith stream, U.S.A. *Hydrobiologia* 98: 9-15.
- McCahon, C. P. & Pascoe, D. (1989):** Short-term experimental acidification of a Welsh stream: Toxicity of different forms of aluminium at low pH to fish and invertebrates. *Archives of Environmental Contamination and Toxicology* 18: 233-242.
- Mérigoux, S. & Dolédec, S. (2004):** Hydraulic requirements of stream communities: a case study on invertebrates. *Freshwater Biology* 49: 600-613.
- Ohrel, R. L. & Register, K. M. (2006):** Volunteer estuary monitoring a methods manual. Second edition. US Environmental Protection Agency and The Ocean Conservancy. Washington: 396.
- Pastuchová, Z., Lehotský, M. & Grešková, A. (2008):** Influence of morphohydraulic habitat structure on invertebrate communities (Ephemeroptera, Plecoptera and Trichoptera). *Biologia* 63: 720-729.
- Penuelas, J. & Sabater, F. (1987):** Distribution of macrophytes in relation to environmental factors in the Ter River, N. E. Spain. *International Revue der gesamten Hydrobiologie* 72: 41-58.
- Percival, E. & Whitehead, H. (1929):** A quantitative study of the fauna of some types of stream-bed. *Journal of ecology* 17: 282-314.
- Polo, A., Yúfera, M. & Pascual, E. (1991):** Effects of temperature on egg and larval development of *Sparus aurata* L. *Aquaculture* 92: 367-375.
- Rabeni, C. F. and Minshall, G. W. (1977):** Factors affecting microdistribution of stream benthic insect. *Oikos* 29: 33-43.
- Reid, H. E., Brierley, G. J. & Boothroyd, I. K. G. (2010):** Influence of bed heterogeneity and habitat type on macroinvertebrate uptake in peri-urban streams. *International Journal of Sediment Research* 25(3): 203-220.

- Rempel, L. L., Richardson, J. S. & Healey, M. C. (2000):** Macroinvertebrate community structure along gradients of hydraulic and sedimentary conditions in a large gravel-bed river. *Freshwater Biology* 45: 57-73.
- Resh, V. H., Brown, A. V., Covich, A. P., Gurtz, E. P., Li, H. W., Minshall, G. W., Reice, S. R., Sheldon, A. L., Wallace, J. B. & Wissmar, R. C. (1988):** The role of disturbance in stream ecology. *Journal of the North American Benthological Society* 7: 433-455.
- Rice, S. P., Greenwood, M. T. & Joyce, C. B. (2001):** Tributaries, sediment sources and the longitudinal organisation of macroinvertebrate fauna along river systems. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 58: 824-840.
- Riisgard, H. U. & Larsen, P. S. (2010):** Particle capture mechanisms in suspension-feeding. 593 invertebrates. *Marine Ecology Progress Series* 418: 255-293.
- Rooke, J. B. (1984):** The invertebrate fauna of four macrophytes in a lotic a lotic system. *Freshwater Biology* 14: 507-513.
- Rosi-Marshall, E. J. & Wallace, B. (2002):** Invertebrate food webs along a stream resource gradient. *Freshwater Biology* 47: 129-141.
- Sand, J. K. (1998):** Influence of submerged macrophytes on sediment composition and near-bed flow in lowland streams. *Freshwater Biology* 39: 663-679.
- Sand, J., K. (2003):** Drag and reconfiguration of freshwater macrophytes. *Freshwater Biology* 48: 271-283.
- Sand, J., K. & Mebus, J. R. (1996):** Fine-scale patterns of water velocity within macrophyte patches in streams. *Oikos* 76: 169-180.
- Scealy, J. A., Mika, S. J. & Boulton, A. J. (2006):** Aquatic macroinvertebrate communities on wood in Australian lowland river: experimental assessment of the interaction of habitat, substrate complexity and retained organic matter. *Marine and Freshwater Research* 58: 153-165.
- Sheffer, M. (1999):** The effect of aquatic vegetation on turbidity; how important are the filter feeders. *Hydrobiologia* 408/409: 307-416.

- Six, J., Feller, C., Deneff, K., Ogle, S.M., de Moraes Sa, J.C. & Albrecht, A. (2002):** Soil organic matter, biota and aggregation in temperate and tropical soils—effects of no-tillage. *Agronomie* 22: 755–775.
- Speaker, R., Moore, K. & Gregory, S. (1984):** Analysis of the process of retention of organic matter in stream ecosystems. *Verhandlungen des Internationalen Verein Limnologie* 22(3) 1835-1841.
- Stanford, J. A., Ward, J. V., Liss, J. W., Frisell, Ch. A., Williams, R. N., Lichatowich, J. A. & Coutant, Ch. C. (1996)::** A general protocol for restoration of regulated rivers. *Regulated Rivers: Research and Management* 12: 391-413.
- Statzner, B. & Higler, B. (1986):** Stream hydraulics as a major determinant of benthic invertebrate zonation patterns. *Freshwater Biology* 16: 127-139.
- Statzner, B. & Holm, T. F. (1982):** Morphological adaptations of benthic invertebrates to stream flow – an old question studied by means of a new technique (Laser doppler anemometry). *Oecologia* 53: 290-292.
- Swift, M.J., Heal, O.W. & Anderson, J.M. (1979):** Decomposition in Terrestrial Ecosystems. University of California Press, Berkeley, CA: 372.
- Tank1, J. L., Rosi-Marshall, E. J., Griffiths, N. A., Entekin, S. A. & Stephen, M. L. (2010):** A review of allochthonous organic matter dynamics and metabolism in streams. *Journal of the North American Benthological Society* 29: 118-146
- Thiebaut, G. & Muller, S. (2003):** Linking phosphorus pools of water, sediment and macrophytes in running waters. *Annales de Limnologie - International Journal of Limnology* 39: 307 316.
- Thomson, J. R. (2002):** The effects of hydrological disturbance on the densities of macroinvertebrate predators and their prey in a coastal stream. *Freshwater Biology* 47: 1333-1351.
- Tilman, D. (1994):** Competition and biodiversity in spatially structured habitats . *Ecology* 75: 2-16.

- Urbanič, G., Toman, M. J. & Krušnik, C. (2005):** Microhabitat type selection of caddisfly larvae (Insecta: Trichoptera) in a shallow lowland stream. *Hydrobiologia* 541: 1-12.
- 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.
- Vannote, R. L. & Sweeney, B. W. (1980):** Geographic analysis of thermal equilibria: A conceptual model for evaluating the effects of natural and modified thermal regimes on aquatic insect communities. *The American Naturalist* 115: 667-695.
- Vuori, K.-M., Luotonen, H. & Liljaniemi, P. (1999):** Benthic macroinvertebrates and aquatic mosses in pristine streams of the Tolvajärvi region, Russian Karelia. *Boreal Environment Research* 4: 187-200.
- Wallace, J. B., & J. R. Webster (1996):** The role of macroinvertebrates in stream ecosystem function. *Annual Review of Entomology* 41:115–139.
- Walter, K. D & Barry, J. F. B. (2002):** Water velocity attenuation by stream periphyton and macrophytes in relation to growth form and architecture. *Journal of the North American Benthological Society* (1): 2-15.
- Waters, T. F. (1972):** The drift of stream insects. *Annual Review of Entomology* 17: 253-272.
- Weatherhead, M. A. & James, M. R.(2001):** Distribution of macroinvertebrates in relation to physical and biological variables in the littoral zone of nine New Zealand lakes. *Hydrobiologia* 462: 115-129.
- Webster, J. R., Covich, A. P., Tank, J. L. & Crockett, T. V. (1994):** Retention of coarse organic particles in streams in the southern Appalachian Mountains. *Journal of the North American Benthological Society* 13(2): 140-150.
- Williams, D. D. & Feltmate, B. W. (1992):** *Aquatic Insect*. C.A.B. International, Wallingford, Oxford: 358.

Wen, F., Jiang, J., Deng, S., Li, X. & Yan, Y. (2010): Food Web and Trophic Basis of Production of the Benthic Macroinvertebrate Community of a Subtropical Stream (Yangtze River Basin, Middle China). *International Review of Hydrobiology* 95: 395-409.

Zelinka, J. (1953): Larvae of mayflies (Ephemeroptera) of the Moravice River and their relationships to water quality. *Práce Moravskoslezské akademie přírodních věd* 25: 181-200.

Zhikai, X., Qinghua, C., Tao, T., Kai, M., Ruiqiu, L. & Lin, Y. (2003): Structure of macrozoobenthos of the east dongting nature reserve with emphasis on relationships with environmental variables. *Freshwater ecology* 18 (3): 405-413.

Zischke, J. A., Arthur, J. W., Nordlie, K. J., Hermanutz, R. O., Standen D. A. & Henry T. P. (1983): Acidification effects on macroinvertebrates and fathead minnows (*Pimephales promelas*) in outdoor experimental channels. *Water Research* 17(1) 47-63.

Zivic, I., Markovic, Z. & Brajkovic, M. (2006): Influence of the temperature regime on the composition of the macrozoobenthos community in a thermal brook in Serbia. *Biologia* 61: 179-191.

Použité webové stránky

http://www.eamos.cz/amos/kek/externi/kek_407/06/06.htm