

Univerzita Palackého v Olomouci
Přírodovědecká fakulta
Katedra zoologie a ornitologická laboratoř



Ladislav Toncr

Životní cykly a emergence alpského hmyzu čeledi Baetidae

Bakalářská práce
Studijní program: Biologie
Studijní obor: Systematická biologie a ekologie
Forma studia: prezenční
Vedoucí práce: RNDr. Vladimír Uvíra Dr.
Termín odevzdání práce: 22. 7. 2013
Olomouc 2013

Prohlášení

„Prohlašuji, že jsem předloženou bakalářskou práci vypracoval samostatně za použití citované literatury.“

V Olomouci dne 30. 7. 2013

.....
Podpis

Poděkování:

V první řadě bych rád poděkoval RNDr. Vladimíru Uvírovi, Dr. za poskytnutí cenných rad, konzultací a odborné literatury. Velký dík patří i mé rodině a přítelkyni za obrovskou podporu při psaní této práce a samotném studiu.

Bibliografická identifikace

Jméno a příjmení autora: Ladislav Toncr
Název práce: Životní cykly a emergence alpského hmyzu čeledi Baetidae
Typ práce: Bakalářská práce
Pracoviště: Katedra zoologie a ornitologická laboratoř
Vedoucí práce: RNDr. Vladimír Uvíra, Dr.
Rok obhajoby práce: 2013

Abstrakt:

Práce se zabývá životními cykly jepic čeledi Baetidae od vajíčka přes larvu a subimago až po dospělé. Pozornost je zaměřena hlavně na působení environmentálních faktorů na životní cykly vybraných druhů jepic. Za nejdůležitější činitele jsou považovány: teplota, fotoperiodicita a dostupná potrava. Dále se za významné považují působení pH a toxických látek, biologický drift a predace. Tyto faktory ovlivňují zejména počet generací za rok, což se může lišit u jednotlivých druhů na různých stanovištích. Část práce je věnována působení dlouhodobých klimatických změn na životní cykly akvatického hmyzu.

Klíčová slova: Ephemeroptera, Baetidae, životní cyklus, emergence, subimago, environmentální faktory prostředí

Bibliographical identification

Autor's first name and surname: Ladislav Toncr
Title: Life cycles and the emergence of alpine insects of the family Baetidae
Type of thesis: Bachelor thesis
Department: Department of Zoology and laboratory of ornithology
Supervisor: RNDr. Vladimír Uvíra, Dr.
The year of presentation: 2013

Abstract:

The work deals with the life cycles of mayflies of the family Baetidae from egg through larva and subimago to adult. Attention is focused mainly on the effect of environmental factors on life cycles of selected species of mayflies. The most important factors are considered: temperature, photoperiods and food available. Also be important effect of pH and toxic substances, biological drift and predation. These factors influence the particular number of generations per year, witch may be diferent between species on diferent habitats. Part of the work is dedicated to the long term effects of climate change on the aquatic insects life cycles.

Keywords: Ephemeroptera, Baetidae, life cycles, emergence, subimago, environmental factors of enviroment

Obsah

Seznam obrázků	ix
Úvod.....	1
1 Jepice – Ephemeroptera	2
1.1 Zařazení do systému	2
1.2 Morfologie jepic.....	3
1.2.1 Morfologie vajíček	4
1.2.2 Morfologie larvy (najády)	5
1.2.3 Morfologie subimaga a imaga.....	8
2 Životní cykly jepic	10
2.1 Rozmnožování	12
2.2 Kladení vajíček	12
2.3 Emergence.....	14
2.4 Životní cykly vybraných zástupců čeledi Baetidae	14
2.4.1 <i>Baetis alpinus</i> (PICTET 1843).....	14
2.4.2 <i>Baetis rhodani</i> (PICTET 1843).....	17
2.4.3 <i>Baetis melanonyx</i> (PICTET 1843)	18
2.4.4 <i>Alainites muticus</i> (LINNAEUS 1758).....	20
2.4.5 <i>Centroptilum luteolum</i> (MÜLLER 1776)	21
2.4.6 <i>Baetis vernus</i> (CURTIS 1834)	22
3 Ekologické faktory životního prostředí jepic.....	24
3.1 Teplota	24
3.2 Aktivní drift	26
3.3 Potrava	27
3.4 Predace	27
3.5 Toxické látky	28
4 Lokalita	30
5 Materiál a metodika	33
5.1 Emergenční pasti.....	33
5.1.1 Obsluha pastí	35
5.2 Práce se vzorky v laboratoři.....	35
6 Cíle pro magisterskou práci	36
Závěr	37
Seznam literatury	39

Seznam obrázků

Obrázek č. 1: Snůšky vajíček	4
Obrázek č. 2: Morfologie jepičí larvy	8
Obrázek č. 3: Životní cyklus jepic	12
Obrázek č. 4: Baetis alpinus - larva	17
Obrázek č. 5: Baetis rhodani - dospělec	18
Obrázek č. 6: Baetis melanonyx - dospělec	19
Obrázek č. 7: Alainites muticus - larva	21
Obrázek č. 8: Centroptilum luteolum - dospělec	22
Obrázek č. 9: Baetis vernus - dospělec	23
Obrázek č. 10: Orientační mapa	31
Obrázek č. 11: Mapa lokality s vyznačeným tokem	31
Obrázek č. 12: Fotografie potoka Oberer Seebach	32
Obrázek č. 13: Emergenční past	34
Obrázek č. 14: Vzorčky hmyzu z emergenčních pastí určené ke třídění	35

Úvod

Zvolení vhodného tématu bakalářské práce pro mě bylo naprostou samozřejmostí, jelikož jsem rybář (muškař) a zajímám se o vodu a okolní přírodu. Právě jepice jsou jednou z hlavních složek rybí potravy (zejména pstruhů). Každý kdo chytá na „suchou“ umělou mušku, musí vědět, zda zrovna ten či onen druh, který imituje svou umělou nástrahou, právě emerguje. Pokud ne, jeho naděje na úlovek je minimální.

Sladká voda tvoří jen 0,01 % zásob vody na planetě Zemi. Přesto tvoří důležité prostředí pro život, včetně larev jepic. Z důvodů intenzivní lidské činnosti dochází ke změnám přirozeného prostředí a v důsledku toho dochází často k jeho nevratným změnám. Tyto abnormality se promítají i do rozmnožovacích cyklů vodního hmyzu.

V této bakalářské práci se zaměřuji na životní cykly a enviromentální faktory, které ovlivňují samotnou délku cyklu či načasování emergence. Životní cykly daných druhů se mnohdy výrazně liší nejen u jednotlivých geograficky oddělených populací, ale také v jednotlivých sezónách.

Emergence hraje v samotném cyklu důležitou a energeticky náročnou roli. Jedná se o přechod z vodního prostředí do terestrického s přechodným článkem tzv. subimaga.

Na předloženou rešeršní bakalářskou práci bude navazovat diplomová práce, která bude zpracovávat záznamy a vzorky z emergenčních pastí z Lunz am See (Rakousko). Data byla sbírána v rozmezí let 1981 – 2009. Nyní jsou předmětem usilovného bádání na Katedře zoologie PřF UP v Olomouci, kde pod vedením RNDr. Vladimíra Uvíry pracujeme na zpracování této unikátní kolekce.

1 Jepice – Ephemeroptera

Za zakladatele moderního studia jepic je považován A. E. Eaton, který sepsal v rozmezí let 1883-1888 všechny dosavadní znalosti o jepicích, determinoval jedince a na základě získaných informací sestavil systém jepic. Mezi průkopníky a nejvýznamnější ephemeropterology na počátku 20. století patřil i náš F. Klapálek. Po válce vznikaly různé determinační klíče, uveďme například Kimminsův nebo Macanův (LANDA 1969).

Název Ephemeroptera sahá až do 4. století před naším letopočtem. Nedaleko Černého moře Aristoteles pojmenoval dospělé jepic líhnoucí se na blízké řece jako *Ephemeron*. Toto označení vyplývalo z krátkého života jejich dospělců (SOLDÁN 1997).

Jepice jsou důležitým řádem vodního hmyzu (CLIFFORD 1982). Existující fauna jepic je tvořena 3000 popsáných druhů ve 42 čeledích s více než 400 rody, vyskytujícími se od tropů až k palearktickým oblastem (Barber-James et al. 2008).

Jepice jsou jedním z nejstarších hmyzích řádů vůbec (LELLÁK 1982). Jejich původ sahá až do permu (LANDA 1969), mnoho druhů však pochází již ze spodního karbonu. Z dnes žijících čeledí je nejstarobylejší č. Palingeniidae, jejíž zástupci jsou známi již z permu (LELLÁK 1982). Na většině míst byly nalezeny především fosilie larválních stádií. Lze tedy předpokládat, že je to z důvodu velmi krátkého života dospělce (SINITSCHEKOVÁ 1990).

Schwammerdanovo dílo (1661) se dá považovat za první vážnější spis o jepicích (LANDA 1969). Jedná se o hmyzí řád, který podstupuje nedokonalou metamorfózu. Jejich larvy žijí ve vodním prostředí a většinou se živí řasovými nárosty na kamenech. Dospělci mají zakrnělé ústní ústrojí, a proto nedlouho po rozmnožení umírají (SOLDÁN 1997).

1.1 Zařazení do systému

Jepice jsou řazeny do podtřídy Pterygota (křídlatí) proto, že mají dva páry křídel. Křídla mohou být různě velká a druhý pár bývá výrazně redukován. Mají primitivní vkloubení křídel, díky němuž nemohou skládat křídla na zadeček střežovitě ani ploše, z tohoto důvodu se řadí do infrařádu Paleoptera (starokřídli) (SEDLÁK 2003).

Řád Ephemeroptera je rozdělen do Permoplectoptera a Euplectoptera, Euplectoptera jsou dále dělena na Posteritorna a Anteritorna. Anteritorna se dělí na Tridentiseta (což je možná parafyletická skupina) a holofyletický taxon Bidentiseta. Bidentiseta jsou rozdělena do Branchitergaliae a Furcatergaliae (KLUUDGE 1998).

Sekvenační pokusy prokázaly u Paleoptera jasnou monofylii. Prokazují také, že Odonata jsou sesterskou skupinou Ephemeroptera. Zároveň ale naznačují, že řešení příbuznosti Paleoptera pouze na základě molekulární analýzy je více než nejasné (HOVMÖLLER et al. 2002).

V jiném pokusu záleželo na použité metodě. Data podporovala monofylii Paleoptera při použití metody POY, ale ClustalX analýza podporovala bazální postavení Ephemeroptera (OGDEN & WHITING 2003).

Zařazení řádu do vyšších taxonů (LANDA 1969, SEDLÁK 2003):

Kmen - Arthropoda

Podkmen - Hexapoda

Třída - Ectognatha

Podtřída - Pterygota

Nadřád - Paleoptera

Řád – Ephemeroptera

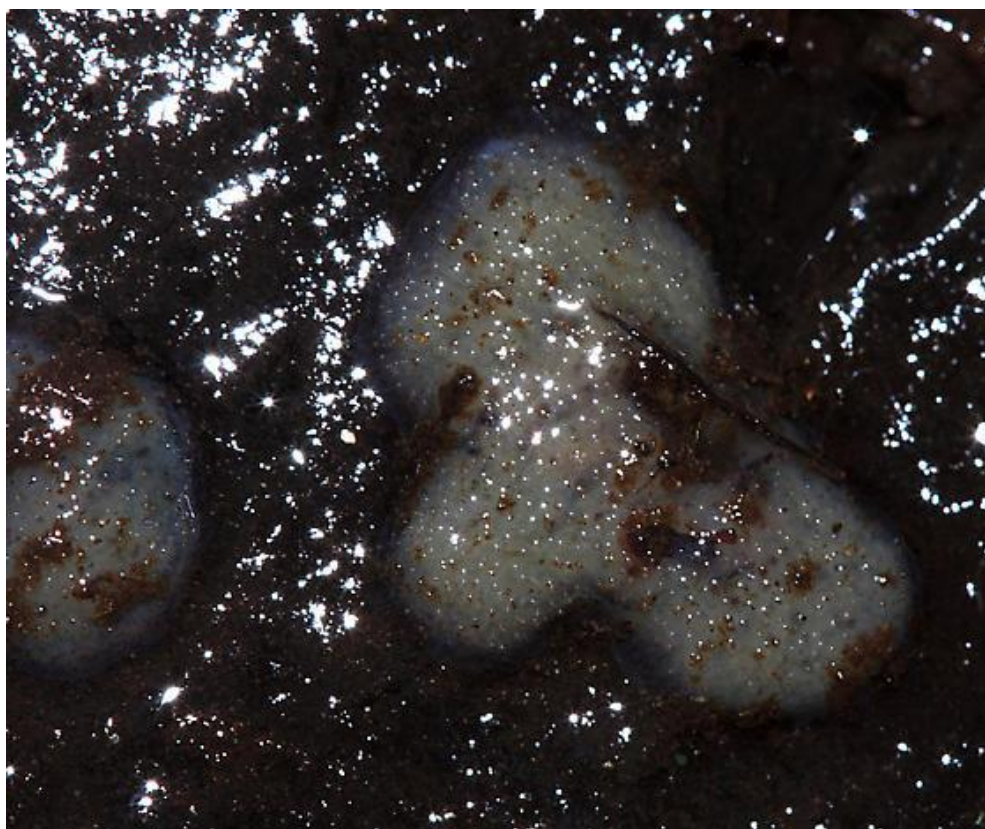
Čeledi - Siphonuridae, **Baetidae**, Ametropodidae, Oligoneuriidae, Isonychiidae, Arthropleidae, Heptageniidae, Ephemerellidae, Caenidae, Prosopistomatidae, Leptophlebiidae, Behningiidae, Palingeniidae, Polymitarcidae, Ephemeridae, Potamanthidae a další.

1.2 Morfologie jepic

Dospělci jepic obývají jiný biotop než larvy, je tedy pochopitelné, že kvůli rozdílným nárokům se liší jejich vzhled, včetně adaptace na dané prostředí. Působení prostředí silně ovlivňuje jedince a dochází k tomu, že jednotlivá stádia různých druhů se od sebe morfologicky liší. Tyto změny jsou závislé na obývaném stanovišti. Je to dáno ekologickou specializací. Dále se budu zabývat morfologií celého řádu.

1.2.1 Morfologie vajíček

V literárních zdrojích, pocházejících z České republiky se uvádí, že velikost vajíček je v rozmezí 150 - 300 μm (LANDA 1969). Bývají připevňována na různé substráty pod vodou, (obr. č. 1) (HYNES 1970). Velká vajíčka klesají po nakladení rychleji než malá. Proto velikost vajíček souvisí s intenzitou jejich predace. Největší vajíčka byla zaznamenána v prvním červencovém týdnu. Nebyla však dokázána žádná souvislost mezi velikostí samice a vajíčka (CORKUM 1997).



Obrázek č. 1: Snůšky vajíček (převzato z bugguide.net a upraveno Toncr 2013).

U jednotlivých druhů jepic jsou vyvinuty různé adaptace vajíček, např: vnější lepkavá vrstva, která bobtná při kontaktu s vodou, jiná mají destičky se stočenými vlákny a další skupina vajíček má polární čepičky, které se při kontaktu s vodou zvětšují. V Evropě se morfologií jepičích vajíček zabýval Dengrance, v severní Americe to byl např. Koss (ELLIOTT & HUMPECH 1980). Za sucha mohou některé druhy přežívat nepříznivé podmínky v podobě vajíčka (HYNES 1970).

Délka vývoje a načasování líhnutí vajíček jsou klíčové prvky života vodního hmyzu a jsou rozhodující pro přežití bezobratlých v ledovcových řekách (KNISPEL et al. 2006).

Embryonální vývoj se u jepic jednotlivých druhů liší v závislosti na teplotě. U *Ephemera vulgata* se embryo vyvine při teplotě 20 – 25 °C za 10 - 11 dní, ale u potočních druhů r. *Baetis* trvá líhnutí déle (25 - 28 dnů), kvůli nižší teplotě vody. U *Ceanis robusta* našeho rybničního druhu trvá při laboratorních podmínkách líhnutí vajíček 10 dní v přírodě až 18 (LELLÁK 1982).

Doba mezi nakladením a začátkem líhnutí jepice druhu *Baetis rhodani* kolísala od 17 týdnů při 3 °C až po 1 týden při 22 °C. Délka samotného líhnutí se pohybovala při 3 °C kolem 34 dnů až po 3 dny u teploty 22 °C (ELLIOTT 1972). Ideální teplota pro líhnutí je 20 °C a více. V periodicky vysychajících vodách, přežívají chladnomilné a teplomilné druhy v podobě vajíček v tzv. diapauze (LELLÁK 1982).

Byly provedeny řady pokusů, aby se zjistily účinky kolísání teploty na embryonální vývoj hmyzu (HUMPESCH 1982). HUNT (1951) si myslel, že líhnutí je ovlivněno změnami teplot, a že nízké hodnoty líhnutí v laboratoři mají spojitost s umělým oplodněním vajíček. ELLIOTT & HUMPESCH (1980) ale dokázali, že počty vylíhnutých jedinců byly dost podobné u přirozeně i uměle oplodněných vajíček.

Dále bylo prokázáno, že kolísání teploty nemá vliv na počet vylíhnutých vajíček, ale s teplotou roste rychlost líhnutí (HUMPESCH 1982)

1.2.2 Morfologie larvy (najády)

Tvar a stavba těla se u různých druhů liší. Je to výsledek exoadaptací speciálním podmínkám prostředí, v nichž se larvy vyskytují (LELLÁK 1982). U čeledi Heptageniidae napomáhá zploštění těla k podlézání kamenů a lepší přilnavosti k povrchu. Obecně lze říct, že nejlépe adaptovaný druh má největší rozšíření a je nejdůležitější pro faunu daného ekosystému (HYNES 1970).

Hlava je poněkud robustnější než u dospělců (LANDA 1969), orthognátní nebo prognátní a je asi tak široká jako prothorax. Na ní je umístěn pár pohyblivých, dlouhých, mnohočetných tykadel, dvě složené oči a tři očka (ocelly) (LELLÁK 1982).

Ústní ústrojí je u najád jepic kousací (SEDLÁK 2003). Může být různě modifikováno, např. u rodu *Ameletus* došlo k vytvoření různých výrůstků a trnů na maxilách. Tvoří tzv. diatomovou škrabku k seškrabávání nárostů na kamenech.

U larev hrabavých se vyskytuje na mandibulách hákovitý nástavec (LELLÁK 1982). Živí se převážně seškrabováním řasových nárostů a detritem (SEDLÁK 2003).

Tělo dále nese tři páry nohou, které jsou silnější než u dospělců (LANDA 1969). Nohy jsou opatřeny různými krátkými ostny a chloupky, pro lepší zachycení na substrátu. Chodidla jsou zakončena jedním drápkem. Končetiny jepic mohou být různě modifikovány podle ekologických forem. Nejčastěji bývá u hrabavých jepic první pár nohou širší a silněji chitinizovaný. U druhu *Oligoneuriela rhena* slouží první pár k zachycení a filtraci potravy. Čeleď Ecdyonuridae má široce rozkročené končetiny a tato adaptace jí zajistí lepší držení a oporu při pohybu po kluzkých kamenech a v proudu. Tito živočichové jsou dokonce schopni se pohybovat do strany a dozadu jako krab. Na druhém a třetím thorakálním článku se nachází pár křídelních pochev.

Abdomen je složen z deseti článků a má válcovitý tvar, může být i zploštělý (LELLÁK 1982). Články jsou opatřeny tracheálními žábry. Desátý článek nese dva dlouhé štěty, které jsou doplněny paštětem uprostřed. Ten může být u některých druhů zkrácený (*Baetis alpinus*) nebo může chybět (SEDLÁK 2003) např. u rodu *Epeorus*. Tyto štěty napomáhají jepicím lépe plavat. U dobře plavajících jepic (*Cloeon*) jsou štěty lépe vyvinuty a také po stranách hustě obrveny. Naproti tomu u jiných forem např. *Ephemera* která je hrabavá, bývají štěty svinuty. Zcela zatažené štěty jsou známy u druhu *Prosopistoma foliaceum* (LELLÁK 1982).

Dýchání jepic se děje pomocí tracheálních záber (LANDA 1969), které jsou umístěny na 1. - 7. zadečkovém článku, ale i díky tracheálním žábřám v podobě svazečků na čelistech u rodu *Oligoneuriella* a nebo na kyčlích prvního páru nohou u rodu *Isonychia*. Tracheální systém je uzavřený a larvy jsou apneustické. Žábry mohou mít rozmanité tvary. Vlákňité a delší lupínky má např. rod *Paraleptophlebia*, některé žábry mohou být tvořena z celokrajně nebo na okrajích zpeřených plátků. Další možnost jsou vidličnatě dělené lupínky opatřeny keříčkovitými výrůstky u rodu *Ephemera*. Redukce počtu záber je možná, vyskytuje se např. u rodu *Ephemerella*.

Žábry jsou opatřena vlastními svaly (LELLÁK 1982). Při nedostatku kyslíku je jejich pohybem přiváděna voda a dochází k lepšímu okysličení (HYNES 1970). U plovoucích forem slouží k podpoře plavání a u čeledi Heptageniidae slouží jako pomocný přísavný orgán. U druhu *Prosopistoma foliaceum* jsou dokonce žábry ukryta v žaberní dutině. U bentických druhů jsou žaberní lupínky kryty před poškozením krytkami (LELLÁK 1982), které chrání žábry před nečistotami jako je tomu u čeledi Caenidae (HYNES 1970).

První larvální instary jepic dýchají povrchem celého těla, protože ještě nemají vyvinuty abdominální žábry. Tato schopnost je zachována také u dospělců. Larvy některých druhů např. *Cloeon* nebo *Heptagenia* jsou schopny přežít i několik měsíců po umělém odstranění žáber, ale jen v zimním období při nízkých teplotách. Podmíněnost chladem je dána tím že ve studené vodě se lépe a více rozpouští plyny, včetně kyslíku. Najády ale svůj vývoj na jaře nedokončí. Najády bez žáber spotřebují asi dvakrát více kyslíku než ty s žábrami a vyprodukují dvakrát tolik oxidu uhličitého. Zajímavostí ale je, že jedinci bez žáber jeví známky pozitivní fototaxe a larvy takto postižené se vydávají do vyšších vrstev vody, kde je relativně více prokysličená voda. Částečná regenerace žáber byla pozorována u rodu *Cloeon*.

Na některých larvách jepic, jako např. na *Heptagenia lateralis*, mohou žít paraziticky larvy pakomárů. Takto znevýhodněné larvy neumírají, nýbrž zastavují svůj vývoj (LELLÁK 1982).

Rozdělení larev na základě adaptací na prostředí (LELLÁK 1982):

Larvy obývající stojaté vody včetně slepých ramen řek:

Plovací larvy, mají vyvinutou zvláštní ploutvičku, která jim zlepšuje plovací schopnost. Typickým zástupcem je např. rod *Cloeon*.

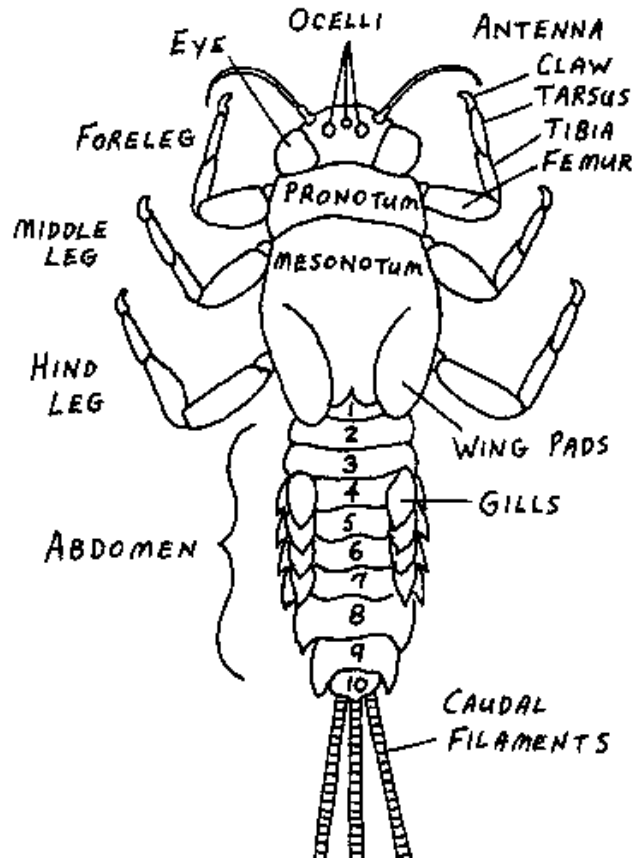
Lezoucí najády jsou většinou zploštělé a většinu času tráví v jemném sedimentu (bentálu). Reprezentantem tohoto typu jsou některé larvy z rodu *Caenis* a *Ephemerella*.

Hrabavé jepice jsou uzpůsobeny k pobytu v písčitém či bahnitěm bentálu silnými předními nohama a kusadly přizpůsobenými k hrabání. Typický představitel této skupiny je rod *Ephemera*.

Larvy tekoucích vod:

Volně lezoucí mají podobný vzhled jako plovoucí (obr. č. 2), z našich zástupců sem patří někteří z rodu *Baetis*. Mají výborné plovací schopnosti (HYNES 1970).

Přisedlý typ larev je výrazně zploštělý, což umožňuje zástupcům této skupiny lepší přilnavost k substrátu a snadnější pohyb v silném proudu. Tuto adaptaci využívají např. zástupci rodů *Epeorus* a *Heptagenia*.



Obrázek č. 2: Morfologie jepičí larvy (převzato z fishermonk.com a upraveno Toncr 2013)

1.2.3 Morfologie subimaga a imaga

Larvální život může trvat u jednotlivých druhů šest měsíců až dva roky. Jednou ze zvláštností je přechodné stádium subimaga, které je známo pouze u jepic (LELLÁK 1982). Po prasknutí larvální pokožky posledního instaru najády z něj vylézá zpravidla na hladině. Tento proces přechodu z vodního do terestrického prostředí se nazývá emergence. Většinou do několika minut až hodin se subimago svléká (SEDLÁK 2003). Tento proces se děje většinou na pevném podkladě, vzácně však i za letu. Po svléknutí se z něj stává dospělec (LELLÁK 1982).

K vrcholu emergence subimago/imago dochází v prvním týdnu v červenci (CORKUM et al. 1997). Subimago poznáme podle zkrácených štětů a končetin. Jejich pohlavní ústrojí není úplně vyvinuto. Křídla subimago jsou na rozdíl od průhledných křídel dospělců variabilní (LELLÁK 1982). Mohou být matná, hnědá, šedá, nebo

zelenavá a někdy se na nich mohou také vyskytovat skvrny. Štěty bývají menší a hustě obrvené (LANDA 1969).

Imaga jsou velmi malá, drobná a dorůstají rozměrů 3 – 40 mm. Mají dva páry křídel, které skládají kolmo na abdomen. Druhý pár křídel je u některých druhů zkrácen, nebo chybí úplně (LELLÁK 1982). Pouze jediná jepice naší fauny rodu *Caenis*, která ale není ve zkoumané skupině, skládá křídla horizontálně na tělo (SEDLÁK 2003).

Hlava je velice malá (LANDA 1969), prognátní se zakrnělým kousacím ústním ústrojím (LELLÁK 1982). Na ní je krátký pár bičíkovitých tykadel, 3 jednoduchá očka a pár složených očí (LANDA 1969). Na hrudi 3 páry nohou (SEDLÁK 2003), které jsou různě utvářeny. První pár je delší než zbylé 2 a obsahuje smyslové orgány, především s hmatovou funkcí. U některých druhů slouží k uchopení samice při kopulaci. Desátý článek nese 2 dlouhé štěty (cerci) prostřední paštět u dospělců chybí. Samci mají obvykle delší štěty než samice (LANDA 1969). Penis i pohlavní otvory jsou párové (LELLÁK 1982). Na konci zadečku mají samci klíšťkovité plodivé nožky a uprostřed vyčnívá penis (LANDA 1969).

Dospělci jepic mají jednoduché, tenkostěnné střevo, jehož vakovitě rozšířená střední část je naplněna vzduchem. Kvůli nefunkčnosti trávicího traktu a zakrnělosti ústního ústrojí nepřijímají imaga potravu, a proto žijí jen krátkou dobu. Po kopulaci a naklazení vajíček hynou. Tracheální systém ústí navenek 8 abdominálními a 2 thorakálními páry stigmat (LELLÁK 1982).

U vodního hmyzu, který v dospělosti nepřijímá potravu, je častý pohlavní dimorfismus. Rozdíl ve velikosti těla u samce a samice je značný (BRITAIN 1982). Samice má až dvakrát větší hmotnost než samec. Ti jsou tak malí, protože jejich hlavní funkce je tvorba spermií a páření. Jejich velikost těla souvisí s tím, že tvorba spermií není tak energeticky náročná jako tvorba vajíček (CORKUM et al. 1997).

2 Životní cykly jepic

Jepice jsou hmyzem s proměnou nedokonalou (Hemimetabola). Z oplozeného vajíčka se tedy líhne larva, která podstupuje několik svlékání, kde se na rozdíl od Holometabola poslední instar mění přímo v dospělé a neprochází tak stádiem kukly. Larvy Hemimetabol se většinou podobají dospělci, nemají však plně dotvořena křídla a pohlavní orgány. Larva jepice prochází za svůj život asi 12 instary (SEDLÁK 2003), u *Cleon dipterum* až 20 svleků a *Baetis posticus* dokonce 27 svlékání. Během tohoto postupného vývoje dochází k prodlužování křídelních pochev a rozvoji pohlavních orgánů (LELLÁK 1982).

Životní cyklus (obr. č. 3) je definován jako sekvence morfologických etap a fyziologických procesů, které spojují jednu generaci s další (LÓPEZ-RODRÍGUEZ et al. 2008). Životní cykly se u jepic značně liší mezi druhy (ELLIOTT & HUMPESCH 1980). V tropech se vyskytují u jepic především nesezónní multivotinní cykly. V chladných regionech a subarktických oblastech je jen pár multivotinních jepic, více semivoltinních, ale je zde tendence pro monovoltinní cyklus (CLIFFORD 1982).

Klasifikace životních cyklů (LANDA 1968):

Skupina A: druhy s jednou generací za rok (monovoltinní).

A1 – larvy vylíhlé na podzim rostou přes zimu, dospělci emergují na jaře nebo v létě.

A2 – Vajíčkajsou v diapauze do jara nebo léta, růst larev je rychlejší a kratší.

A3 – larvy hibernují přes zimu do jara bez růstu a vývoj znovu začnou na jaře a v létě.

Skupina B: Druh, který má dvě generace za rok (bivoltinní).

B1 – první generace vajíček se líhne na podzim, vývoj larev i během zimy a dospělci emergují na jaře. Druhá generace roste rychleji během léta.

B2 – vajíčka jsou v diapauze až do jara či léta, obě generace se vyvíjí rychle během léta.

B3 – u druhů typu B1 se místo jedné letní generace objev dvě generace.

Druh potom má tři generace.

Skupina C:

C1 – druhy které mají dvouletý vývojový cyklus.

C2 – mají tříletý cyklus.

Skupina D:

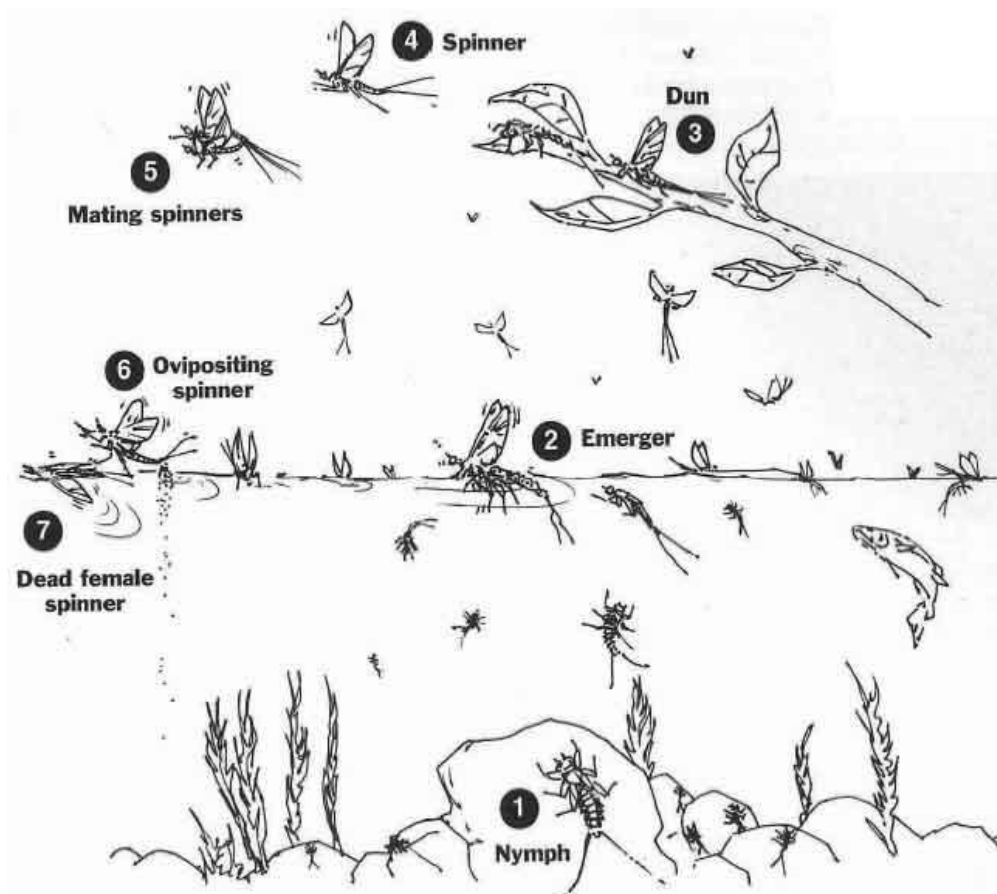
D1 – druhy mající tři generace za dva roky (multivoltinní).

D2 – mají dvě generace za tři roky.

Nejdůležitějšími faktory ovlivňujícími tyto cykly jsou teplota vody, kvalita potravních zdrojů, fotoperioda (ERBA et al. 2003), koncentrace kyslíku, vysychání a množství potravy (BANKS et al. 2007). To znamená, že když jsou podmínky různé, životní cyklus se může měnit a přizpůsobovat se konkrétním situacím. Tato plasticita není jen otázkou různých druhů, ale také různých populací druhu a dokonce i uvnitř populace (LÓPEZ-RODRÍGUEZ et al. 2008). Okolo 60 % jepic vykazuje monovoltinní životní cyklus. 30 % multivoltinní, 4 % semivoltinní a 3 % jsou variabilní, kdy se liší populace od populace ve voltismu. Monovoltinní jepice s letní generací se rozmnožují později v roce než monovoltinní se zimní generací. Typ životního cyklu se může měnit od tropů do arktické oblasti (CLIFFORD 1982).

Existuje riziko říjnových záplav, které může zdecimovat nově vylíhlé jedince. Proto se u některých jepic vyvinula inkubační strategie, která závisí i na vodním režimu a podkladu. (KNISPEL et al. 2006).

Hodnota čeledi Baetidae spočívá v tom, že představuje 25 % všech, do té doby zveřejněných, životních cyklů jepic. Druhy této čeledi vstupují především do multivoltinního životního cyklu, ale několik druhů má i monovoltinní se zimní generací (CLIFFORD 1982). U většiny druhů jepic hlavní růstová perioda probíhá kolem dvou měsíců před tím, než dojde k emergenci dospělce (LANDA 1968).



Obrázek č. 3: životní cyklus jepic (převzato z timsburyfishery.co.uk a upraveno Toncr 2013)

2.1 Rozmnožování

Imaga se zdržují u vod k večeru. Některé druhy létají výjimečně za jasného světla. Tvoří obrovské roje, kde provádí tzv. zásunbní lety. Samice si obvykle vybírají samce pro kopulaci podle manévrovací schopnosti v roji (McLACHLAN 1985). V roji se samci pohybují typickým rychlým klesáním a stoupáním. Samice potom nalétávají do těchto rojů a ještě ve vzduchu s nimi kopulují (LELLÁK 1982).

Kolem poloviny všech druhů jepic na severní polokouli se rozmnožuje v červnu a červenci (CLIFFORD 1982).

2.2 Kladení vajíček

Existuje několik možných způsobů kladení vajíček. LELLÁK (1982) ve svém díle zmiňuje několik strategií kladení, používaných u různých druhů jepic. Vše je doplněno

o poznámky ELLIOTTA a HUMPESCHE (1980). Jednotlivými technikami kladení se budu v této kapitole zabývat. Druhy Čeledi Baetidae používají nejčastěji 1. způsob.

1) Samice složí křídla podél trupu a putuje nejčastěji po kameni, anebo po jiných předmětech vyčnívajících z vody pod hladinu a zde naklade vajíčka na vhodné místo. Většinou na spodní stranu kamene (ELLIOTT & HUMPESCH 1980). Při tom je obalena vzduchovou bublinou zadrženu pomocí křídel (LELLÁK 1982). Do této skupiny patří *Baetis rhodani*. Klade tak, že se postaví proti proudu a houpe abdomen ze strany na stranu, až je řada vajíček v oblouku. Po naklazení může samice odletět, ale obvykle je smetena proudem (ELLIOTT & HUMPESCH 1980).

2) Jepice sedí na částečně ponořeném kameni, ponoří zadeček pod hladinu a klade vajíčka (LELLÁK 1982).

3) Samice letí k hladině a uvolní vajíčka najednou (ELLIOTT & HUMPESCH 1980). Při kontaktu vody a spodní strany zadečku samičky dochází k prasknutí abdomenu a vajíčka se vysypou do vody (LELLÁK 1982). Takový způsob kladení vajíček používá např. *Ephemerella ignita*. Po naklazení samička obvykle padá na vodní hladinu (ELLIOTT & HUMPESCH 1980).

4) Jako u předchozího typu letí samička proti proudu, ale opakovaně klesá k hladině, vždy ponoří abdomen a klade dávku vajíček. Je to u jepic nejčastější způsob kladení vajíček a využívají ho např. zástupci čeledi Ephemeridae, Leptophlebiidae a Heptageniidae (ELLIOTT & HUMPESCH 1980).

5) Po oplození vyhledává samice úkryt, kde přečká 10-14 dnů, než naklade vajíčkana vodní hladinu. Při kontaktu s vodou se líhnou larvy a plavou pryč (ELLIOTT & HUMPESCH 1980). Někteří autoři tvrdí, že se jedná o viviparii. Patří sem např. *Cloeon dipterum* (LELLÁK 1982).

6) U rodu *Polymitarcis* snáší samička vajíčka do velkých chuchvalců a opakovaně nalétává na hladinu. Při kontaktu snůšky s vodou dochází k uvolňování vajíček (LELLÁK 1982).

7) Zvláštní kladení pozorujeme u *Caenis robusta*. Neprobíhá zde vytlačování vajíček mimo tělo. Samice dosedne přímo na hladinu a namočením zadečku dochází k prasknutí jeho spodní strany abdomenu (LELLÁK 1982).

Výběr vhodné lokality pro naklazení vajíček dospělcem může ovlivnit početnost populace juvenilů v budoucnosti. Je pravděpodobné, že typ substrátu, hloubka vody a dešťové srážky se podílí na emergenčním úspěchu, který určuje hojnost a rozmanitost jepic (PROGAR & MOLDENKE 2009).

2.3 Emergence

Před ukončením vodní fáze životního cyklu podstupují jepice metamorfózu na dospělce a přecházejí z vodního prostředí do suchozemského. Tento přechod, a vznik dospělců, je předpokladem pro reprodukci a rozptyl jednotlivých druhů (DAVIES 1984). Obecně platí, že k emergenci dochází hlavně ve dne, v noci zcela vzácně. V pozorování u *B. rhodani* od ledna do října v roce 1964 byl počet jedinců podstupujících emergenci tohoto druhu 19 večer a 445 během dne (ELLIOTT 1967).

Emergence dospělců je omezena na velmi krátké časové období (HUGHES et al. 2000). Časová posloupnost emergujících jedinců poskytuje důležité informace o životních cyklech hmyzu a může být použita při monitorovacích programech o účinku náhlých změn životního prostředí (DAVIES 1984).

V pozorování CORCUMA et al. (1997) se zjistilo, že uspíšením emergence samic se zvyšuje jejich plodnost. Také velikost vylíhlých samic se v průběhu roku výrazně zmenšuje, ale samci zůstávají více či méně stejní. Vztah mezi životním cyklem a velikostí těla jedince není evidován (CLIFFORD 1982).

2.4 Životní cykly vybraných zástupců čeledi Baetidae

V rámci projektu Rithrodat – Lunz bylo v zoobentosu na sledované lokalitě zjištěno 6 celkem druhů jepic čeledi Baetidae (WAGNER & LEICHTFRIED 2003).

- *Baetis alpinus* (PICTET 1843),
- *Baetis rhodani* (PICTET 1843),
- *Baetis melanonyx* (PICTET 1843),
- *Alainites muticus* (LINNAEUS 1758),
- *Centroptilum luteolum* (MÜLLER 1776),
- *Baetis vernus* (CURTIS 1834).

V následujícím textu se zaměřím na životní cykly konkrétních, výše zmíněných, zástupců jepic.

2.4.1 *Baetis alpinus* (PICTET 1843)

Baetis alpinus (obr č. 4) je hojný a rozšířený alpský druh (HUMPESCH 1979). Životní cyklus *B. alpinus* je dobře znám a je jedním z plastičtějších u evropských jepic

(BREITENMOSER-WURSTEN & SARTORI 1995). Je do značné míry závislý na prostředí (HUMPESCH 1979), vyskytuje se napříč celou Evropou, až do 2600 m n. m. (KNISPEL et al. 2006).

Baetis alpinus může podstupovat různé cykly a to v závislosti na prostředí. Většinou je bivoltinní (dvě generace za rok). Ve vyšších oblastech mívá i monovoltinní cyklus (KUKULA 1997). Ve studii zabývající se životními cykly jepic na řece v severoitalských Alpách pozorovali první rok dokonce trivoltinní cyklus a rok potom bivoltinní. V závislosti na prostředí můžeme pozorovat u této jepice v životním cyklu velkou plasticitu (ERBA et al. 2003). Humpesch (1979) pozoroval v Rakouských Alpách, že bivoltinní životní cyklus má tento druh v 615 m a monovoltinní ve 1355 m. n. m.

V dalším pozorování na dvou Alpských potocích byly jepice také bivoltinní, ale lišily se skladbou potravy. V potoce Poqueira, kde se živily převážně rozsivkami jako škrabači a méně detritem jako sběrači. Ve Válor to bylo naopak, hlavní složkou potravy tam byl detrit a rozsivky byly v menšině (LÓPEZ-RODRÍGUEZ et al. 2008).

Baetis alpinus byl nejhojnější druh v potocích na okraji Bernských Alp, s čistě bivoltinním cyklem a přezimující generací, která emergovala na jaře a letní rychle rostoucí generací, která emerguje na začátku podzimu (BREITENMOSER-WURSTEN & SARTORI 1995).

Za příznivých okolností jsou schopny tyto jepice produkovat velké množství vajíček. Doba trvání stabilních podmínek na podzim má vliv na hustotu jedinců. Pokud je příznivá doba krátká, abundance se snižuje (SCHULTZ et al. 2001).

Podle pozorování v Rakouských Alpách bývá líhnutí většinou synchronní (HUMPESCH 1979), stejně jako ve Švýcarských Alpách. Tento druh má vysokou úspěšnost líhnutí a rychlý vývoj v teplejších podmínkách, což mu umožňuje líhnutí v příznivých podmínkách na podzim. V pozorování KNISPELA et al. (2006) se u samic tohoto druhu počet vajíček pohyboval od 630 do 1426 na jednu samici. Vajíčka z půle srpna se pak vylíhla asi v polovině září. Před tím než se drasticky snížila teplota. Tento druh je přítomen po celý rok v larválním stádiu až na čas se synchronní emergencí v červenci, která pokračuje až do srpna. (KNISPEL et al. 2006).

Emergence této jepice je závislá na stanovišti. Např. na polské řece Wołosatka začínají emergovat od května do první poloviny října. Larvy, které emergují na jaře jsou větší než ty co emergují až v srpnu, září a říjnu. V toku se po polovině června nachází dvě velikostní kategorie *B. alpinus* a to larvy malé, vylíhnuté z vajíček nakladených

na jaře a vzácné, velké larvy které jsou z podzimu a na jaře neemergovaly. Na potoku Teremowiec jepice emergovaly od půli května do srpna (KUKULA 1997).

Výhodou vývoje vajíček *B. alpinus* je jejich synchronizace a vysoká úspěšnost líhnutí. Vývoj je rychlejší v teplejších stanovištích. U *Baetis alpinus* nebyly pozorovány žádné zvláštní změny cyklu v nízkých teplotách, ale naopak schopnost rychlého vývoje v období příznivých teplot (KNISPEL et al. 2006).

V Krkonoších je tato jepice spolu s *B. rhodani* nejhojnějším druhem. Má zde 2 generace za rok. V toku se její larvy (viz obrázek č. 4) nacházejí celoročně, ale v zimě málo. Ve výšce nad 900 m je emergence druhé generace posunuta až do října (VÁVRA 1988).

V Alpách na potoce Poqueira začali dospělci první generace *B. alpinus* emergovat v únoru, kdežto na toku Válor již v lednu. Tito dospělci nakladou vajíčka druhé generace. Ty rostou až do května kdy na obou tocích emergují (LÓPEZ-RODRÍGUEZ et al. 2008).

Páření bylo ve Švýcarských Alpách pozorováno v červenci a srpnu. Samci se objevili pozdě v noci a samice emergovaly asi hodinu po nich. Samice poté prolétávaly skrz samčí roje a pářily se s nimi. Potom se vydali proti proudu naklást vajíčka, ze kterých se vylíhnou larvy, které přežívají a rostou za ustálených zimních podmínek (KNISPEL et al. 2006).

Tato vysoká plasticita v životním cyklu, která se nadále zvyšuje, může být jedním z preadaptačních mechanismů na jiné prostředí a umožní rozšíření do palearktických regionů (LÓPEZ-RODRÍGUEZ et al. 2008). Rozdíly v cyklu mohou být mezi jižní a severní částí alp. Jižní je více plastická a tak někdy poskytuje více generací (ERBA et al. 2003). Podle LANDY (1968) má tato jepice za rok jednu, někdy dvě generace a životní cyklus typu B1, někdy A1.



Obrázek č. 4: *Baetis alpinus* – larva (převzato z euroflyangler.com a upraveno Toncr 2013)

2.4.2 *Baetis rhodani* (PICTET 1843)

Oplodněné samičky druhu *Baetis rhodani* přilétají na částečně ponořený kámen a sestupují po něm pod vodu, kde pod něj nakladou vajíčka (REBORA et al. 2005). Proto se při vysokém průtoku výrazně snižuje počet míst k rozmnožování a kladení vajíček. Dochází tak ke snižování početnosti dceřiné generace (HUGHES et al 2000).

B. rhodani je druh, který se vyskytuje v celé západní palearktické oblasti (GATTOLLIAT & SARTORI 2008). *B. rhodani* byla nalezena jen na místech, kde sklon koryta byl nižší než 10°. Tento faktor má na výskyt tohoto druhu větší vliv, než nadmořská výška. Jinak se tato jepice se vyskytuje čteněji v lokalitách s nižší nadmořskou výškou (BREITENMOSER-WURSTEN & SARTORI 1995).

Podle LANDY (1968) může být pozorován u *Baetis rhodani* v České republice typ D1, ale jinak je B1. Její životní cyklus je obecně popisován jako bivoltinní s pomalu rostoucí přezimující generací a rychle rostoucí letní generací (THORUP 1963, ELLIOTT 1967). Růst bývá zastaven v zimě. Toto uvedl i CLIFFORD (1982) a dodává, že někdy zde může být i druhá letní generace.

Na potoce Pioverna v Italských Alpách se uvádí polyvoltinní životní cyklus se třemi generacemi. Jarní generace trvala od ledna do května až července. Další generace byla v létě, od července do září a pravděpodobně vznikla z vajíček nakladených jarní generací. Zimní generace emergovala v lednu (ERBA et al. 2003).

V Krkonoších se tato jepice vyskytuje ve 391 – 890 m. n. m. Má 2 generace za rok s emergencí kolem října (VÁVRA 1988).

V pozorování ELLIOTTA (1967) na potoce Dartmoor měla *Baetis rhodani* bivoltní cyklus s pomalu rostoucí, přezimující generací a s rychle rostoucí letní generací. Imága letních generací (obr. č. 5) byla obvykle menší (6 – 8 mm), než imága zimní generace (8 – 9,5 mm).

Larvy *B. rhodani* se vyznačují velkými změnami vzrůstu v závislosti na průměrné teplotě.

Zdá se, že ve vyšších oblastech nepodstupují vajíčka *B. rhodani* diapauzu, ale v nížinách místy ano. Její obrovská výhoda oproti ostatním druhům jepic je, že dokáže dokončit svůj životní cyklus při široké škále teplot (ERBA et al. 2003).



Obrázek č. 5: *Baetis rhodani* – dospělý samec (převzato z Forum Natura Mediterano a upraveno Toncr 2013)

2.4.3 *Baetis melanonyx* (PICTET 1843)

Larvální stádia *B. alpinus* a *B. melanonyx* jsou si velice podobná a rozlišení mladých nymf je velmi složitou záležitostí (KUKULA 1997).

V alpském potoce Pioverna zkoumali různé druhy z čeledi Baetidae. Každý ukázal jinou životní strategii. *Baetis alpinus* a *B. rhodani* byly přítomny po celý rok se dvěma až třemi generacemi. *B. melanonyx* (obr. č. 6) se chovala jako typický druh

s emergencí na jaře až v létě, kdežto *Alainites muticus* emergovala v zimě až do jara (ERBA et al. 2003).

Na potoku Terebowiec *B. melanonyx* emergovala od poloviny července do poloviny srpna. První nymfy vylíhly již na začátku jara, ale připraveny emergovat byly pozorovány pouze v srpnu. V srpnu nakladená vajíčka pak přečkala zimu až do jara, kdy dochází opět k líhnutí. *Baetis melanonyx* mívá narozdíl od *B. alpinus* cykly skoro vždy cyklus monovoltinní (KUKULA 1997).

Na alpském potoce Pioverna tato jepice emergovala již v květnu. Další rok se ale emergence části jedinců posunula až do července. Vznikla tak další generace a jepice se stala bivoltinní s jarní a letní generací, která se vyvinula rychle s růstem teploty. Tento druh má obecně monovoltinní cyklus (ERBA et al. 2003).

U tohoto druhu se životní cyklus v potocích na okraji Bernských Alp lišil od cyklu *B. alpinus*. Projevil se zde monovoltinní cyklus s letní generací a její vajíčka vstupují na 7 – 8 měsíců do diapauzy (BREITENMOSER-WURSTEN & SARTORI 1995).



Obrázek č. 6: *Baetis melanonyx* – dospělý samec (převzato z euroflyangler.com a upraveno Toncr 2013)

2.4.4 *Alainites muticus* (LINNAEUS 1758)

Jepice *Alainites muticus* v oblasti Sierra Nevada v jižním Španělsku měla monovoltinní životní cyklus na potoce Poqueira, ale v potoce Válor byl cyklus stejného druhu bivoltinní. V obou potocích se choval druh *A. muticus* převážně jako sběrač, ale v potoce Poqueira i jako škrabač. Živil se tam epifytickými rozsivkami. V potoce Poquiera můžeme rozlišit pouze jednu generaci, která se líhne ke konci léta až do začátku podzimu (září – říjen). Roste přes zimu a jaro a emergovat začíná kolem května. Larvy (obr. č. 7) se v toku vyskytují i v dalších měsících, ale v menší míře. Tento rozdíl představuje asi mezipopulační rozdíl v době líhnutí nebo růstu larev. V potoce Válor jsou dvě generace, první se začíná líhnout v září až do října. Larvy v zimě rostou a emergují kolem května. Z nakladených vajíček se vylíhnou rychle rostoucí larvy, které představují druhou generaci. Ta začíná emergovat od července a končí v září (LÓPEZ-RODRÍGUEZ et al. 2008).

V potoce Pioverna se vyskytuje bivoltinní populace s pomalým růstem zimní generace a rychle rostoucí letní generací. Hlavní zimní a jarní generace se začala vyvíjet v lednu a emergovala v květnu a červnu. Líhnutí první generace nastává brzy na podzim, ale nedochází k žádnému patrnému růstu až do března. Poté následuje rychlý růst a emergence již od dubnu do konce května. Několik jedinců výjimečně prodloužilo čas emergence až do června (ERBA et al. 2003).

V Krkonoších se vyskytuje v rozpětí 430 – 700 m. n. m., ale jen v potocích. Neobývá stanoviště s obsahem vápníku nižším než 10 mg / l (VÁVRA 1988).

Líhnutí první generace *A. muticus* na Ukrajině začíná v srpnu a trvá přes podzim. Ty přežívají zimu a na jaře emergují. Samice kladou od poloviny května vajíčka na spodní stranu kamenů. Druhá generace se objevuje v prvních červnových dnech. Ta se vyvíjí velmi rychle a emerguje od druhé poloviny července do konce srpna (MARTYNOV 2013).



Obrázek č. 7: *Alainites muticus* – larva (převzato z first-nature.com upraveno Toncr 2013)

2.4.5 *Centroptilum luteolum* (MÜLLER 1776)

Palearktický *C. luteolum* je nejrozšířenějším druhem tohoto rodu (CLIFFORD 1982). Podle LANDY (1968) má tato jepice dvě generace a životní cyklus odpovídá typu B1. Rod *Centroptilum* (obr. č. 8) je hlavně multivoltinní, ale existuje několik lokalit s bivoltinními, pomalu rostoucími zimními larvami, které emergují v červnu a rychle rostoucími letními larvami s emergencí v srpnu, či populace monovoltinními. Životní cyklus je ve velké míře ovlivněn podmínkami areálu (MARTYNOV 2013).

Nejčastějším příkladem je situace, kdy v červnu je většina populace zralá a žádný jedinec není menší než 4,5 mm. Zatímco v srpnu je více než polovina populace pod 5,5 mm (BRITTAIN 1974).

Tento zástupce vyhledává spíše pomalu tekoucí vody nížin až pahorkatin (VÁVRA 1988).



Obrázek č. 8: *Centropetillum luteolum* – samec (převzato z INSECTES7 a upraveno Toncr 2013)

2.4.6 *Baetis vernus* (CURTIS 1834)

Populace palearktických jepic *B. vernus* (obr. č. 9) mají především bivoltinní cyklus s přezimující larvální generací (LANDA 1968, CLIFFORD 1982). Podle WAGNERA et al. (2000) je to ovšem typický monovoltinní druh, jehož vajíčka vstupují na německém potoce Breitenbach do diapauzy, která trvá až do zimy. Voltismus *B. vernus* se může měnit a to zejména v závislosti na teplotě vody (MARTYNOV 2013). Podle LANDY (1968) je tento druh podle životního cyklu B1 a někdy B4.

Vajíčka se líhnou pozdě k podzimu, ale larvy stačí do zimy vyrůst. Dospělci pak vylétávají brzo na jaře a zahajují kladení vajíček. Dávají tak vzniknout druhé generaci. Ta se vylíhne za 2 – 3 týdny a larvy se vyvíjí rychleji 2 – 3 letní měsíce. Dospělci na podzim nakladou vajíčka a cyklus se opět opakuje (LANDA 1968).

V ČR je to velmi rozšířený druh. V Krkonoších se vyskytuje od 490 do 950 m. n. m., ale imága až ve výšce 1370 m. n. m. Důvodem je protiproudová migrace jedinců kladoucích vajíčka, kterou kompenzují drift. Velmi dobře snáší kyselé prostředí. Vytváří zde jen jednu letní generaci s výletem v září až říjnu (VÁVRA 1988).



Obrázek č. 9: *Baetis vernus* – dospělý samec (převzato z euroflyangler.com a upraveno Toncr 2013)

3 Ekologické faktory životního prostředí jepic

Sladkovodní ekosystémy jsou prostředím pro život všech larev jepic (LANDA 1969). Ty preferují sice čisté vody bohaté na kyslík, ale s výjimkou silně znečištěných prostředí se nachází téměř ve všech typech stojatých i tekoucích vod (LELLÁK 1982). Ale i takové organismy citlivé na znečištění, jako je *B. alpinus* byly nalezeny na místě, kde se vypouští odpadní vody do řeky. Nicméně jejich počet byl značně zredukovaný (KOWNACKI 1980).

Jeden z matoucích faktorů je skutečnost, že mnoho jepic nesnáší znečištění, takže tok, který je negativně ovlivněn lidskou činností, by měl mít nižší podíl jepic, a to i v případě, že voda celoročně proudí. Není tomu tak vždy, a proto přítomnost jepic není rozhodující ukazatel čistoty vod, ačkoli přítomnost některých druhů to může indikovat (NADEAU 2012).

V menších tocích bývá vlivem kyselých dešťů snížené pH. Larvy jepic jsou náchylné především na jeho změny. *Ephemerella funeralis* snáší jeho kolísání, ale trvalé snížení pH, může snížit tempo růstu jejich larev. Dále je možné, že snížení pH může mít také vliv na osmoregulační funkci jepic, i když experimentální důkaz chybí. Při změně pH potřebuje jepice více energie na údržbu vnitřní iontové rovnováhy a doprovodné metabolické pochody dodávají energii pro aktivní transport iontů (FIANCE 1978).

3.1 Teplota

Oteplování prostředí je pravděpodobně nejznámějším projevem globálních změn klimatu (WOODWARD et al. 2010). Na zemi je povrchová teplota s očekávaným růstem o 3 – 5 °C za sto let, v arktických oblastech až o 7,5 °C (THOMAS et al. 2004). Klimatické změny za posledních 30 let udělaly posun v hojnosti a distribuci druhů. Rostoucí teplota je pouze jednou složkou změny klimatu. Změny ve složení atmosféry znamenají změnu fyzikálních vlastností medií a povětrnostních podmínek, budou se tedy měnit fyzikální vlastnosti, které působí na ekosystémy (WOODWARD et al. 2010).

Alpské potoky jsou pokryty sněhem 6 – 9 měsíců ročně. Při srovnání potoků se sněhovou pokrývkou a bez ní bylo zjištěno, že tam kde byl potok otevřený (bez sněhové pokrývky), bylo mnohem více potravy a příznivější podmínky pro vývoj jepic. Ten byl taky rychlejší než v zavřených potocích. Pro přežití živočichů v tak extrémním prostředí

jako jsou ledovcové toky musí být organismus přizpůsoben. Proto se u živočichů ve vysokohorských potocích vyvinuly fyziologické a behaviorální adaptace (SCHULTZ et al. 2001).

Přizpůsobení bentických bezobratlých na teplotu vody jsou různá. Třeba pošvatky jsou většinou chladnomilné, ale jepice žijí i v tropech a obecně vykazují pozitivní korelaci s teplotou. Většina jepic mírného pásma jsou druhy přizpůsobené vývoji v teple (HAIDEKKER & HERING 2008). Letní druhy přežívají zimu především v neaktivním stádiu jako je diapauza, kdežto zimní druhy, jako je *B. alpinus*, podstupují život v chladu, někdy i ve tmě, což jim zpomaluje růst a vývoj (SCHULTZ et al. 2001). Tyto chladnomilné druhy, jako je *B. alpinus*, mívají diapauzu v létě a vykazují negativní korelaci s teplotou. Jepice s touto negativní korelací mají tendenci emergovat dříve na začátku roku (Ward & Stanford 1982).

Bylo prokázáno, že teplota je jedním ze základních faktorů ovlivňující životní cykly, vývoj vajíček a růst larev (HUMPESCH 1979). V důsledku klimatických změn, očekávaných v příštích desetiletích, dojde ke změně teploty vod, což může mít významný vliv na bentická společenstva (WARD & STANFORD 1982).

I když změny teplot související se změnou klimatu jsou relativně malé, mohou mít zásadní důsledky pro některé vodní organismy (SCHINDLER 1997). Neschopnost přežít zejména v otepleném prostředí může být i reakce na extrémní chvilkovou teplotu. Např. neobvykle teplé dny by v létě mohly organismu způsobit smrt přehřátím, nebo mírnější podmínky během zimy by mohly narušit diapauzu (McKEE & ATKINSON 2000).

Vlivy teploty na organismy mohou být přímé, což jsou např. oteplování, které způsobí zvýšení tělesné teploty. Ta pak ovlivňuje množství individuálních fyziologických projevů včetně metabolismu, růstu a dokonce i substituce nukleotidů. Druhou možností je působení vlivů nepřímých. Ty mohou zapříčinit eliminaci zdrojů pitné vody a tím ovlivnit ekologické sítě (WOODWARD et al. 2010). Zvýšená teplota může podporovat rozšíření eurytermních druhů, čímž následně dojde ke snižování diverzity. Zvýšení teplot může mít také fatální vliv na stenotermní vodní hmyz. Dále mohou být ohroženy druhy, jejichž životní cyklus závisí na teplotě (WARD & STANFORD 1982).

Zvýšení teploty má také vliv na růst jepic, protože dochází k rychlejšímu trávení a tím nastává i větší pocit hladu (ALLAN 1995). Vyšší teplota výrazně ovlivňuje bioenergetiku, vývoj a podporuje růst některých jepic (FENOGLIO et al. 2005).

Při oteplování toku v průběhu roku dochází u larev jepic ke zmenšování jedinců, proto dříve vylíhnou dospělí jedinci, i když mladší bývají větší než ti, co se vylíhli později. Souvisí to nejspíš s tím, že teplá voda váže méně kyslíku a tak je život pro jepici těžší (HYNES 1970).

Teplota také může ovlivnit inkubaci vajíček (období, úspěch, délku líhnutí) a také začátek a konec diapauzy. Změny v teplotních režimech a délkách dne narušují emergenci a vedou až ke snížení populačního úspěchu (WARD & STANFORD 1982).

U jepic je teplota prostředí do jisté míry limitujícím faktorem. V chladnějších vodách se vyskytují převážně monovoltinní jedinci (dochází pouze k jedné emergenci za rok), zatímco v teplejším prostředí jsou bivoltinní druhy (druh emerguje dvakrát za rok), nebo multivoltinní (dvakrát a vícekrát za rok) (HYNES 1970). Multivoltinní druhy mají obecně krátký životní cyklus, ale jsou to účinní kolonizátoři (BANKS et al. 2007).

3.2 Aktivní drift

V období před líhnutím nymfy migrují proti proudu nebo driftní s proudem, a proto se na sledovaném místě snižují populace a ubývají larvy těsně před líhnutím (LAUZON & HARPER 1988). ELIOT (1967) je přesvědčen, že drift se nejčastěji uskutečňuje při maximálním růstu. Může to být výsledek boje o prostor, protože každý druh má různé požadavky a zvyky příznačné pro každou fázi jeho cyklu (LAUZON & HARPER 1988). Bylo zjištěno, že jepice menší než 1 mm byly v odchytových vzorcích přítomny v téměř rovnoměrném poměru, tudíž jejich drift byl všude stejný. Kdežto jepice větší než 1 mm se vyskytovaly nahodile. (WAGNER 1995).

Za hlavní parametr stanoviště odpovědných za drift, je považována teplota. Nemusí se ale jednat o klíčový faktor (LAUZON & HARPER 1986). Většina jepic se přemísťuje v noci. Je dokázáno, že umělé noční osvětlení nebo i měsíc snižují drift, ale zastínění ho zvyšuje (HYNES 1970). Několik druhů jepic má pozitivní fototaxi, nicméně většina má silně negativní (nevystavují se tedy světlu). Záporná fototaxe je pro emergenci nevýhodná, a proto trvá pouze do doby, kdy musí zralá larva opustit vodní prostředí a vylétnout (ELLIOTT 1967).

Posílení driftu je časté za velkého stavu vody (HYNES 1970). Při nízké hladině vody byl nejvyšší drift u *Baetis sp.* u břehu, ale při vysoké hladině byl vyšší v korytě. Co se týče vertikálního pohybu, což je migrace nahoru a dolů, byl pozorován spíše u

dna, pro výskyt četných úkrytů ,jako jsou kameny, než ve volném vodním sloupci, kde hrozí predace. Horizontální drift je častější v blízkosti břehů, než ve středu koryta. Vliv hladiny vody může být překrytý sezónními rozdíly a životními cykly (WAGNER 1995).

Většina velkých zralých nymf se nechá unášet proudem více než malé nebo mladé a to zejména před emergencí (LAUZON & HARPER 1986). U *B. rhodani* došlo ke zvýšení driftu v červenci a srpnu a později v říjnu až listopadu. (ELLIOTT 1967).

Drift se rychle mění a to zvláště v noci (WAGNER 1995). Zvyšování driftu také vyvolá větší koncentrace jedinců na stanovišti. Je to dáno nejspíše velkou vnitrodruhovou a mezidruhovou kompeticí. Prostor je tak malý, že neuživí všechny jedince a proto je donutí migrovat (ELLIOTT 1967).

Snížení hustoty bezobratlých po záplavách nemusí představovat pouze úmrtnost, ale také jejich přesun. Aktivní drift je jednou z forem chování jež umožňuje šíření či vyhledávání úkrytových možností včetně hyporeálu (HOLLMAN & MISERENDINO 2006). Ztráta a kolísání vody mají také velký vliv na intenzitu a směr pohybu vodních bezobratlých (FISHER 1999).

3.3 Potrava

Vodní hmyz je důležitou součástí energetického toku ve vodních ekosystémech. Představuje důležitý spojovací článek mezi primárními producenty, jako jsou řasy a vyššími trofickými úrovněmi (BENKE et al. 1984). Mnoho proudobytných druhů hmyzu se živí řasovými nárosty na kamenech.

Podzimní listový opad tvoří velkou zásobu snadno získatelné potravy pro fytofágní živočichy (BANKS et al. 2007). Larvy jepic se dokážou žít dokonce i živočišnými a rostlinnými zbytky (LANDA 1969).

Drtiči a sběrači jsou dominantními potravními skupiny horních toků. Společenstva makrobezoobentosu mohou reagovat na změny v potravní nabídce, způsobené člověkem různými způsoby, včetně změn hustoty a změn převažujících potravních skupin.

3.4 Predace

Larvy i dospělci jepic jsou požírány hlavně rybami (LANDA 1969). Bylo dokázáno, že chemické podněty z pstruha způsobily změny v životním cyklu jepic. Chemické

podněty z jedné nebo dvou ryb mohou mít vliv jako výskyt deseti až dvaceti ryb. Jepice *Baetis sp.* v pstruhových vodách zrychlily svůj životní cyklus a tím snížily dobu vystavení se predaci. Samice snížily svůj vzrůst a tím také svou potenciální plodnost. Tento úbytek dceřiné generace a snížená velikost samic má za následek úbytek celkového množství biomasy jepic. Byl tedy prokázán vliv přítomnosti pstruha na životní cyklus jepic. Jeho působení funguje jako prostředek přírodního výběru (PECKARSKY et al. 2002).

Při vystavení populace *Cloeon dipterum* přímé predaci ryb bylo zjištěno, že i když je zde nehostinné prostředí, jepice stále kladou vajíčka do stejného rybníku. Jejich naděje na přežití je přitom malá. Jeden z důvodů takového chování může být sexuální selekce. Jen jedinci, kteří přežijí v nehostinném prostředí, jsou potenciálně vhodnými adepty k rozmnožování (McKEE & ATKINSON 2000).

Dospělci hmyzu se v terestrickém prostředí stávají kořistí suchozemských živočichů a jsou tak důležitým energetickým zdrojem (NAKANO & MURAKAMI 2001).

Při nedostatku vody a případném vysychání můžou být ve výhodě bezobratlí, kteří dýchají atmosférický kyslík, jako jsou Coleoptera a Hemiptera. Jejich následná predační aktivita může upravovat složení zbylého společenstva. Hustota predátorů má tendenci růst ve vysychajících vodách. To i proto, že se tvoří oddělené tůňe. Dospělci brouků jsou dobrými letci a mohou tak využívat tyto potravní zdroje (NADEAU 2012).

3.5 Toxické látky

Kolísání vody je doprovázeno změnami pH, rozpustnosti kyslíku, vodivosti a koncentrace iontů, toxinů nebo znečišťujících látek. Tyto změny ovlivní taxonomické složení a biotické interakce (NADEAU 2012).

Pokud jsou znečišťující látky uvolňovány do vodního prostředí, jedná se o přímé (toxické) účinky, které se liší podle intenzity a doby vystavení vlivu toxické látky. Jsou studovány pro prediktivní kritéria, abychom odhadli rizika a stanovili přípustné úrovně kontaminace podle druhu reakce na znečištění (LONG et al. 1995).

Toxické látky ve vodních ekosystémech mohou mít také různé nepřímé ekologické účinky, které mohou být stejně nebo více významné než přímé (FLEEGER et al. 2003).

Ve vodním prostředí mají tyto chemikálie kumulativní, aditivní, ale taky antagonistické či synergické účinky. Proto přítomnost velkého spektra toxinů může mít větší, nebo menší dopad na ekosystém než součet jejich působení. Např. živiny a toxiny reagují antagonisticky. Synergicky působí zase UV záření, teplota a toxiny. Reakce na oteplování záleží do jisté míry na odolnosti a na genetické rozmanitosti populace (CRAIN et al. 2008).

Toxické látky jsou schopny vyvolat chování nebo obrané reakce, které mohou změnit výsledek biologických interakcí nebo posilovat účinek kontaminantu. Predátor a kořist jsou vystaveni účinku látky spolu a tudíž můžou nastat 3 různé varianty. 1.) dojde ke snížení predace, 2.) je zvýšení náchylnosti k predaci (např. narušením chování kořisti, tak že bude přicházet do častějšího kontaktu s predátorem) a 3.) je snížena citlivost k predaci, která má za následek menší kontakt s predátorem (FLEEGER 2003).

Experimenty s toxickými látkami se provádějí většinou v laboratoři, kde ale nevidíme nepřímé účinky, které mohou nastat v přírodě. Toto však neznamená, že laboratorní testy nemají žádnou hodnotu (ROHR. & CRUMRINE 2005).

4 Lokalita

Zkoumaný potok Oberer Seebach (47°51'N, 15°04'E) se nachází nedaleko obce Lunz am See v Dolním Rakousku.

Potok Oberer Seebach (obr. č. 10, 11 a 12) je studená šterkokovitá bystřina (MÜLLNER 1999) téměř nepoznamenaná lidskou činností. Nachází se jihozápadně přibližně 100 km vzdušnou čarou od Vídně (WAGNER & LEICHTFRIED 2003) a spadá do pohoří východních Alp. Ve výšce 1582 m. n. m. se zde tyčí masiv Hetzkogel Plateau. A průměrné roční srážky se pohybují kolem 2200 mm za rok (WHITEMAN et al. 2004).

Tok má vápencové podloží (MÜLLNER 1999), které ovlivňuje samotný chemismus této již zásadité vody (WAGNER & LEICHTFRIED 2003). Disponuje také rozmanitými druhy řas, díky velkému množství různých sladkovodních stanovišť (MÜLLNER 1999)

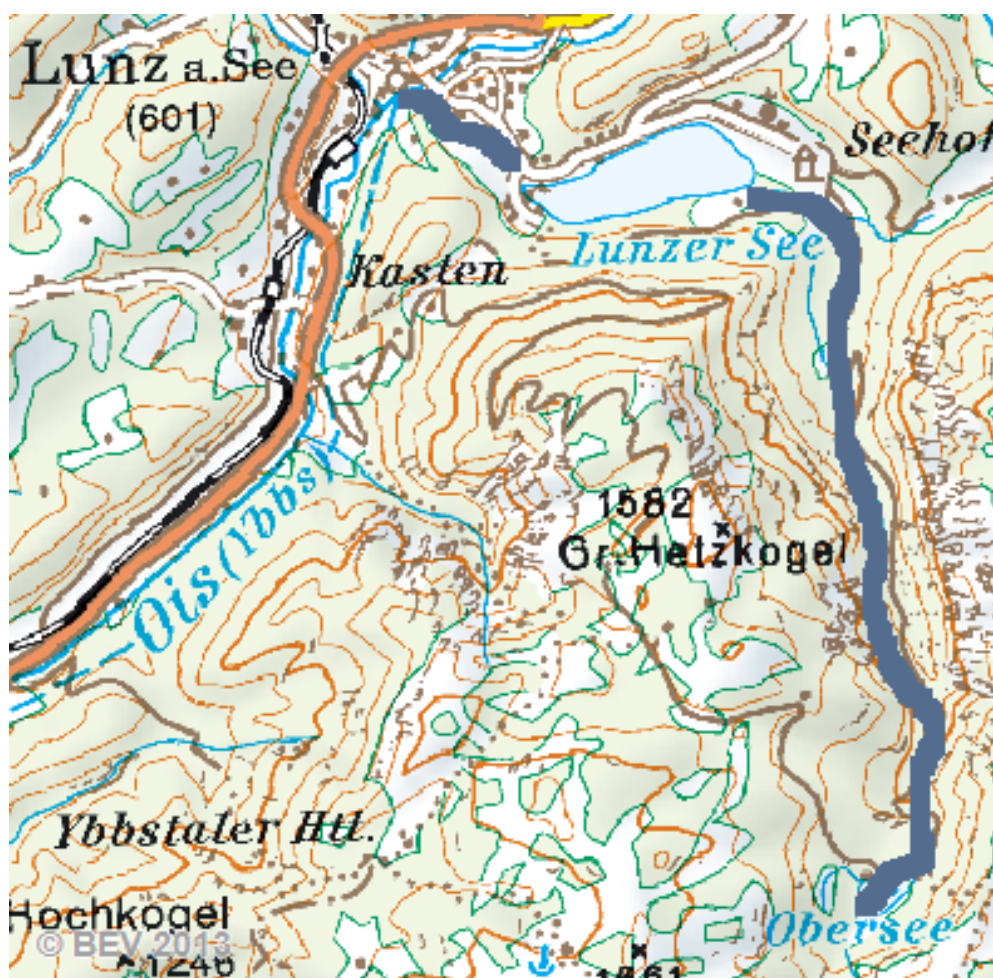
Roční průměrná teplota povrchové vody je 6,25 °C, a hodnota jejího pH se pohybuje okolo 8 (BRETSCHKO 1981).

Potok spojuje jezera Lunzer Mittersee a Lunzer Untersee (KLEMENS 1991). Oberer Seebach odvádí vodu z plochy 20 km². Množství vody v potoce výrazně a v krátkých intervalech kolísá, což je typické pro horský potok (FISHER 1999).

V letech 1979 - 1995 zde byl identifikován na 100 m² testované plochy extrémně vysoký počet bezobratlých v rámci projektu Ritrodar což tvořilo 569 druhů bezobratlých a 6 druhů ryb. Vegetace je zde tvořena především smrkem ztepilým (*Picea abies*), jasanem ztepilým (*Fraxinus excelsior L.*) a další, jako *Fagus silvatica*, *Salix caprea* (SCHMID-ARAYA & SCHMID 1995).



Obrázek č. 10: Orientační mapa (převzato z mapy.cz. a upraveno Toncr 2013).



Obrázek č. 11: Mapa lokality s vyznačeným tokem (převzato z austrianmap.at. a upraveno Toncr 2013).



Obrázek č. 12: Fotografie potoka Oberer Seebach.

5 Materiál a metodika

Tato bakalářská práce navazuje na dlouholetý výzkumný projekt Ritrodat – Lunz a je tak jeho součástí. Jedná se o výzkumný program Biologické stanice Limnologického institutu Rakouské akademie věd v Lunzu, který byl zahájen v roce 1976 profesorem Gernotem Bretschkem. Cílem projektu bylo popsat funkční a strukturální vztahy v říčním systému. Výstupem z této analýzy jsou desítky publikací, ale také data a nezpracovaný materiál, který slouží jako východisko pro řadu dalších studií (WAGNER & LEICHTFRIED 2003).

V rámci tohoto projektu byl v letech 1978 – 2005 na cca 100 - metrovém úseku potoka Oberer Seebach prováděn komplexní odběr vzorků vody, bentosu a sedimentů. Nedílnou součástí byl také podrobný monitoring počasí a hydrologických parametrů (WAGNER & LEICHTFRIED 2003).

Nashromážděné vzorky z emergenčních pastí byly v rakouském Limnologickém institutu uchovány a jen výjimečně dílčím způsobem zpracovány. Po dohodě Dr. V. Uvíry s Dr. Marií Leichtfrieda byly vzorky v roce 2012 převezeny na Katedru zoologie PřF v Olomouci.

5.1 Emergenční pasti

Jako první sestrojil a použil past k odchytu emergujícího hmyzu Needham. Svou práci o této nové metodě publikoval v roce 1908. Poté se emergenční pasti staly široce používanou technikou pro studium vodního hmyzu (DAVIES 1984).

Emergenční pasti se vyznačují neustále narůstajícím množstvím vzorku (FREITAG 2005). Při sběru biologického materiálu se pro odchyt živočichů používají také zemní pasti, vodní sítě nebo emergenční pasti. I když každá z těchto metod nám dá velký počet vzorků, zachytí často vysoký podíl suchozemského hmyzu a podají malou informaci o absolutním počtu emergujících jedinců (DAVIES 1984).

Pasti musí chránit jednotlivé vzorky před větrem, vlnami, extrémními teplotami a znehodnocením zachycených živočichů po smrti. Vzorky by taky měly být zabezpečeny před predací ryb, bezobratlých a ptáků. Pasti by měly jít snadno postavit, obsluhovat, instalovat, přestěhovat, mít robustní konstrukci, být levné a relativně bez údržby (DAVIES 1984). Použití pastí umožňuje selektivní výběr stanoviště (FREITAG 2005).

Problémem je, že spektrum hmyzu na stanovišti je rozmanité a žádný model pasti není vhodný pro zachycení všech druhů obývajících dané stanoviště (DAVIES 1984). Vliv na úlovek může mít i zvýšení vodní hladiny (WARINGER 1984)

Plovoucí emergenční pasti mají schopnost zachytit více hmyzu, ale jsou poněkud náchylné k poškození. Tvary pastí jsou rozdílné, například krychlovité nebo tvar připomínající pyramidu (DAVIES 1984). Konstrukce bývají nejčastěji ze dřeva (Flanagan & Cobb 1994) nebo kovu (DAVIES 1984). Povrch pasti se převážně vytváří z celulóidu, plexiskla (Flanagan & Cobb 1994), nebo polyetylenové folie (DAVIES 1984). Past může být opatřena i tyčí na upevnění ve dně toku. Past (obr. č. 13.) musí nutně obsahovat nádobu, částečně naplněnou tekutinou, na uchování vzorků (Flanagan & Cobb 1994). Výkon pasti může být ovlivněn její velikostí. Velké pasti jsou nejvhodnější pro sběr vzácných druhů, zatímco malé zachytí jen malou variabilitu (DAVIES 1984).



Obrázek č. 13: Emergenční past (převzato z aquatax.ca a upraveno Toncr 2013)

5.1.1 Obsluha pastí

Na lokalitě Lunz v dolním Rakousku byly instalovány emergenční pasti v různém počtu, v některých obdobích až 30, ale stabilně na tom stejném místě se vyskytovalo pouze 12 z nich. Vše probíhalo od roku 1981 do roku 2005. Poté se jejich počet zredukoval na pouhé 3 (WAGNER & LEICHTFRIED 2003).

Blízkost biologické stanice umožňovala pravidelné sledování a údržbu výletových pastí pyramidového tvaru (STUMMER 1982).

Při každém odběru se sběrná nádoba 25 x 90 mm z pasti vydělala a organismy z ní se zafixovaly v 70 % ethanolu. Standardní plocha podstavy byla 1000 cm² (WARINGER 1984).

5.2 Práce se vzorky v laboratoři

Prvotním úkolem bylo přepsání protokolů v papírové formě do elektronické podoby. Následně došlo k doplnění vysychajících vzorků (Obr. č. 14) pomocí 70 % ethanolu. Každý vzorek má specifické a lehce vyhledatelné označení, např. 8B4 – 1989 – 11 – 05. Označení vypovídá o lokalizaci a datu odběru.



Obrázek č. 14: Vzorky hmyzu z emergenčních pastí určené ke třídění (Převzato z MIKULKA 2013)

6 Cíle pro magisterskou práci

Hlavním cílem navazující diplomové práce bude vyhodnotit případné změny v emergenci jepic čeledi Baetidae mezi léty 1981 – 2005.

V navazující práci dále budu pracovat na rozšíření poznatků o životních cyklech zástupců příslušné čeledi a podrobněji se budu zabývat také jednotlivými druhy čeledi Baetidae.

V laboratoři bude provedena determinace jepic až na úroveň druhu. Správnost námi určených druhů bude konzultována s odborníkem (z Entomologického ústavu v Českých Budějovicích) prof. RNDr. Tomášem Soldánem, DrSc. Uskuteční se také exkurze na studovanou lokalitu, za účelem vytvoření potřebné fotodokumentace a konzultace s Dr. Marií Leichtfried.

Závěr

Předložená bakalářská práce si kladla jako hlavní cíl zpracovat literární rešerši s ohledem na čeled' Baetidae, se zaměřením na druhy, které se vyskytují v alpských tocích. Při zpracování literárního přehledu jsem se zaměřil na morfologii jepic a životní cykly.

Po shrnutí dat z dostupných literárních zdrojů jsem došel k závěru, že voltismus a tím daný počet generací částečně koreluje s teplotou na stanovišti. V nejteplejších oblastech (tropy) jsou jedinci s více generacemi za rok (polyvoltinní), ale směrem do chladných vod se voltismus snižuje přes bivoltinní až na monovoltinní druhy. Tato vlastnost je dána tím, že vyšší teplota urychluje vývoj jedinců a tím životních cyklů a vzniká tedy místo pro další generace.

Délka embryonálního vývoje a doba líhnutí vajíček od nakladení se snižuje s narůstající teplotou s optimem kolem 22 °C. Nepříznivé podmínky vajíčko přečkává vstupem do diapauzy. Letní druhy mívají většinou diapauzu v zimě a zimní v létě. Mnoho jepic do diapauzy vůbec nevstupuje.

Vylíhlé larvy jepic mohou mít i přes 25 instarů. Po dozrání larvy vzniká subimago, což je ojedinělé stádium přítomno pouze u jepic. Subimago se znovu svléká za vzniku pohlavně dospělého jedince. Samci tvoří zasnubní roje a samice do nich nalétávají a kopulují s nimi.

Oploštěná samice potom klade vajíčka do vody, pod kameny, nebo na ponořenou vegetaci. Existuje mnoho strategií lišících se u jedinců jiných druhů, rodů, nebo čeledí. U čeledi Baetidae je časté, že samice sestupuje pod vodu, po kameni tyčícím z vody a klade pod něj vajíčka.

Klimatické změny vyvolávají posun hodnot různých faktorů. Jedním z nejdůležitějších je teplota.

Četnost emergujících jedinců může být do jisté míry ovlivněno i migrací a driftem. Další faktory ovlivňující cykly jsou toxické látky jako pesticidy, insekticidy a dokonce i predace. Látky ze pstruhů ovlivňují vzrůst samice a tím i její plodnost.

Srovnáním životních cyklů stejného druhu na různých místech, docházím k závěru, že alpské druhy čeledi Baetidae jsou velice plastické ve svých životních cyklech. Ty závisí na teplotním režimu vod. Většinou se potvrzuje pozitivní korelace

voltismu s teplotou, která nám ukazuje, že s přibývajícím teplotou toku roste počet generací za rok. Toto pravidlo neplatí vždy, má svoje hranice a netýká se všech druhů.

Rešerše shrnuje současné poznatky o životních cyklech Alpských jepic čeledi Baetidae a zabývá se enviromentálními vlivy, které na ně působí. Byly zde také shrnuty metody odchytu a popis studované lokality. Tato práce a informace v ní budou sloužit jako podklad pro navazující diplomovou práci.

Seznam literatury

ALLAN, J. D. (1995): Stream Ecology: Structure and Function of Running Waters. Dordrecht. Neth. Kluwer. 388 pp.

BANKS, J. L., JUDITH, L. & HERLIHY, A. T. (2007): Influence of clearcut logging, flow duration, and season on emergent aquatic insects in headwater streams of the Central Oregon Coast Range. *J. N. Am. Benthol. Soc.* 26 (4): 620 – 632 pp.

BARBER-JAMES, H. M., GATTOLIAT, J., SARTORI, M. & HUBBARD, M. D. (2008): Global diversity of mayflies (Ephemeroptera, Insecta) in freshwater. *Hydrobiologia.* 595: 339 – 350 pp.

BENKE, A. C., HURYN, A.D., SMOCK, L. A., & WALLACE, J. B. (1999): Length–mass relationships for freshwater macroinvertebrates in North America with particular reference to the southeastern United States. *J. N. Am. Benthol. Soc.* 18: 308 – 343 pp.

BREITENMOSER-WURSTEN, C. & SARTORI, M. (1995): Distribution, diversity, life cycle and growth of a mayfly community in a prealpine stream system (Insecta, Ephemeroptera). *Hydrobiologia.* 308. 85 - 101 pp.

BRETSCHKO G. (1981): Temperatur und Chemie des Bach- und Bettsedimentwassers. *Jber.Biol.Stat. Lunz* 4:24 – 34 pp.

BRITTAIN, J. E. (1974): Studies on the lentic Ephemeroptera and Plecoptera of southern Norway. *Norsk. Entomol. Tidsskr.* 21: 135 – 154 pp.

BRITTAIN, J. E. (1982): Biology of mayflies. *Ann. Rev. Entomol.* 27: 119 – 147 pp.

BUFFAGNI, A. & GOMBA T. (1996): Larval development and ecology of *Baetis liebenauae* Keffermüller (Ephemeroptera: Baetidae) in a north Italian lowland spring. *Annls. Limnol.* 32(4): 221 – 228 pp.

- CLIFFORD, H. F. (1982): Life cycles of mayflies (Ephemeroptera), with special reference to voltinism. *Quaest. Entomol.* 18: 15 – 90 pp.
- COLEMAN, M. J. & HYNES, H. B. N. (1970): The life histories of some Plecoptera and Ephemeroptera in a southern Ontario stream. *Canadian Journal of Zoology.* 48: 1333 – 1339 pp.
- CORKUM, L. D. J. CIBOROWSKI, J. H. & POULIN, R. G. (1997): Effects of emergence date and maternal size on egg development and sizes of eggs and first-instar nymphs of a semelparous aquatic insect. *Oecologia.* 111: 69 – 75 pp.
- CRAIN, C. M., KROEKER, K. & HALPERN, B. S. (2008): Interactive and cumulative effects of multiple human stressors in marine systems. *Ecology Letters.* 11: 1304 – 15 pp.
- DAVIES, I. J. (1984): Sampling aquatic insect emergence. *A Manual on Methods for the Assessment of Secondary Productivity in Fresh Water* (Eds J. A. Downing & F. H. Rigler), pp. 161 - 227. Blackwell Scientific Publications. Oxford.
- DUDGEON D., ARTHINGTON A. H., GESSNER M. O., KAWABATA Z., KNOWLER D., LE´VE`QUE C., NAIMAN R. J., PRIEURRICHARD A. H., SOTO D. & STIASSNY, M. L. J. (2006): Freshwater biodiversity: importance, threats, status, and conservation challenges. *Biological Reviews* 81(2):163 – 182 pp.
- ELLIOTT, J. M. (1967): The life histories and drifting of Plecoptera and Ephemeroptera in a Dartmoor stream. *J. Anim. Ecol.* 36: 343 – 362 pp.
- ELLIOTT, J. M. (1967): The life histories and drifting of the Plecoptera and Ephemeroptera in a Dartmoor stream. *Animal Ecology.* 36: 343 – 362 pp.
- ELLIOTT, J. M. & HUMPESCH, U. (1980): Eggs of Ephemeroptera. *Annual of the Freshwater Biological Association.* 48: 41 – 52 pp.

ELLIOTT, J. M. (1972): Effect of Temperature on the Time of Hatching in *Baetis rhodani* (Ephemeroptera: Baetidae). *Oecologia*. 9: 47 – 51 pp.

ERBA, S., MELISSANO, L. & BUFFAGNI, A. (2003): Life cycles of Baetidae (Insecta: Ephemeroptera) in a North Italian Prealpine stream. In: E. Gaino (ed.). Research update on ephemeroptera and plecoptera. Perugia, Italy: University of Perugia Press, pp. 177 – 186 pp.

FENOGLIO, S., BO, T., BETTEGAZZORE, M. & MORISI, A. (2005) Growth of *Oligoneuriella rhenana* (Imhoff, 1852) (Ephemeroptera: Oligoneuriidae) in two rivers with contrasting temperatures in NW Italy. *Zoological Studies*. 44(2): 271 – 274 pp.

FIALKOWSKI, W., KLONOWSKA-OLEJNIK, M., SMITH, B. D & RAINBOW, P. S. (2003): Mayfly larvae (*Baetis rhodani* and *B. vernus*) as biomonitors of trace metal pollution in streams of a catchment draining a zinc and lead mining area of Upper Silesia, Poland. *Environ Pollut* 121:253 – 67 pp.

FIANCE S. B. (1978): Effects of pH on the biology and distribution of *Ephemerella funeralis* (Ephemeroptera). *Oikos* 31: 332 – 339 pp.

FISHER, S. (1999): Verteilung und Wanderverhalten der Mühlkoppe (*Cottus gobio* L.) in einem astatischen Bachabschnitt. *Jber. Biol. Stil Lunz* 16: 75 – 81 pp.

FLANNAGAN, J. F. & COBB, D. G. (1994): Studies on some riverine insect emergence traps: effect of sampling frequency and trap design. *Can. Tech. Rep. Fish. Aquat. Sci.*, 0: 1 – 10 pp.

FLEEGER, J. W., CARMAN, K. R. & NISBET, R. M. (2003): Indirect effects of contaminants in aquatic ecosystems. *Science of the Total Environment*. 317:207 – 233 pp.

FREITAG, H. (2005): Aquatic insect emergence collections of rivers in the St. Paul National Park, Palawan, Philippines and methodological implications for ecological and biodiversity studies. *J Aquat Sci* 2: 66 – 78 pp.

GATTOLLIAT, J. L. & SARTORI, M. (2008): What is *Baetis rhodani* (Pictet, 1843) (Insecta, Ephemeroptera, Baetidae)? Designation of a neotype and redescription of the species from its original area. *Zootaxa*: 69 – 80 pp.

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

HOLLMANN, M. E. T. & MISERENDINO, M. L. (2006): Habitat preference and life history of the mayflies *Metamonius anceps* Eaton (Nesameletidae) and *Meridialaris chiloeensis* Demoulin (Leptophlebiidae) in a Patagonian mountain stream. *Annals of Limnology* 42: 233 – 240 pp.

HOVMÖLLER, R., PAPE, T. & KALLERSJO, M. (2002): The Palaeoptera problem: Basal pterygote phylogeny inferred from 18S and 28S rDNA sequences. *Cladistics*. 18 (3) 313 – 323 pp.

HUGHES, J. M., BUNN, S. E., CLEARY, C. & HURWOOD, D. A. (2000): A hierarchical analysis of the genetic structure of an aquatic insect *Bungona* (Baetidae: Ephemeroptera). *Heredity*. 85: 561 – 570 pp.

HUMPESCH, U. H. (1979): Life cycles and growth rates of *Baetis* spp. (Ephemeroptera: Baetidae) in the laboratory and in two stony streams in Austria. *Freshwater Biol.* 9. 467 ± 479 pp.

HUMPESCH, U. H. (1982): Effect of fluctuating temperature on the duration of embryonic development in two *Ecdyonurus* spp. and *Rhithrogena* cf. *hybrida* (Ephemeroptera) from Austrian streams. *Oecologia* 55:285 – 288 pp.

HUNT, B. P. (1951): Reproduction of the burrowing mayfly, *Hexagenia limbata* (Serville). in Michigan. *Fla. Entomol.* 34: 59 – 70 pp.

HYNES, H. B. N. (1970): The ecology of stream insects. *Annual Review of Entomology*. 15: 25 – 42 pp.

KLEMENS, W. E. (1991): Zur gerinnegeometrie und typisierung des Oberen Seebachs, Lunz/See (Niederostereich) (Abschnitt - Wehr Mittersee bis Absturz unterhalb Teststrecke Ritrodat). *Jber.Biol.Stn Lunz* 13: 37 – 48 pp.

KLUDGE, N. J. (1998): Phylogeny and higher classification of Ephemeroptera. *Zoosystematica rossica*, 7. 255 – 269 pp.

KNISPEL, S., SARTORI, M. & BRITTAIN, J. E. (2006): Egg development in the mayflies of a Swiss glacial floodplain. *Journal of the North American Benthological Society* 25/2:430 – 443 pp.

KOWNACKI, A. (1980): Taxocens of Ephemeroptera luted streams of Tatra Mountains. In: FLANNAGAN, J. F. & MARSHALL, K. E. (eds.) *Advances in Ephemeroptera Biology*. Plenum. New York. p. 405 – 418 pp.

KUKULA, K. (1997): The life cycles of three species of Ephemeroptera in two streams in Poland. *Hydrobiologia*. 353. 193 – 198 pp.

LANDA, V. (1968): Developmental cycles of central European Ephemeroptera and their interrelations. *Acta Entomol Bohemoslov.* 65:276 – 84 pp.

LANDA, V. (1969): *Jepice – Ephemeroptera*. Praha: Academia. 352 pp.

LAUZON, M. & HARPER, P. P. (1986): Life history and production of the stream-dwelling mayfly *Habrophlebia vibrant* Needham (Ephemeroptera; Leptophlebiidae). *Canadian Journal of Zoology*. 64: 2038 – 2045 pp.

LAUZON, M. & HARPER, P. P. (1988): Seasonal dynamics of a mayfly (Insecta: Ephemeroptera) community in a Laurentian stream. *Holarctic Ecology*. 11: 220 – 234 pp.

LELLÁK, J., KOŘÍNEK, V., FOTT, J., KOŘÍNKOVÁ, J. & PUNČOCHÁŘ, P. (1982): Biologie vodních živočichů. Praha: Univerzita Karlova v Praze. 220 pp.

LONG, E. R., MACDONALD, D., SMITH, S. L. & CALDER, F. D. (1995): Incidence of adverse biological effects within ranges of chemical concentrations in marine and estuarine sediments. *Journal of Environmental Management*. 19: 81 – 97 pp.

LÓPEZ-RODRÍGUEZ, M. J., TIerno DE FIGUEROA, JM AND ALBATERCEDOR, J. (2008): Life history and larval feeding of some species of Ephemeroptera and Plecoptera (Insecta) in the Sierra Nevada (Southern Iberian Peninsula). *Hydrobiologia* 610(1): 277 – 295 pp.

MARTYNOV, A. V. (2013): The life cycles of mayflies of the eastern Ukradne. Subfamily Baetinae (Ephemeroptera, Baetidae). *Vestnik zoologii*, 47(1): 39 – 48 pp.

MCKEE, D. & ATKINSON, D. (2000): The influence of climate change scenarios on populations of the mayfly *Cloeon dipterum*. *Hydrobiologia*. 441: 55 – 62 pp.

MCLACHLAN, A. (1985): The relationship between habitat predictability and wing length in midges (Chironomidae). *Oikos*. 44: 391 – 397 pp.

MIKULKA, O. (2013): Vliv environmentálních faktorů na životní cykly a emergenci dospělců pošvatek. Univerzita Palackého v Olomouci. 42 pp.

MÜLLNER, A. N. (1999): The algal species of a gravel stream "Oberer seebach", Lunz. *Jber. Biol Stn Lunz* 16: 41 – 49 pp.

NADEAU, T. (2012): Using aquatic macro invertebrates as indicators of streamflow duration. *The Xerces Society*. 1 – 17 pp.

NAKANO, S. & MURAKAMI, M. (2001): Reciprocal subsidies: dynamic interdependence between terrestrial and aquatic food webs. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 98: 166 – 170 pp.

NEUMANN, M. & DUDGEON, D. (2002): The impact of agricultural runoff on stream benthos in Hong Kong, China. *Water Research*. 36: 3103 – 3109 pp.

OGDEN, T. H., & WHITING, M. (2003): The problem with “the Paleoptera problem”: Sense and sensitivity. *Cladistics* 19:432 – 442 pp.

PECKARSKY, B. L., MCINTOSH, A. R., TAYLOR, B. W. & DAHL, J. (2002): Predator Chemicals Induce Changes in Mayfly Life History Traits: A Whole-Stream Manipulation. *Ekology*. 83:612 – 618 pp.

PROGAR, R. & MOLDENKE, A. R. (2009): Aquatic Insect Emergence from Headwater Streams Flowing Through Regeneration and Mature Forests in Western Oregon. *Journal of Freshwater Ecology*. 24(1): 53 – 66 pp.

REBORA, M., LUCENTINI, L., PALOMBA, A., PANARA, F. & GAINO, E. (2005): Genetic differentiation among populations of *Baetis rhodani* (Ephemeroptera, Baetidae) in three Italian streams. *Ital. J. Zool.* 72: 121 – 126 pp.

RELYEA, R. & HOVERMAN, J. (2006): Assessing the ecology in ecotoxicology: a review and synthesis in freshwater systems. *Ekology Letters*. 9: 1157 – 1171 pp.

ROHR, J. R. & CRUMRINE, P. W. (2005): Effects of an herbicide and an insecticide on pond community structure and processes. *Journal of Applied Ecology*. 15: 1135 – 1147 pp.

SEDLÁK, E. (2003): *Zoologie bezobratlých*. 2. vyd. Brno: Masarykova univerzita. 336 pp.

SCHINDLER, D. W. (1997): Widespread effects of climatic warming on freshwater ecosystems in North America. *Hydrological Processes*. 11: 1043 – 1067 pp.

SCHMID-ARAYA, M. & SCHMID, P. E. (1995): The invertebrate species of a gravel stream. *Jber. Biol. Stn Lunz*. 15: 11 – 21 pp.

SCHULZ, R. & DABROWSKI, J. M. (2001): Combined effects of predatory fish and sublethal pesticide contamination on the behavior and mortality of mayfly nymphs. *Environmental Toxicology and Chemistry*. 20: 2537 – 2543 pp.

SCHUTZ, C., WALLINGER, M., BURGER, R. & FUREDER, L. (2001): Effects of snow cover on the benthic fauna in a glacier - fed stream. *Freshwater Biology*. 46. 1691 ± 1704 pp.

SINITSCHENKOVA, N. D. (1991): New Mesozoic Mayflies (Ephemera) from Mongolia. *Paleontological Journal* 25(1): 116 – 125 pp.

SOLDÁN, T. (1997): Mayflies (Ephemeroptera): one of the earliest group known to man. In: LANDOLT, P., SARTORI, M. a kol. (1997): *Ephemeroptera & Plecoptera. Biology-Ecology-Systematics*. Eighth international conference on Ephemeroptera. 1995 Aug. p. 511 – 513 pp.

STUMMER, C. (1982): Emergenzuntersuchungen im "Ritrodat-Areal". *Jber. Biol. Stat. Lunz*. 5: 77 – 97 pp.

TALEB, A., BELAIDI, N. & GAGNEUR, J. (2004): Water quality before and after dam building on a heavily polluted river in semi-arid Algeria. *River Research and Applications*. 20: 1 – 14 pp.

THOMAS, C. D., CAMERON, A., GREEN, R. E., BAKKENES, M., BEAUMONT, L. J., COLLINGHAM, Y. C., ERASMUS, B. F. N., DE SIQUEIRA, M. F., GRAINGER, A., HANNAH, L., HUGHES, L., HUNTLEY, B., VAN JAARSVEL, A. S., MIDGLEY, G. F., MILES, L., ORTEGA-HUERTA, M. A., PETERSON, A. T., PHILLIPS, O. L., WILLIAMS, S. E (2004): Extinction risk from climate change. *Nature*. 427: 145 – 148 pp.

THORUP, J. (1963): Growth and life-cycle of invertebrates from Danish springs. *Hydrobiologia*. 22: 55 – 84 pp.

VÁVRA, V. (1988): Jepice (Ephemeroptera) Krkonoš. (Mayflies (Ephemeroptera) of the Krkonoše Mts.). Opera Corcontica 25: 56 – 75 pp.

WAGNER, F. H. (1995): Preliminary results on the spatial distribution of *Baetis* spp. (Baetidae, Ephemeroptera) and organic matter in the drift in the Oberer Seebach. Jber. Biol. Stn Lunz 15: 39 – 44 pp.

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

WAGNER, R., DAPPER, T. & SCHMIDT, H. H. (2000): The influence of environmental variables on the abundance of aquatic insects: a comparison of ordination and artificial neural network. Hydrobiologia 422/423: 143 – 152 pp.

WARD, J. V. AND STANFORD, J. A. (1982): Thermal responses in the evolutionary ecology of aquatic insects. Annual Review of Entomology 27:97 – 117 pp.

WARINGER, J. (1984): Vorläufige Ergebnisse einer Untersuchung zur TrichopterenEmergenz im "RITRODAT-AREAL" des Lunzer Seebaches (N. Ö.). JberBiol.Stat.Lunz 7: 83 – 106 pp.

WHITEMAN, C. D., HAIDEN, T., POSPÍČHAL, B., EISENBACH, S. & STEINACKER, R. (2004): Minimum temperatures, diurnal temperature ranges, and temperature inversions in limestone sinkholes of different sizes, and shape. J. Appl. Meteor. 43: 1224 – 1236 pp.

WOODWARD, G., BENSTEAD, J. P., BEVERIDGE, O. S., BLANCHARD, J., BREY, T., BROWN, L., CROSS, W. F., FRIBERG, N., INGS, T. C., JACOB, U., JENNINGS, S., LEDGER, M. E., MILNER, A. M., MONTOYA, J. M., O'GORMAN, E., OLESEN, J. M., PETCHEY, O. L., PICHLER, D. E., REUMAN, D. C., THOMPSON, M. S., VAN VEEN, F. JF. AND YVON-DUROCHER, G. (2010): Ecological Networks in a Changing Climate. Advances in Ecological Research. Academic Press. 71 – 138 pp.

Elektronické zdroje

Alainites muticus - Iron Blue [on-line]. [cit. 2013-06-19]. URL: <<http://www.first-nature.com/html>>.

Austrian Map online [on-line]. [cit. 2013-06-05].
URL:<<http://www.boldis.cz/citace/citace.html>>

Baetidae [on-line]. [cit. 2013-06-20]. URL: <<http://www.naturamediterraneo.com>>.

Baetis alpinus [on-line]. [cit. 2013-06-19]. URL:<<http://www.euroflyangler.com/html>>.

Baetis vernus [on-line]. [cit. 2013-06-20]. URL: <<http://www.euroflyangler.com/html>>.

Collecting Aquatic "Bugs" [on-line]. [cit. 2013-07-21]. URL:
<<http://www.aquatax.ca/images/Etrap01.jpg>>.

Mapy cz. [on-line]. [cit. 2013-06-05]. URL: <<http://www.mapy.cz/citace/citace.html>> .

Mayfly eggs [on-line]. [cit. 2013-07-12]. URL:
<http://bugguide.net/node/view/175849/bgimage/html>>.

Mayfly life cycle [on-line]. [cit. 2013-06-18]. URL:
<<http://www.timsburyfishery.co.uk/html>>.

Short Key To Mayfly Genera [on-line]. [cit. 2013-07-29]. URL: <<http://fishermonk.com/html>>.

Ordre des EPHEMEROPTERES ou PLECOPTERES : Ephémères ou "Mouches de mai" [on-line]. [cit. 2013-06-19]. URL:<<http://www.aramel.free.fr/INSECTES7.shtml>>.