

UNIVERZITA PALACKÉHO V OLMOUCI

FAKULTA PŘÍRODOVĚDECKÁ

Katedra ekologie a životního prostředí



ZHODNOCENÍ EMERGENCE
VYBRANÝCH DRUHŮ ČELEDI
LEUCTRIDAE (PLECOPTERA)

Diplomová práce

Autor: Bc. Jana Fehérová

Vedoucí: RNDr. Vladimír Uvíra, Dr.

Olomouc 2015

PALACKY UNIVERSITY IN OLOMOUC

FACULTY OF SCIENCE

Department of Ecology and Environmental Sciences



AN EVALUATION OF EMERGENCE
SPECIES FAMILY LEUCTRIDAE
(PLECOPTERA)

Master thesis

Author: Bc. Jana Fehérová

Supervisor: RNDr. Vladimír Uvíra, Dr.

Olomouc 2015

Prohlášení

Prohlašuji, že předložená práce je mým původním autorským dílem, které jsem vypracovala samostatně pod vedením RNDr. Vladimíra Uvíry, Dr.. Veškerou literaturu a další zdroje, z nichž jsem při zpracování práce čerpala, řádně cituji a jsou uvedeny v seznamu použité literatury.

V Olomouci dne 28. 12. 2015

.....

podpis

Poděkování

Děkuji vedoucímu práce, RNDr. Vladimíru Uvírovi, za cenné rady a připomínky v průběhu zpracování mé diplomové práce. Dále Prof. Leopoldu Fürederovi za přínosné rady ke zpracování dat a Dr. Marii Leichtfried za dlouholetou a oddanou práci na projektu Ritrodat. V neposlední řadě velké díky patří i Mgr. Bronislavě Janíčkové, MBA za její ochotu, vstřícnost a výborné schopnosti organizace celého "Emergence teamu". A nakonec bych chtěla poděkovat svému dobrému příteli, Mgr. Petru Pyszkovi, za ochotu a trpělivost při zpracování biostatistické části diplomové práce.

V Olomouci dne 28. 12. 2015

ABSTRAKT

Pošvatky (Plecoptera) jsou spolu s jepicemi (Ephemeroptera) a chrostíky (Trichoptera) indikátory kvality bentických společenstev. V literárním přehledu je shrnuta základní biologie řádu se zaměřením na biologii a ekologii čeledi Leuctridae, která patří mezi nejvýznamnější taxony řádu, s důrazem na druhy, uvedené ve studii.

Z emergenčních pastí byly v letech 1981 až 2005 odebírány vzorky emergujícího hmyzu na potoce Oberer Seebach (Lunz am See, Rakousko) v rámci projektu Ritrodat. Pro práci byly vybrány dvě pasti reprezentující trvale zaplavené a periodicky vysychající části habitatu. Pro statistickou analýzu byly využity metody rarefakce, kanonické korespondeční analýzy (CCA), generalizovaných aditivních modelů (GAM) a geeglm modelů.

Společenstvo čeledi Leuctridae v trvale zaplavené pasti vykazovalo při mnohem vyšším počtu jedinců ($n = 5998$) nižší druhovou bohatost (17 druhů), ve srovnání s periodicky zaplavovanou pastí, kde bylo zaznamenáno 1 299 jedinců z 18 druhů. Na složení taxocenózy čeledi Leuctridae měla největší vliv sezonalita (49,5 % celkové vysvětlené variability), sněhová pokrývka (17,6 %), teplota potoka (14,1 %) a konkrétní past (11,2 %). Naopak hloubka se podílela jen 2,3 % na vysvětlené variabilitě. Všech šest vybraných druhů (*Leuctra albida*, *L. aurita*, *L. cingulata*, *L. hippopus*, *L. major* a *L. mortoni*) s nejvyšší abundancí vykazovalo unimodální model emergence. Ten byl posunut do letního období, vyjma jarního druhu *Leuctra hippopus*.

Zástupci čeledi Leuctridae emergují nejčastěji při teplotě vody 8 °C a hloubce vody 10 cm. Zatímco emergence druhů čeledi Leuctridae byla významně vyšší v trvale zaplavené pasti, zástupci čeledi Nemouridae preferovali naopak periodicky vysychající past. U druhů *Leuctra albida*, *Leuctra hippopus* a *Leuctra major* byl zjištěn vychýlený poměr pohlaví ve prospěch samic. Zjištěné výsledky přinášejí mnoho nových poznatků k ekologii čeledi Leuctridae.

Klíčová slova: abiotické faktory; emergence; Leuctridae; pošvatky; potok; projekt Ritrodat; životní cyklus

Abstract

Plecoptera (stoneflies), together with the mayflies (Ephemeroptera) and caddisflies (Trichoptera), are indicators of quality of benthic communities. The literature review summarizes the basic biology of the order with a focus on the biology and ecology of the family Leuctridae, which belongs to the most important taxa of order, with emphasis on the species mentioned in the study.

The emerging insects from the Oberer Seebach stream (Lunz am See, Austria) were sampled using emergence traps between years 1981 and 2005 within the project Ritrodat. Two traps representing permanently flooded and periodically dried part of the habitat were selected for the comparison. Rarefaction, canonical correspondence analysis (CCA), generalized additive models (GAM) and geeglm models were used for statistical analysis.

Community of family Leuctridae from permanently flooded trap showed much higher abundance (5998 individuals) but lower species richness (17 species) compared with periodically dried trap, where 1299 individuals from 18 species were recorded. Seasonality (49.5 % of the explained variability), snow cover (17.6 %), stream temperature (14.1 %) and particular trap (11.2 %) were the variables with the greatest influence on the Leuctridae taxocenosis composition. On the contrary, the depth contributed to the explained variability only 2.3 %. All six selected species (*Leuctra albida*, *L. aurita*, *L. cingulata*, *L. hippopus*, *L. major* and *L. mortoni*) with the highest abundances exhibited an unimodal pattern of emergence. Emergences were shifted to the summer season with exception of spring species *Leuctra hippopus*.

Family Leuctridae representatives emerge most often at the stream temperature of 8 °C and the water depth 10 cm. Whereas the emergence of species from family Leuctridae was significantly higher in permanently flooded trap, representatives from family Nemouridae preferred periodically dried trap. Biased sex ratio in favour of females was found for the species *Leuctra albida*, *L. hippopus* and *L. major*. The results provide lot of new insights into the ecology of the family Leuctridae.

Key words: abiotic factors; emergence; Leuctridae; stoneflies; stream; project Ritrodat; life cycle

OBSAH

SEZNAM OBRÁZKŮ	x
SEZNAM GRAFŮ	xi
ÚVOD	1
1 PROBLEMATIKA	2
1.1 Základní charakteristika řádu Plecoptera	2
1.1.1 Potravní strategie larev	2
1.2 Životní cyklus	2
1.2.1 Generační doba.....	4
1.2.2 Dormance	4
1.3 Emergence.....	6
1.3.1 Faktory ovlivňující emergenci.....	6
1.4 Vychýlení poměru pohlaví	9
1.5 Biologie a ekologie čeledi Leuctridae	10
1.6 přehled zájmových druhů	11
1.7 Projekt Ritrodat	12
2 CÍLE PRÁCE	13
3 POPIS LOKALITY	14
4 METODIKA.....	15
4.1 Terénní odběry vzorků	15
4.1.1 Emergenční past	16
4.1.2 Odběr a zpracování vzorků.....	17
4.2 Laboratorní zpracování vzorků a determinace	18
4.2.1 Determinace do řádu a čeledí	18
4.2.2 Determinace na nejnižší taxonomickou úroveň.....	19
4.3 Statistické metody: zpracování dat.....	20
4.3.1 Funkce na přepočet sběrů	20
5 VÝSLEDKY	24
5.1 Obecná charakteristika společenstva.....	24
5.2 Kanonická korespondenční analýza (CCA)	25

5.3 Křivky odpovědi druhů	28
5.5 Rozdíly v emergenci mezi pastmi	33
5.6 Poměr pohlaví	34
6 DISKUZE	35
6.1 Obecná charakteristika společenstva.....	35
6.2 Kanonická korespondenční analýza (CCA)	35
6.3 Křivky odpovědi druhů	36
6.5 Rozdíly v emergenci mezi pastmi	37
6.6 Poměr pohlaví	38
7 ZÁVĚR	39
8 LITERATURA.....	40
9 PŘÍLOHY.....	48
1 Funkce na přepočítání abundance	48
2 Funkce na přepočítání klimatických faktorů měřených každý den	48
3 Funkce na přepočítání hloubky a dalších faktorů měřených nepravidelně.....	48
4 Graf Interakce mezi poměrem pohlaví a pastí.....	49

SEZNAM OBRÁZKŮ

Obr. 1: Životní cyklus pošvatek.	4
Obr. 2: Biologická stanice v Lunz am See	13
Obr. 3 Lokalizace potoka Oberer Seebach v Rakousku.	14
Obr. 4: Sledovaný úsek potoka Oberer Seebach	16
Obr. 5: Emergenční past.....	17
Obr. 6: Umístění pasti 12A4 a 8B4 ve sledované části potoka Oberer Seebach.....	18
Obr. 7: Srovnání délek tarzálních článků.	19
Obr. 8: Křídelní žilnatina určovaných čeledí.	19
Obr. 9: Kresby kopulačních orgánů druhů čeledí Leuctridae.	20

SEZNAM GRAFŮ

Graf 1: Závislost délky intervalu mezi sběry na fázi sezóny.	21
Graf 2: Rarefakce srovnávající druhovou diverzitu v pastech 12A4 a 8B4.	24
Graf 3: Species-rank graf s fitovanými modely dělení nik.	25
Graf 4: Vliv průkazných vysvětlujících proměnných na složení taxocenózy Leuctridae 26	26
Graf 5: Vliv neklimatických faktorů na složení taxocenózy Leuctridae.....	27
Graf 6: Složení emergencí společenstva v závislosti na klimatických vlivech prostředí.....	28
Graf 7: Vliv sezonality na emergenci vybraných druhů pošvatek	29
Graf 8: Vliv teploty toku na emergenci vybraných druhů pošvatek	29
Graf 9: Odpověď druhů na změny hloubky vody	30
Graf 10: Odpověď druhů na množství jejich emergencí v průběhu 30 let výzkumu.	30
Graf 11: Vývoj fluktuací teplot v toku v průběhu let 1981 až 2001	31
Graf 12: Vzor emergence pošvatek ve vztahu k teplotě toku a hloubce.	31
Graf 13: Sumy emergenčních teplot s vyznačením první emergence v sezóně pro šest vybraných druhů Leuctridae.....	32
Graf 14: Vzájemné interakce mezi emergencí, sezonalitou a typem pasti.....	33
Graf 15: Rozdíl v emergenci čeledi Leuctridae a Nemouridae v průběhu sezony.....	34
Graf 16: Rozdíl v emergenci čeledi Leuctridae mezi pastmi 12A4 a 8B4 v kontextu průběhu sezóny.....	34
Graf 17: Poměr pohlaví v interakci s typem pasti u vybraných zástupců čeledi Leuctridae ...	49

ÚVOD

Vodní bezobratlí živočichové jsou nejen důležitým základem potravního řetězce, ale také se aktivně účastní samočisticích procesů vod. Některé druhy přitom vyžadují pro svůj život specifické podmínky, které limitují jejich výskyt (např. množství potravy, obsah rozpuštěného kyslíku, pH, teplota vody, rychlost proudění). Mohou nám tedy sloužit jako optimální ukazatelé (tzv. bioindikátory) změn životního prostředí a kvality vody.

Kvalita bentických společenstev bývá hodnocena pomocí EPT indexu (Ephemeroptera, Plecoptera, Trichoptera). Procentuální zastoupení daných řádů významně reprezentuje stav studovaných společenstev. Jednotlivé druhy se vyznačují poměrně úzkou ekologickou valencí, tzn., že jsou citlivé na krátkodobé i dlouhodobé změny v kvalitě vody. Svou přítomností/nepřítomností, nebo odchylkami v životním cyklu, dokáží upozornit na změny prostředí.

Emergence je klíčovou, energeticky náročnou, fází v životním cyklu vodního hmyzu, při níž dochází k přeměně larvy v dospělce resp. k přeměně kukly v dospělce u holometabolního hmyzu). Během emergence larvy pošvatek opouštějí vodní prostředí a metamorfují v dospělého jedince. Jedná se o kritickou fázi v životním cyklu, při které larvy vylézají po skalách či vegetaci z vody a stávají se díky neschopnosti letu snadnou kořistí pro predátory. Na souši pak dochází ke svlékání a přechodu v dospělé imago, kdy na podkladu zůstává tzv. exuvium neboli larvální kožka.

Předmětem této studie je zhodnocení emergence u vybraných druhů čeledi Leuctridae (Plecoptera), zejména druhů *Leuctra albida*, *Leuctra major*, *Leuctra cingulata*, *Leuctra mortoni*, *Leuctra aurita* a *Leuctra hippopus*.

1 PROBLEMATIKA

1.1 ZÁKLADNÍ CHARAKTERISTIKA ŘÁDU PLECOPTERA

Pošvatky charakterizuje dlouhé období larválního vývoje a krátké životní období imága. Dospělci žijí v řádu několika dní až čtyř týdnů (Hynes 1976; Brittain 1990; Silveri 2008), v laboratorních podmínkách pak 35 – 60 dní (u čeledí Nemouridae a Leuctridae) (Khoo 1964). Během této doby dochází pouze k páření a nakladení vajíček, tzv. ovipozici (Dobrin & Giberson 2003).

1.1.1. Potravní strategie larev

Většina druhů pošvatek je v nymfálním stádiu herbivorní a jsou označováni za drtiče (shredders), preferující velké částice organické hmoty, jakými jsou listy či větvičky. Menší instary některých zástupců čeledí Perlodidae a Chloroperlidae jsou sběrači (collectors), živící se malými částicemi organické hmoty na dně toku nebo unášených proudem. Několik zástupců čeledi Pteronarcyidae se živí seškrabáváním rozsivek a řas z pevných povrchů (scrapers) (López-Rodriguez 2010). Větší zástupci čeledí Perlidae, Perlodidae a Chloroperlidae jsou predátoři (predators), lovící snadno dostupné larvy pakomárů, muchniček apod. Nymfy pošvatek obývají dno a hyporeál chladných, čistých, tekoucích vod (Silveri 2008; Kruitbos et al. 2012) s kamenitým dnem (Macan 1962; Brittain 1990; Williams & Feltmate 1992), jejichž kvalitu dobře indikují. Mohou se vyskytovat od horských potoků až po velká jezera. Jejich diverzita i počet klesá v teplých tekoucích a stojatých vodách kvůli nízké koncentraci kyslíku (Brittain 1990).

1.2 ŽIVOTNÍ CYKLUS

Životní cyklus pošvatek (Obr. 1), stejně jako u jiného vodního hmyzu, ovlivňují zejména faktory, jako teplota vody, rychlost proudění, hloubka či chemismus vody (Vinson & Hawkins 1998; Elexová & Némethová 2003; Pastuchová et al. 2008).

Páření

Páření, a následný vývoj vajíček, probíhá v části sezóny bez sněhové pokrývky (Lillehammer *et al.* 1989). Ke kopulaci dochází vždy na pevném povrchu, ne za letu jako u jepic. Díky tomu se dokázaly pošvatky rozšířit i do chladnějších (artických a alpských) oblastí, kde nízké teploty ztěžují možnost letu (Brittain 1990). Samci mnoha druhů provádí tzv. bubnování, při kterém tlouče břichem o podklad a vyluzují tím druhově specifický zvuk vábící samice (Steward & Zeigler 1984; Bouchard 2004). Pošvatky také občas vytvářejí tzv. pářící koule, kdy se zároveň několik samečků snaží kopulovat s jedinou samicí (Tierno de Figueroa *et al.* 2006).

Kladení vajíček

Samice jsou oviparní, výjimkou je ovoviviparní druh *Capnia bifrons*, kde se larvy líhnou krátce po kladení (Lillehammer *et al.* 1989). Samice kladou vajíčka do vody při dosednutí na vodní hladinu (Brittain 1990), ze břehu (Silveri 2008), kdy mají zadeček ponořený ve vodě, nebo za letu odhazují kulovité snůšky vajíček (Zwick 2000; Sandberg & Steward 2005). Některé druhy čeledí Nemouridae a Leuctridae se při ovipozici potápí (Lellák *et al.* 1982). Množství kladených vajíček se pohybuje mezi 100 – 2 000 kusů, např. u rodu *Paragnetina* je to ale až 3 000 vajíček. Většina jedinců má vajíčka plně vyvinuta již několik dní až týdnů před kladením. Počty vajíček ale také jejich kvalita a délka inkubace bývají ovlivněny vnějšími faktory jako je například teplota (Brittain *et al.* 1990).

Vývoj larvy

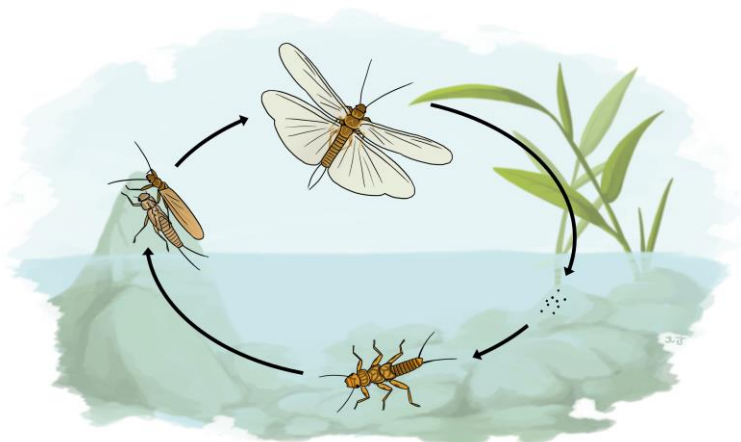
Z vajíček se líhnou larvy, jakožto nejdelší životní stádium pošvatek. Jedinci v této periodě procházejí několika instary. Průměrný počet instarů se pohybuje mezi 12 – 15, popřípadě 10 – 25, výjimečně se ale jedná až o padesát instarů (Oberndorfer *et al.* 1977). Tento počet je ovlivněn především dostupností potravy a teplotou (Butler 1984) a také pohlavím jedince. Také platí, že čím větší druh pošvatky, tím více instary prochází (Snellen & Stewart 1979; Lellák *et al.* 1982; Albariño & Balseiro 1998). Larvy se vyvíjejí ve vodě od 6 měsíců do 3 let (Lillehammer *et al.* 1989; Bouchard 2004).

1.2.1 Generační doba

Zakladní typem vývojového cyklu pošvatek je cyklus univoltinní, běžný zejména v temperátních oblastech, s jednou generací v roce (např. *Paracapnia angulata*, *Nemoura trispinosa*). Univoltinní typ pak může být rozdělen na dvě skupiny. První je definována krátkou inkubační periodou vajíček v létě a dlouhým obdobím vývoje larvy od podzimu do jara. Druhá skupina je definována dlouhou inkubační periodou vajíček přes zimu a krátkým obdobím vývoje larvy přes léto (Lillehammer 1989). Dále rozlišujeme druhy semivoltinní, které jsou běžné hlavně v chladných arktických a alpských oblastech s jednou generací za 2-3 roky (*Sweltsa mediana*, *Sweltsa naica*) a vzácné multivoltinní druhy, přítomné zejména v teplých oblastech s více než jednou generací ročně (Brittain 1990; Dobrin & Giberson 2003; Silveri 2008).

1.2.2 Dormance

Adaptací na periodické fluktuace faktorů prostředí může být rozdělení životního cyklu na období aktivního růstu larev a následné reprodukce dospělců a na období dormance, kdy je životní cyklus zpožděn nebo pozastaven (Alekseev et al. 2006). V případě pošvatek se uvádí dva typy dormance: diapauza a kviescence (López-Rodríguez et al. 2009). Diapauza je spouštěna kombinací vlivů prostředí a vnitřní hormonální regulace, naproti tomu kviescence je ovlivňována environmentálními faktory. Dormance dovoluje přečkání nepříznivého období pomocí morfologických a fyziologických přizpůsobení dormantujících stádií (Aleskeev et al. 2006).



Obr. 1: Životní cyklus pošvatek (Orig.: Jana Růžičková 2015).

1.2.3 Faktory ovlivňující životní cyklus

Teplota

Teplota je obecně považována za nejvýznamnější faktor ovlivňující životní cykly (Williams et al. 1995; Haidekker & Hering 2008). Obecně platí pravidlo, že čím je teplota vyšší, tím rychleji dojde k nasbírání potřebných denních stupňů, tím rychleji dochází k ukončení larválního stádia a tím dříve a ve větších počtech vylétají dospělci, což v důsledku vede k tomu, že časový rozptyl emergence je menší. Načasování emergence je tak zejména dáno teplotním režimem konkrétního toku, když stejný druh pošvatky v různých tocích může mít jiný model emergence. Jednotlivé druhy pošvatek se v teplotních požadavcích pro nástup emergence velmi liší. Vždy je přitom důležité překonat kritickou teplotu, která je u každého druhu specifická (Bottorff & Bottorff 2007; Li et al. 2009, Li et al. 2011).

Světlo

Světlo ovlivňuje životní cykly pošvatek zejména pomocí fotoperiody (tj. spouštění emergence či líhnutí) (Danthanarayana 1986). Má ale také nepřímý dopad a to ovlivněním teploty či dostupností potravy – vliv na autochtonní primární produkci v toku (Progar & Moldenke 2009).

Kyslík

Pošvatky jsou ke koncentraci kyslíku pravděpodobně nejcitlivější řád vodního hmyzu. Mají sice různé, obecně však velmi vysoké nároky na jeho množství (Nagell & Larshammar 1981). Minimální práh saturace kyslíkem pro přítomnost a přežívání pošvatek je kolem 3,6 mg/l (Gripopterigidae, *Acroneuria lycorias*) (Connolly et al. 2004), některé druhy mají letální hranici nižší (*Pteronarcys dorsata* 2,2 mg/l) (Nebeker 1972). Velmi vysoké nároky na množství kyslíku mají například druhy *Protonemura hrabei*, *Leuctra braueri* či *Isoperla sudetica* (Krno 2003).

pH

Nízké pH má nepříznivý vliv na vývoj pošvatek (Sasaki et al. 2005). Konkrétně má okyselení vod negativní dopad na diverzitu, denzitu i emergenci (Fiance 1978; Hall et al. 1980). Většina pošvatek proto dává přednost neutrálnímu až slabě zásaditému pH, jen některé druhy jsou schopny tolerovat i kyselé prostředí, jako je např. *Taeniopteryx nebulosa* – 6,9 pH, *Nemoura*

cinerea – 6,3 pH či *Protonemura meyeri* – 6,3 pH (Timm 1997). Čeledi jako Taeniopterygidae, Perlidae a Perlodidae jsou naopak striktně vázané na zásadité vody a zvláště poslední dvě jmenované jsou vysoce citlivé ke snížení pH a z kyselého prostředí prakticky okamžitě vymizí (Guerold et al. 1991). Většina pošvatek schopných tolerovat nižší pH reaguje menším růstem, nižší reprodukcí a pravděpodobně rychlejším životním cyklem (Thomsen & Friberg 2002; Petrin 2011), počet nakladených vajíček však se snižujícím se pH stoupá (v rozsahu do pH 5,5) (Petrin 2011).

1.3 EMERGENCE

Emergence je obdobím života pošvatek, kdy larva opouští vodu a přechází v dospělého jedince. Jedná se o značně kritickou fázi života, při které larvy vylézají po skalách či vegetaci z vody a stávají se díky neschopnosti letu snadnou kořistí pro predátory (Collier & Scarsbrook 2000). Na souši pak dochází ke svlékání a přechodu v dospělé imago, kdy na podkladu zůstává tzv. exuvie neboli larvální kožka (Lellák et al. 1982).

Tento proces může nastávat kontinuálně, rytmicky, sezónně nebo sporadicky s výskytem v nepravidelných intervalech (Corbet 1964). Ve Střední Evropě mají pošvatky většinou bimodální nebo trimodální průběh emergence. Častý také bývá unimodální model související s univoltinním životním cyklem, zdaleka ne vždy byl však vztah mezi typem emergence a životním cyklem potvrzen (Singh et al. 1984), např. druh *Nemurella pictetii* má univoltinní životní cyklus a *Leuctra nigra* semivoltinní, zatímco emergence je u druhu *N. pictetii* zcela náhodná, u druhu *L. nigra* právě unimodální (Hildrew et al. 1980).

Pošvatky mají úzkou ekologickou valenci a ke správnému načasování emergence tak vyžadují striktně ideální podmínky prostředí a dostatek energie. V situaci, kdy životní podmínky nejsou vyhovující pro daný druh, dochází zpravidla k posunu vývojových cyklů a zejména procesu emergence do období ideálních podmínek (Brittain 1991) nebo při nástupu extrémních podmínek (mrazy, vysoké letní teploty či sucha) volí některé druhy strategii tzv. diapauzy (Lillehammer et al. 1989; Zwick & Hohmann 2003).

1.3.1 Faktory ovlivňující emergenci

Faktory spouštějící emergenci pošvatek jsou stále předmětem diskuze, nejdůležitějšími se však zdají být světlo, teplota vody, případné znečištění toku a z biologických faktorů pak

kompetice a výživa v nymfálním stádiu (Brinck 1949; Hynes 1976; Sweeney 1984, 1993; Flannagan & Cobb 1991).

Perioda emergence je zřejmě nejvíce řízena teplotou (Masteller 1993), kdy dobu (konkrétní datum) nástupu emergence lze předpovědět ze sumy denních stupňů od začátku března (Jursík et al., 2010). Teplota má za spolupůsobení změny fotoperiody na emergenci dokonce větší vliv než vývojové stadium, ve kterém se larva nachází (Bispo et al. 2002). Nástup emergence je však také velmi citlivý na změny prostředí, velikost substrátu či chemismus (Flannagan & Cobb 1990).

Teplota

Teplota a její změny hrají v regulaci životních cyklů naprosto klíčovou roli (Bispo 2002; Dobrin & Giberson 2003). Teplota je faktorem ovlivňujícím načasování líhnutí, vývoj larev, nástup emergence či rychlost metabolismu (Sweeney 1984). Vajíčka většiny druhů se líhnou v rozmezí teplot mezi 10 až 15 °C (Brittain, 1990). Některé druhy pošvatek ovšem mají 90 % úspěšnost líhnutí i na hranici 2 °C. Při překročení teploty nad 20 °C u většiny druhů úspěšnost líhnutí prudce klesá (Harper & Pilon 1970) a pouze zřídka k líhnutí dochází ve vodách s teplotou nad 25 °C (Baumann 1979). Doba inkubace je u většiny druhů nepřímo úměrná teplotě vody. Larvy mnoha druhů jsou schopny synchronizovat svůj životní cyklus se sezónními změnami teplot (Dobrin & Giberson 2003).

Rozdíly v růstové rychlosti jsou dány i množstvím potravy v různých etapách roku, jejíž dostupnost je též regulována teplotou (Elliot 1967; Nowinszky et al. 2010). V průběhu roku proto může docházet k místním atypickým výkyvům, způsobujícím problémy s načasováním životních cyklů ale i dostupností potravy (Vincent & Pientiz 1996). U některých druhů pošvatek dochází se změnou teplot ke změně poměru pohlaví (Sandberg & Steward 2005), nejde však o tak významný fenomén jako např. u chrostíků (Li et al. 2011).

Světlo

Jak je patrné, teplota vody je důležitý faktor, pravděpodobně však není faktorem iniciálním (Masteller 1993). Khoo (1964) dokázal, že fotoperioda spouští nástup emergence u druhu *Capnia bifrons* a teplota vody pak spouští konkrétní čas emergence. Mezi fotoperiodickým stimulem a odpovědí ale může uplynout až pět měsíců. Fotoperioda tedy spíše stimuluje některé vývojové procesy a jejich spuštění pak závisí na nástupu teplotních podmínek dostatečných pro úspěšnou emergenci, páření a kladení vajíček (Danthanarayana 2012).

Důležitým faktorem řídícím vznik dospělců pošvatek je také lunární fáze (Nowinszky et al. 2010), protože k nástupu emergence dochází zejména za nízké světelné intenzity nebo úplné tmy (např. u druhu *Perlesta placida*) (Flannagan & Cobb 1990), takže nejmasovější výlet imág nastává v nočních hodinách. Naopak část jedinců různých druhů emerguje i za nejjasnější části dne (Iannilli et al. 2002; Kozáčeková et al. 2009). Výzkumy vlivu světla se provádějí zejména ve stabilní oblasti rovníku, aby hodnoty nebyly nijak zastíněné teplotním vlivem popř. tlakem (Nowinszky et al. 2010).

Kyslík

V období emergence je pro pošvatky významná také zvýšená spotřeba rozpuštěného kyslíku ve vodě, např. u druhů *Taeniopteryx nebulosa* a *Diura nanseni* je ideální množství kyslíku 5,1 mg/l (resp. 3,1 mg/l) asi měsíc před emergencí a 7,1 mg/l (resp. 5,3) během samotného procesu (Nagell & Larshammar 1981; Connolly et al. 2004). Ohrožujícím faktorem je tak proto eutrofizace vod, kdy zvýšený rozklad nakumulované biomasy ve vodě vede k razantnímu úbytku kyslíku a tím pádem prudkému snížení úspěšnosti emergence.

pH

Pošvatky upřednostňují obecně neutrální pH vody a nejinak je tomu také v procesu emergence (Tixier & Guerold 2005). Její nástup se v kyselé vodě oddaluje (Thomsen & Friberg 2002), kdy např. u druhu *Leuctra nigra* dochází k emergenci při pH 4,5 o několik dní později než při pH 7,3. Také její úspěšnost se v kyselé vodě oproti vodě neutrální prudce snižuje a to i u druhů relativně tolerantních k nižšímu pH, jakým je například právě druh *Leuctra nigra*.

Průtok vody

Sezónní změny průtoků hrají významnou úlohu v načasování začátku emergence (Flannagan & Cobb 1990), kdy počátek celého procesu zpravidla nastává během vysokého jarního průtoku s optimální a stoupající teplotou vody a výbornou nasyceností kyslíkem. Nízký průtok naopak emergenci inhibuje. Jsou jí ohroženy zejména druhy s obdobím emergence posunutým na začátek podzimu (např. *Isoperla bilineata* či *Haploperla brevis*), kdy je v korytech toků po létě nízký průtok a dokonce tak vznikají vyschlé úseky, kde k emergenci nedochází (Flannagan & Cobb 1991).

Na životní cyklus pošvatek má vliv také hloubka toku (Puckridge et al. 1998; Pastuchová et al. 2008). Druhy pošvatek se liší ve výškách hladiny preferovaných pro vývoj dospělce. V takovém případě sezónní načasování emergencí může ovlivňovat například úhrn srážek (Stewart & Anderson 2010). Při kolísání průtoku v korytě dochází rovněž ke změnám v druhovém složení larev pošvatek (Kruitbos et al. 2012). Významnou negativní roli také hrají extrémní hodnoty průtoku způsobené jarní táním, přivalovými srážkami nebo naopak suchem (Stewart & Anderson 2010). Obzvláště při nástupu sucha dochází k značnému posunu emergence. Pokud je naopak extrémně zvýšený průtok, jsou larvy silným proudem strženy společně se sedimenty do nižších částí toku a k emergenci tak dochází jinde.

Nadmořská výška

Pošvatky mají svou distribuci posunutou ve směru vyšších nadmořských výšek a větších zeměpisných šířek. Kromě přímého vlivu nadmořské výšky na teplotu, kdy teplota klesá o 0,6 °C na 100 m výšky (Mani 1962), klesá s nadmořskou výškou také rozpustnost kyslíku ve vodě (Macan 1962).

Kolísání hladiny vody

Vysychavé toky jsou velmi dynamické akvatické systémy (Humpries & Baldwin 2003). Právě změna výšky hladiny může být pro pošvatky prvotním stresujícím faktorem, který je sám o sobě neovlivňuje, ale vede ve svém důsledku ke komplexním změnám fyzikálně-chemických parametrů toku. Zápavy a vysychání tak doprovázejí změny teploty, množství kyslíku, pH, koncentrace iontů, toxinů a znečišťujících látek či nárůst odlišné vegetace sloužící jako potrava (Mazzacano & Black 2007).

1.4 VYCHÝLENÍ POMĚRU POHLAVÍ

Při emergenci lze často pozorovat vychýlený poměr pohlaví ve prospěch samic (například u běžných druhů čeledi Leuctridae a některých zástupců Nemouridae). Poměr pohlaví může být posunut konstantně po celou dobu (např. *L. hippopus* či *L. fusca*) nebo může být vychýlen až ke konci sezóny (např. u *Leuctra nigra*). Tento posun v pozdější fázi roku může být vysvětlen změnou habitatu samic v různých fázích jejich dospělosti. Méně často se pak poměr pohlaví může vychýlit i opačným směrem.

Emergence většiny druhů probíhají od března do listopadu. Letová perioda pošvatek

občas vykazuje protandrii (např. *L. nigra*, *L. hippopus*) (Singh et al. 1984) či může být u samců kratší a více posunuta na začátek života dospělců (Hynes 1976). Tento jev je ale také vysvětlován jako artefakt způsobený pronikáním již dospělých a oplodněných samic připravených k ovipozici do emergenčních pastí (Zwick 1990).

1.5 BIOLOGIE A EKOLOGIE ČELEDI LEUCTRIDAE

Čeď Leuctridae patří spolu s čeledí Capniidae do nadčeledi Leuctroidea. Charakteristická je pro ně nepřítomnost penisu, jehož funkci přebírají modifikované konce paraproktálních laloků nazývané titilátory. Dospělci čeledi Leuctridae se od čeledi Capniidae liší tím, že obtáčejí křídla v klidu kolem těla, mají kratší štěty a jeví se štíhlejší (Hynes 1976).

V rámci čeledi Leuctridae se často objevuje tendence k brachypterii v rozsahu od malého zkrácení křídel až k jejich absenci (apterie) a redukce velikosti těla v nadmořských výškách nad 1000 m n. m. Tento jev je spojen se sexuálním dimorfismem, kdy k brachypterii dochází spíše u samců. Vysvětlením by mohla být hypotéza alokování energie, která by jinak šla na produkci křídel nepotřebných k reprodukci do růstu těla a reprodukce samotné (Hynes 1976).

Nymfy čeledi Leuctridae patří do skupiny drtičů (shreders) partikulovaných organických látek (CPOM - 1 mm) zejména alochtonního původu, jako jsou listy a dřevěný detrit potoků a jezer. Nymfy jsou většinou hyporheické a drtivou většinu svého vývoje stráví zahrabané ve štěrkovitém substrátu, v němž se dokáží dobře pohybovat díky svému štíhlému tělu. Na povrchu dna potoků a jezer se nacházejí jen v období těsně před emergencí.

Dospělci mnoha druhů mají období emergence od pozdní zimy do brzkého léta. Emergenční perioda většiny běžných druhů jako *Leuctra fusca*, *L. nigra* nebo *L. hippopus* je unimodální. Dospělci, kteří přijímají potravu, jsou nacházeni většinou na kmenech a větvích pokrytých lišejníky nebo zelenými řasami (Protococcales) (Brinck 1949). Podle Harpera (1973) údajně preferují větve jehličnanů, zatímco např. zástupci čeledi Nemouridae preferují spíše opadavé stromy a keře. Na rozdíl od čeledí Perlodidae či Perlidae s mnoha zástupci adaptovanými na život v teplém lentickém prostředí, mohou druhy čeledi Leuctridae přežívat jen v čistých a chladných lotických habitatech od dočasných potůčků a pramenů po trvalé větší potoky a vývěry. Jen několik druhů se vyskytuje i ve větších řekách (Baumann, 1979), např. *Leuctra geniculata* (Pařil et al. 2008). Podstatná část druhů je naopak omezena na vysokohorské, dobře okysličené toky a jsou tak proto výbornými indikátory málo degradovaných vod.

1.6 PŘEHLED ZÁJMOVÝCH DRUHŮ

Leuctra mortoni

Rheofilní druh vyskytující se spíše ve velkých submontánních tocích s obdobím emergence od srpna do října (případně listopadu) a výskytem od 200 – 1500 m n. m. Jeho rozšíření je Alpsko-Karpatsko-Pyrenejské a jedná se spíše o středoevropský druh. V Pyrenejích je znám jen ze střední a západní části (Tierno de Figueroa & Sánchez-Ortega 1995).

Leuctra albida

Druhový název vychází z latinského slova albidus = bílý, bledý. Barva druhu je obecně méně tmavá než u jiných druhů rodu *Leuctra*. Jedná se o rheofilní druh obývajících submontánní potoky s emergencí od června do července, výše v horách od srpna do listopadu, s výskytem od 200 do 1300 m n. m. Distribuce druhu je středoevropská. Je snadno zaměnitelný např. s předcházejícím druhem *L. mortoni*.

Leuctra cingulata

Leuctra cingulata je alpský montánní rheofilní druh, obývajících chladné, rychle tekoucí potoky, vyskytující se v Česku jen v Karpatech od 1 200 do 2 000 m n. m. s emergencí od září do října. V České republice má severní hranici areálu (Bojková & Soldán, 2013; Vinçon & Ravizza, 2001; Ravizza, 2002).

Leuctra aurita

Etymologie druhového názvu vychází z latinského slova auritus = s velkýma ušima, protože tvar 6. tergálního výběžku připomíná dvě uši. *Leuctra aurita* je rheofilním druhem obývajících různé vodní toky od 300 do 2 300 m n. m. s emergencí od srpna do listopadu (prosince). Distribuce druhu je středoevropská (Bojková & Soldán, 2013; Vinçon & Ravizza, 2001; Ravizza, 2002).

Leuctra major

Etymologie druhového názvu vychází z latinského slova „major“ = velký, protože je v průměru větší než jiné druhy rodu *Leuctra*. *Leuctra major* je rheofilním druhem obývajícím submontánní toky, žijícím v hyporheické zóně vod (Berthélemy 1968) o teplotách do 15 °C s výskytem od 400 do 1000 (na jihu Evropy 2300 m n. m.). Dokáže přežít i v tocích, kde

organické znečištění významně redukuje počet druhů. Emergence nastává od srpna do října, respektive listopadu. Distribuce druhu je středo- a jihoevropská (Bojková & Soldán, 2013; Vinçon & Ravizza, 2001; Ravizza, 2002).

Leuctra hippopus

Druhové jméno odvozeno z řeckého slova hippopus = kůň, protože špička 8. tergálního výběžku se podobá koňskému kopytu. *Leuctra hippopus* je rheofilním druhem obývajícím submontánní toky do 1 000 m n. m. (na jihu Evropy 1 400 m n. m.). Patří mezi několik málo druhů objevujících se i v létě při teplotě vody 22 – 27 °C. Dobře také snáší acidifikované či na železo bohaté toky. Hlavní období unimodální emergence nastává od (března) dubna do června, začíná tedy dříve než u mnoha jiných druhů rodu *Leuctra*. U tohoto druhu je pozorován vychýlený poměr pohlaví ve prospěch samic. Letová perioda samců *L. hippopus* je kratší než u samic a je posunuta více na začátek života dospělců (Hynes 1976). Distribuce druhu je Eurosibiřská (Bojková & Soldán, 2013; Vinçon & Ravizza, 2001; Ravizza, 2002).

1.7 PROJEKT RITRODAT

Jedná se o výzkumný projekt Biologické stanice Limnologického institutu Rakouské akademie věd v Lunzu (Obr. 2), který byl založen profesorem Gernotem Bretschkem v roce 1976. Program byl zaměřen na výzkum funkčních vztahů v toku, zabýval se také hydrologií, sedimentologií, topografií, chemií, biologií a jejich vzájemnými interakcemi. Přínos tohoto projektu lze vyčíst z desítek publikací, díky kterým Biologická stanice v Lunzu dosáhla celosvětového uznání. Materiál nashromážděný za celých 25 let trvání projektu Ritrodat ještě stále slouží a bude sloužit pro práci a výzkum řadě odborníků.

V letech 1979 – 1995 byla v rámci projektu Ritrodat na stometrovém úseku toku Oberer Seebach zjištěna nadprůměrná druhová diverzita. Ve zkoumané části toku se nacházelo 569 druhů bezobratlých a 6 druhů ryb (Schmid-Araya & Schmid 1995). Významné bylo především velké množství zástupců skupin Crustacea, Chironomidae, Trichoptera, Ephemeroptera, Plecoptera, Nematoda a dalších (Wagner & Leichtfried 2003)



Obr. 2: Biologická stanice v Lunz am See (Orig.: archiv Biologische Station, Lunz am See 2003)

2 CÍLE PRÁCE

Cílem diplomové práce je determinace druhů čeledi Leuctridae ze vzorků z emergenčních pastí, které byly odebírány v průběhu let 1983 – 2005 v alpském potoce Oberer Seebach (Lunz am See, Rakousko). Dalšími cíly jsou: objasnění časového průběhu emergence a vyhodnocení emergence s ohledem na teplotu a hloubku vody, při nichž k emergenci dochází.

Hypotézy diplomové práce:

- 1) Periodicky zaplavovaná past má méně početné a druhově chudší společenstvo, které se liší od společenstva pasti trvale zaplavené
- 2) Na emergenci pošvatek má vliv sezonalita, teplota vody a hloubka toku.
- 3) Míra emergence roste se vzrůstající teplotou toku, ale negativně závisí na hloubce.
- 4) Periodicky zaplavovanou past preferují zástupci čeledi Nemouridae, zatímco zástupci čeledi Leuctridae se nacházejí častěji v trvale zaplavené pasti.
- 5) U některých druhů je nevyrovnaný poměr pohlaví ve prospěch samic

3 POPIS LOKALITY

Zájmová lokalita se nachází na horském potoku, Oberer Seebach, který protéká obcí Lunz am See (47°51'N, 15°04'E) v Dolním Rakousku v nadmořské výšce 600 m n. m.. Tok pramení v oblasti jezera Oberersee v nadmořské výšce 1 350 m n. m., poté se stává levostranným přítokem řeky Ybbs (Obr. 3).

Potok spojuje jezera Lunzer Mittersee a Lunzer Untersee (Klemens 1991). Oberer Seebach odvádí vodu z plochy 20 km². Množství vody v krátkých intervalech výrazně kolísá (Fisher 1999). Co se týče teploty vody, ta je během celého roku konstantní bez větších teplotních fluktuací. Ty jsou malé zhruba v rozmezí 1 až 10 °C, protože tok je napájen především podzemní vodou (Wagner & Bretschko 2002).

Koryto je tvořeno aluviálními štěrky a písky, podloženo vrstvou jemných jezerních sedimentů (Wagner & Bretschko 2002). Chemické složení vod je ovlivněno zejména vápencovým podložím (zásadité pH) (Wagner & Leichtfried 2003).

Plocha povodí potoka je z 85 % tvořena smíšenými lesními porosty *Fagus sylvatica*, *Picea abies* a *Larix decidua* (Schmid-Araya 1994). Z vodních makrofyt zde dominuje *Fontinalis antipyretica* (Waringer 1986).



Obr. 3 Lokalizace potoka Oberer Seebach v Rakousku (Orig.: archiv Biologische Station, Lunz am See 2003).

4 METODIKA

Během trvání projektu Ritrodat (1978 - 2005) byly odebrány tisíce vzorků bentosu a emergujícího hmyzu, zároveň byla nashromážděna data o teplotě vzduchu, vody, data o výšce vodní hladiny atp., dále byl analyzován sediment, biofilmy a změny celkové morfologie koryta (Wagner & Leichtfried 2003).

Archivované vzorky emergujícího hmyzu, které byly uloženy v Limnologickém institutu, byly v roce 2012 po dohodě Dr. Vladimíra Uvíry a Dr. Marií Leichtfried převezeny na Katedru zoologie PřF v Olomouci. Od té doby také společně ve spolupráci s Prof. Leopoldem Fürederem z univerzity v Innsbrucku, jsou vzorky zpracovávány mnohočlenným pracovním týmem a jsou součástí mnoha bakalářských, diplomových a doktorandských prací.

4.1 TERÉNNÍ ODBĚRY VZORKŮ

Na zkoumaném úseku toku, který je vzdálen 500 m od biologické stanice v Lunzu, byla na úseku 100 m vytvořena stabilní síť z ocelových lan (obr. 4). Síť je tvořena čtverci 5 m x 5 m s upřesňujícím označením po 1 m. Po směru proudění vody byly body označeny písmeny, lana umístěná kolmo ke směru proudění vody byla označována čísly, vznikl tedy systém, umožňující přesně lokalizovat odebrané vzorky (Wagner & Leichtfried 2003). Přístroje pro měření teploty vody, teploty vzduchu, vlhkosti, barometrického tlaku, intenzity světla atd. byly zavěšeny nad touto sítí na speciálním ramenu, kde byly sondy spolu s měřicími přístroji uchyceny (Wagner & Leichtfried 2003).



Obr. 4: Sledovaný úsek potoka Oberer Seebach (Orig.: archiv Biologische Station, Lunz am See 2003)

4.1.1 Emergenční past

Pro zachycení emergujícího hmyzu byly použity emergenční pasti pyramidového typu (obr. 5). Základna každé emergenční pasti je otevřená a má tvar rovnostranného trojúhelníku o rozměrech 54 x 54 x 40 cm, pokrývající 100 cm² říčního dna. Celá konstrukce je poměrně robustní a značně těžká, aby nedošlo k jejímu odplavení, příp. převržení vlivem silného proudu. Každá past je navíc v říčním dnu fixována zajišťovacími kolíky (Waringer 1986). Zbylé části jsou síťové stěny, které jsou propustné, aby nedocházelo k ovlivňování proudových podmínek (Waringer 1986). Nedílnou součástí je i nádoba na vrcholu pyramidální pasti, sloužící k samotnému zachycení a následnému usmrcení emergujícího hmyzu ethylenglykolem, který hmyz zároveň i zafixuje (Stummer 1982). Hmyz se do této odchytové nádoby dostane během emergence, kdy larvy vylézají z povrchu dna a z hyporeálu. Následovně se zachytí na ploše vnitřní strany stěny pasti, kde se svlékají a vyústěním pasti vylétají již dospělci přímo do zachytné nádoby (Stummer 1982).

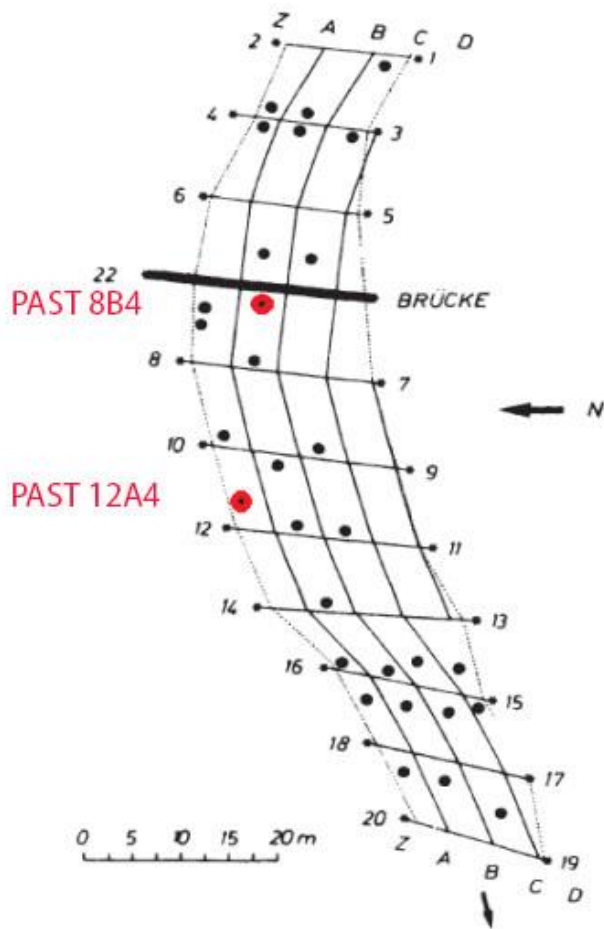
Poměrně zásadní výhodou této metody odběru vzorků oproti běžným metodám odebrání bentosu je, že zde nedochází k rozrušování dna a ani k následnému narušení přirozených interakcí mezi jednotlivými prvky společenstva vodních organismů (Waringer 1986). Zachycené vzorky jsou také zabezpečeny díky síťovaným stěnám proti predaci ze strany jiných bezobratlých, ptáku nebo ryb. Pasti lze snadno postavit, obsluhovat, jsou relativně levné a bezúdržbové (Davies 1984).



Obr. 5: Emergenční past (Foto: Jana Fehérová)

4.1.2 Odběr a zpracování vzorků

Vzorky pro projekt Ritrodat byly odebírány v rozmezí let 1981–2005 a to na úseku 100 m alpského potoka. Celkem bylo v různých obdobích rozmístěno 12 – 30 pastí po celé šířce vytyčeného úseku. Rozmístění pastí bylo takové, aby pokrylo co možná největší škálu habitatů, tedy od hlubokých vod přes mělčiny až po štěrkové náplavy (Wagner & Leichtfried 2003). Pro diplomovou práci byly zvoleny dvě pasti - past 12A4, která byla po celou dobu trvale zaplavena a past 8B4, která byla periodicky vysychající (Obr. 6).



Obr. 6: Umístění trvale zaplavené pasti 12A4 a periodicky vysychající pasti 8B4 ve sledované části potoka Oberer Seebach (Orig.: Waringer 1984, upraveno).

4.2 LABORATORNÍ ZPRACOVÁNÍ VZORKŮ A DETERMINACE

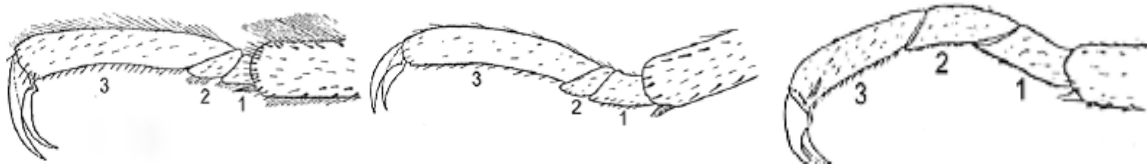
4.2.1 Determinace do řádu a čeledí

Vzorky byly nejprve determinovány na úroveň řádů (Ephemeroptera, Plecoptera, Trichoptera, Colembola, Diptera, Megaloptera, ...), posléze následovala determinace pošvatek na úroveň čeledí. Tato determinace byla založena na těchto rozlišovacích znacích: poměru délek tarzálních článků a vzorech v křídelní žilnatině.

Z počátku nám určování usnadňovalo rozdělení si čeledí do 3 skupin a to podle uspořádání délek tarzálních článků (obr. 7). V jedné skupině jsou čeledi Nemouridae, Leuctridae a Capnidae jejichž prostřední tarzální článek je vždy kratší než 1. a 3. Druhou skupinu tvoří čeleď Perlidae, Perlodidae a Chloroperlidae. Zde je třetí segment mnohem delší

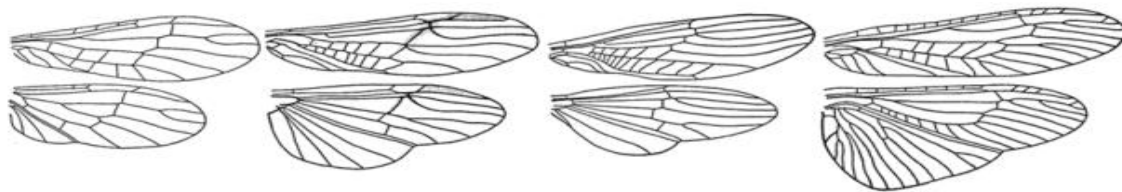
než 1. a 2. A poslední skupina s jedním zástupcem řádu Plecoptera, čeledi Taeniopterygidae. Ta je specifická tím, že všechny 3 tarzální články jsou přibližně stejně dlouhé.

Dále už díky výrazné žilnatině nebylo třídění do jednotlivých čeledí příliš složité. Jak je patrné na kresbách (obr. 8), jednotlivé čeledi jsou snadno rozpoznatelné.



Nemouridae, Leuctridae, Capnidae Perlidae, Chloroperlidae, Perlodidae Taeniopterygidae

Obr. 7: Srovnání délek tarzálních článků (převzato z: Pryce, Macadam & Brooks 2007)



Chloroperlidae

Nemouridae

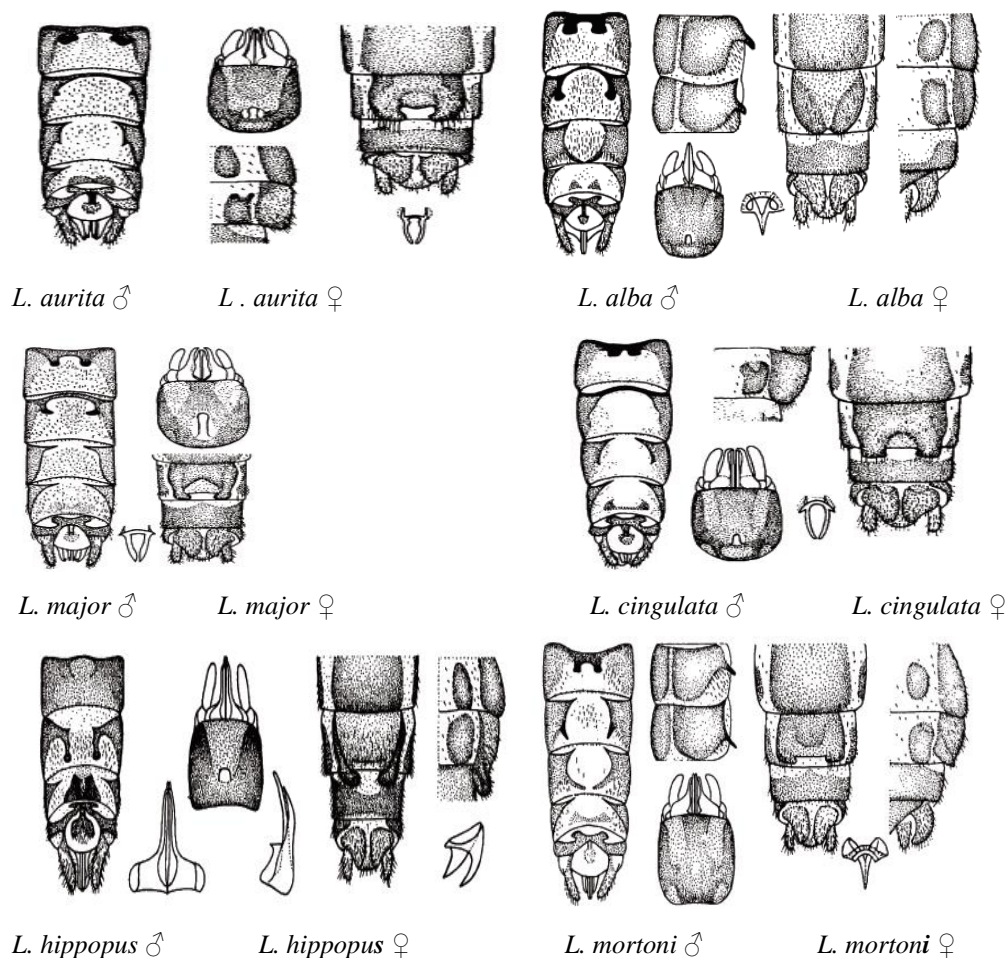
Leuctridae

Perlidae

Obr. 8: Křídelní žilnatina určovaných čeledí (převzato z: Aubert 1959)

4.2.2 Determinace na nejnižší taxonomickou úroveň

Poslední částí již byla individuální determinace čeledi Leuctridae na co možná nejnižší taxonomickou úroveň, a to srovnáním morfologie kopulačních orgánů. Při určování jsem vycházela z publikace Atlas of the Italian Leuctridae (Ravizza 2002), kde byly velmi zdařile zachyceny všechny rozdíly v morfologii kopulačních orgánů u jednotlivých druhů.

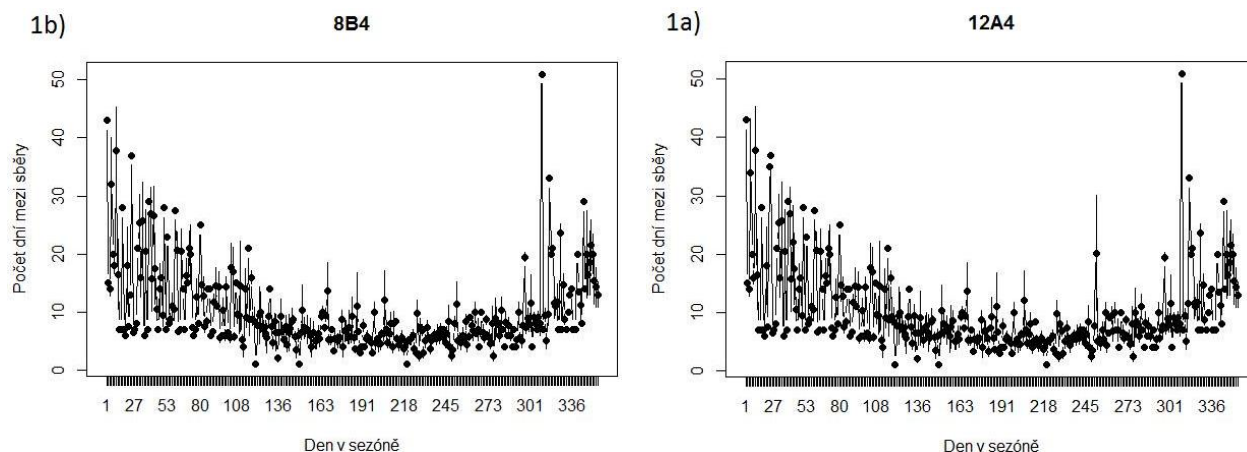


Obr. 9: Kresby kopulačních orgánů druhů čeledi Leuctridae (převzato z Ravizza 2002)

4.3 STATISTICKÉ METODY: ZPRACOVÁNÍ DAT

4.3.1 Funkce na přepočítání sběrů

Hodnoty ze sběrů prováděných na pastech permanentně zaplavené pasti 12A4 a periodicky vysychající pasti 8B4 byly zatíženy několika faktory znemožňujícími přímou analýzu dat. Prvním faktorem byla neujednocenost sběru, kde k odběrům docházelo v intervalu jednoho až 103 dní u pasti 8B4 (prům=9.06, sd=9.16) a jednoho až 139 dní na pasti 12A4 (prům=8.89, sd=8.22). Ještě větším zkreslením dat byl dobře patrný trend zkracování intervalů sběrů v letním období (viz. Graf 1.). Během letního období je kvůli zvýšené emergenci hmyzu potřeba past vybírat častěji, avšak přímá analýza takto nasbíraných dat by vedla



Graf 1: Závislost délky intervalu mezi sběry na fázi sezóny. 1a) Na pasti trvale zaplavené. (12A4)., Na pasti periodicky vysychající (8B4).

k podhodnocení letních abundancí. Posledním problémem, patrným z nestejného průměru a směrodatné odchylky, ale zejména vizuálně porovnáním grafů je pak neprovádění sběrů vždy důsledně na obou pastech ve stejných dnech. Řešením těchto problémů je přepočítání abundancí (ale i dalších měřených parametrů) na stejně dlouhé časové úseky. Tato činnost je však časově náročná, proto jsme vytvořili funkce, které za nás automaticky přepočet provádějí. Tyto funkce zpracovávaly data třemi odlišnými algoritmy.

Příkladem prvního algoritmu je přepočet abundance, funkce nazvaná „traps“. Abundance byly měřeny, jak již bylo řečeno, v nestejně dlouhých intervalech. V prvním kroku byl spočítán průměrný počet jedinců za den pro daný interval podělením sumy jedinců z daného časového intervalu jeho délkou. Poté byly sečteny průměry z po sobě jdoucích dní, jejichž počet bylo možno v parametrech funkce navolit. Pro všechny naše analýzy jsme zvolili interval 14 dní. Tímto způsobem byly přepočteny abundance, jelikož vývoj počtu jedinců v nevybrané pasti má kumulativní průběh bez možnosti poklesu.

Příkladem druhého algoritmu je přepočet průměrné teploty v daném období. Protože teplota byla měřena každý den výzkumu, funkce jednoduše spočítala průměr hodnot ze stanoveného počtu po sobě jdoucích dní, které bylo možné opět specifikovat a tuto hodnotu přiřadila ke koncovému datu intervalu jako „průměrnou teplotu působící po daný interval“. Takto byly přepočítávány všechny faktory prostředí měřené po jednotlivých dnech. Funkce byla označena jako „clima“.

Příkladem třetího algoritmu je přepočet hloubky vody, funkce byla nazvána „water“. Výslednou hodnotou je zde „průměrná hloubka, ze které jedinci emergovali v průběhu nově vytvořených stejných intervalů“ – v našem případě 14 dní. Protože ale byla hloubka měřena

nepravidelně, bylo potřeba pro výpočet průměru přiřadit každému dni určitou hodnotu, kdy ale tato hodnota byla závislá na hloubce na začátku starého intervalu, hloubce na jeho konci a na délce intervalu. Předpokládali jsme pro zjednodušení monotónní průběh změn hloubek. Pokud tedy například byla změřena hloubka 30 cm, a po deseti dnech 15 cm, byl zde předpoklad poklesu hloubky o 1,5 cm za den. Tímto způsobem byly přepočítány všechny faktory, které byly měřeny nepravidelně. Jak již bylo uvedeno, pro naše analýzy jsme zvolili interval 14 dní. Všechny uvedené funkce byly vytvořeny a provedeny v programu R 3.1.0 a jsou k nalezení v přílohách.

Rarefakce a Species-rank grafy s fitovanými modely dělení nik byly vytvořeny v programu R 3.1.0 pomocí knihovny „vegan“, s rozšířením rarefakcí podle Jacobse (2011). Rarefakce slouží ke srovnání druhové diverzity nestejně velkých společenstev. K matematickému vyjádření struktury společenstva a vztahů druhů v něm byla použita metoda Species-rank (Whitakerových) grafů zobrazujících pořadí druhů od nejhojnějšího k nejvzácnějšímu na ose x proti jejich abundancím na ose y. Pro větší přehlednost byly obě osy logaritmovány. Vytvořené zobrazení bylo porovnáno s Niche-apportion modely (modely dělení nik) a byl vybrán na základě AIC informace nejlépe fitující model.

Hodnocení vlivu jednotlivých faktorů na složení společenstva Leuctridae bylo provedeno v programu Canoco 5 pomocí Canonické korespondenční analýzy. Pro analýzu byla zvolena možnost stepwise selekce, kdy jsou do modelu postupně přidávány proměnné vysvětlující největší podíl zbývající variability a jsou zároveň průkazné na hranici $p.value=0.05$. Pro úpravu $p.value$ byla zvolena možnost korekce „False discovery rate“. Permutační testy průkaznosti analýzy byly provedeny s nastavením na design „Split-plot“, kdy odběry z pastí periodicky vysychající pasti 8B4 a trvale zaplavené pasti 12A4 byly brány jako dva split-ploty v rámci jednoho odběrového termínu („whole plot“) a protože po sobě v čase jdoucí odběry jsou na sobě závislá měření v časové sérii, byla pro odběrové termíny zvolena možnost permutačního testu v lineárním transektu nebo časové sérii. Mohlo tak dojít ke správnému srovnání obou pastí. Permutační testy byly provedeny s 999 permutacemi. V analýzách nebyla snižována váha vzácných druhů – tato možnost se často volí jako eliminace rizika ovlivnění analýzy xenocenními singletony, protože dle našeho názoru, žádný z druhů xenocenní nebyl.

V programu Canoco 5 byly také vytvořeny křivky odpovědí šesti nejabundantnějších druhů na vybrané charakteristiky prostředí. Tyto křivky vycházely z Generalizovaných aditivních modelů, kdy byla zvolena možnost pro každý druh vybrat z nejlépe vyhovujícího

modelu ze 3 možných se vzrůstající komplexitou, kde nejjednodušší model odpovídá generalizovanému lineárnímu modelu. Rozdělení dat bylo zvoleno normální, protože přepočtené abundance nebyly nutně celá čísla, a tak nemohla být zvolena možnost Poissonova rozdělení.

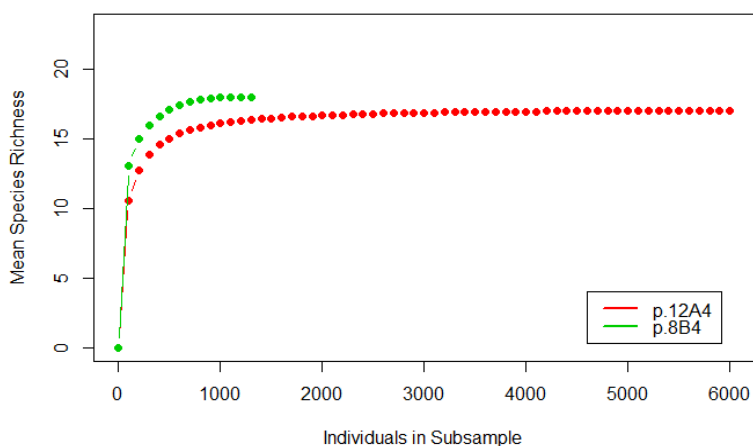
Dále byly vytvořeny SET grafy, zobrazující kumulaci teplot z let, ve kterých se druh vyskytoval, ve vztahu k první emergenční události. Sledován byl nejen průměr, vyjadřující teplotní požadavky druhu ale také rozptyl (resp. jeho směrodatná odchylka), který slouží jako míra těsnosti vazby (čím menší rozptyl, tím striktnější požadavky). Pro zpřesnění odhadu těsnosti vazby byl ještě spočten koeficient variance, definovaný jako podíl směrodatné odchylky a absolutní hodnoty průměru.

Pro modelování závislosti celkové abundance na vybraných faktorech prostředí byly zvoleny geeglm modely v prostředí programu R 3.1.0. (R Core Team 2014) s pomocí knihovny „geepack“ (Yan et al. 2004). Pro testování byla zvolena korelační struktura „Ar1“ beroucí v potaz vzájemnou podobnost po sobě jdoucích měření (odběrů) jako variabilitu, kterou chceme odrušit, kdy argumentem „ID“ byly za původce této struktury označeny „dny od začátku měření“, kdy měření ze stejného dne byly považovány za paralelní. Modely byly vytvořeny s Gamma rozdělením, nejlépe odpovídajícím vstupnímu typu dat v podobě reálných kladných čísel. Protože však Gamma rozdělení nedokáže počítat s nulovými hodnotami, byla dle standardního statistického postupu ke všem hodnotám přičtena polovina nejnižšího měření. Grafické výstupy z programu R 3.1.0 byly vytvořeny pomocí knihoven „sciplot“ (Morales & Murdoch 2012), „lattice“ (Sarkar 2008) a „vegan“ (Oksanen et al. 2014).

5 VÝSLEDKY

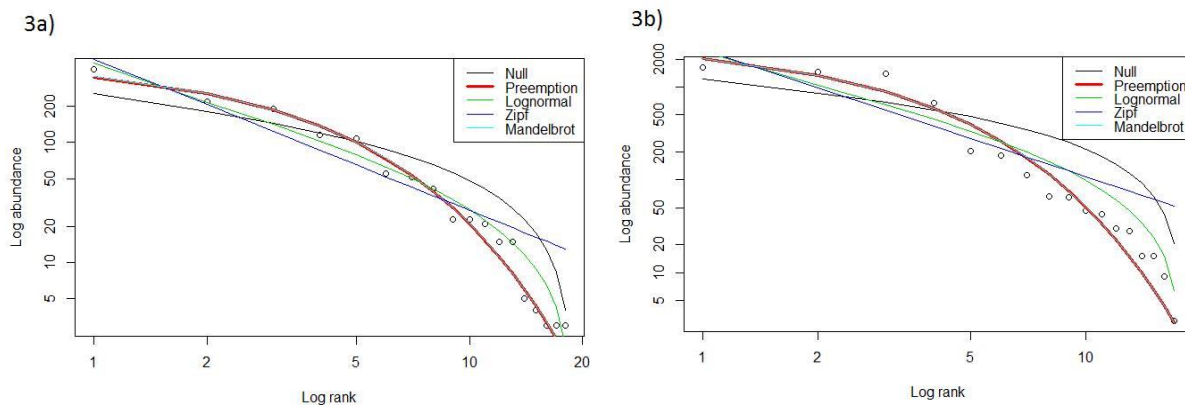
5.1 OBECNÁ CHARAKTERISTIKA SPOLEČENSTVA

Pomocí metody rarefakce byla srovnána společenstva pasti 12A4 a 8B4. Zatímco v permanentně zaplavené pasti 12A4 bylo nalezeno 5 998 jedinců patřících do 17 druhů, v periodicky vysychající pasti 8B4 bylo nalezeno „pouze“ 1 299 jedinců náležících do 18 druhů. Metodou rarefakce bylo tedy potvrzeno, že při snižování počtu jedinců v obou společenstvech na srovnatelnou úroveň je společenstvo pasti 12B4 druhově pestřejší. Viz Graf 2. Zároveň nám graf ukazuje, že i při velmi výrazném snížení počtu jedinců dochází jen k nepatrnému úbytku druhů, což ukazuje na velmi dobrou prosbírnost obou sad vzorků.



Graf 2: Rarefakce srovnávající druhovou diverzitu v pastech 12A4 a 8B4.

Species-rank grafy byly v obou případech srovnány s několika možnými modely dělení nik. V obou případech nejlépe odpovídal na základě nejnižší hodnoty AIC tzv. „preempční“ model (viz Graf 3).



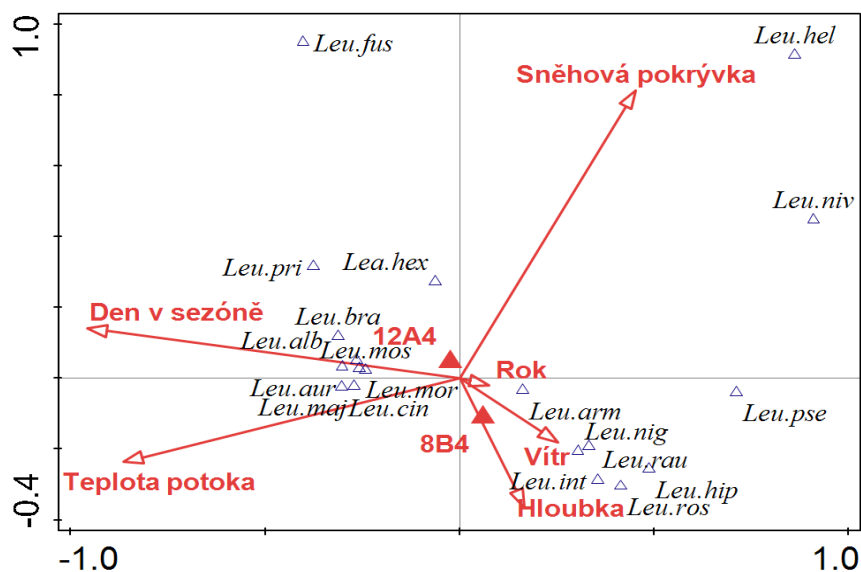
Graf 3: Species-rank graf s fitovanými modely dělení nik. 3a) Na pasti periodicky vysychající (8B4), 3b) Na pasti trvale zaplavené (12A4).

5.2 KANONICKÁ KORESPONDENČNÍ ANALÝZA (CCA)

Pomocí metody Kanonické korespondenční analýzy (dále již jen CCA) byly testovány vlivy proměnných na složení společenstva a na základě interaktivní forward selekce byly vybrány nejvýznamnější faktory. Do analýzy nebyly zahrnuty faktory teplota vzduchu a teplota vody v jezeře, které silně korelovaly s teplotou vody v potoce a proto byl do analýzy zahrnut jen jeden z těchto faktorů s největším ekologickým smyslem – tedy teplota vody v potoce.

Vybrané faktory vysvětlily 13,8 % variability v datech. Den v sezóně vyšel jako zdaleka nejprůkaznější faktor, který se na vysvětlené variabilitě podílel 49,5 % ($p.value=0.0084$). Další průkazné faktory s $p.value<0.05$ byly v tomto pořadí: sněhová pokrývka (1,6 %), teplota vody v potoku (14,1 %), konkrétní past (11,2 %), rok (3,1 %), vítr (2,5 %) a s téměř průkazným $p.value=0.09$ ještě hloubka vody (2,3 %).

Protože takto vytvořený graf (viz Graf. 4) je poměrně náročný na interpretaci, byly vytvořeny dva samostatné grafy.

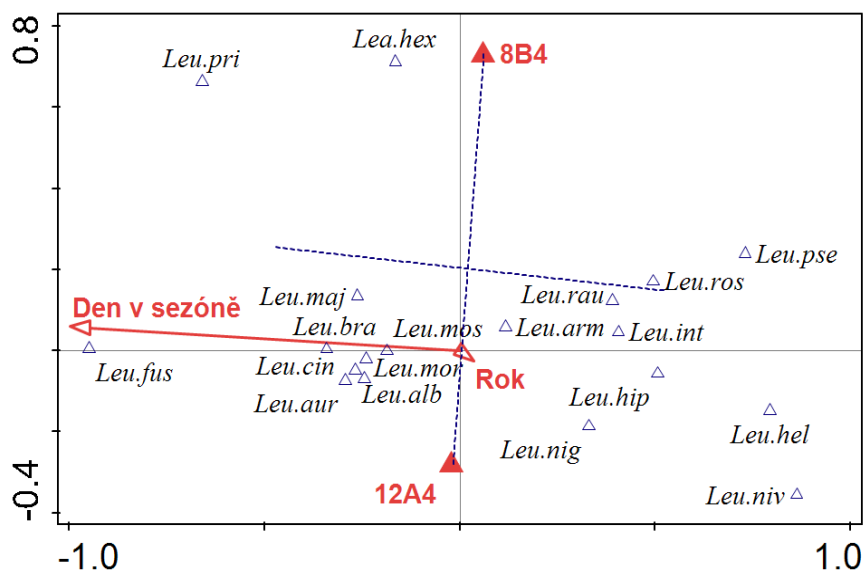


Graf 4: Vliv průkazných vysvětlujících proměnných na složení taxocenózy Leuctridae

V prvním grafu (Graf 5), vycházejícím z další CCA analýzy je znázorněn vliv proměnných, které chceme odrušit. Jedná se o vliv dnů v sezóně, který je zdaleka nejsilnější avšak triviální vysvětlující proměnou, která ukazuje, že bez ohledu na podmínky prostředí v emergenci druhů hraje nejdůležitější roli sezonalita. Dalším faktorem vypuštěným z následné analýzy je rok, který ukazuje, že v průběhu třiceti let došlo ke změně společenstev a faktor pasti, ukazující míru vazby druhů k typu pasti.

Interpretace grafu je taková, že ve směru šipky je posunuto optimum druhu vyjádřené bodem s názvem druhu. Zatímco tedy ve vztahu k sezóně mají druhy *Leuctra helvetica* či *Leuctra niveola* optimum emergence brzy na jaře, *Leuctra fusca* je pozdně podzimní druh. Celkově lze rozlišit dvě hlavní skupiny druhů: „jarní“ druhy v kladné části osy x a „pozdně letní“ druhy v záporné části osy.

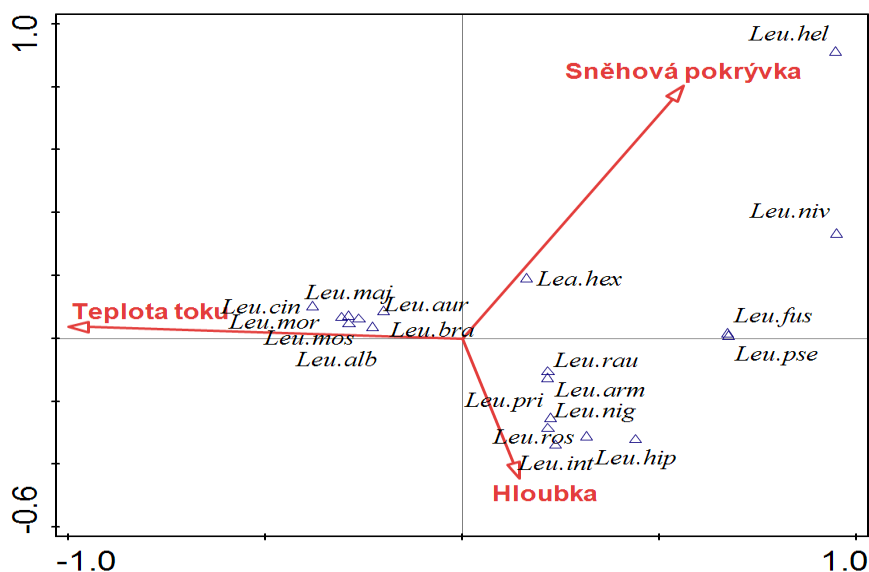
Pokud se vysvětlující proměnná vyskytuje jako faktor, je znázorněna jako bod a prezentuje vzdálenost od kolmice spuštěné mezi hladinami faktoru. Z tohoto úhlu pohledu pak druhy jako *Leuctra rossinae* nebo *Leuctra rauscheri* nevykazují preferenci pro jednu z pastí, zatímco druhy *Leuctra prima*, *Leuctra hexacantha* a *Leuctra pseudorosinae* emergují častěji v periodicky vysychající pasti, zatímco všechny ostatní druhy v trvale zaplavované pasti. Jinak průkazný vliv roku je zde promítnut do třetího rozměru, směřujícího pomyslně nahoru a bude interpretován dále v křivkách odpovědí druhů pro šest nejabundantnějších zástupců.



Graf 5: Vliv neklimatických faktorů na složení taxocenózy Leuctridae

Následně byla provedena parciální korespondenční analýza s interaktivní forward selekcí a s výše zmíněnými charakteristikami jako kovariátami pro klimatické faktory prostředí (Graf 6). Výběr tří nejvýznamnějších klimatických faktorů však strukturu emergencí společenstva vysvětluje jen z 5,4 %, celkově je však model průkazný ($p.value=0.001$). Faktorem zahrnujícím největší část vysvětlené variability je teplota vody v toku (26,0 %), dále pak míra sněhové pokrývky (17,2 %), posledním vybraným faktorem je hloubka, která sice vysvětluje jen 1,3 %, ale patřila mezi faktory, jejichž vliv nás přednostně zajímal díky těsné souvislosti s faktorem sucha.

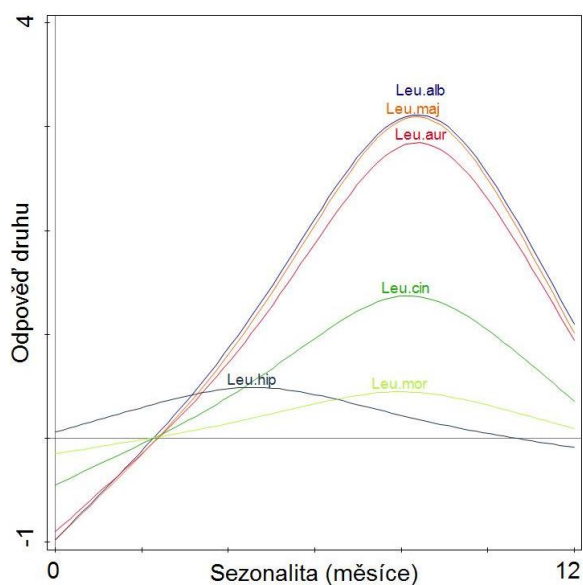
Ve směru šipky pro teplotu toku tak leží optima druhů jako *Leuctra cingulata* či *Leuctra mortoni*, naopak chladné vody preferují jednak podzimní druhy např. *Leuctra fusca*, jednak druhy brzkého jara jako *Leuctra helvetica* a *Leuctra niveola*. Tyto jarní druhy pak mají často emergenci ještě za sněhové pokrývky.



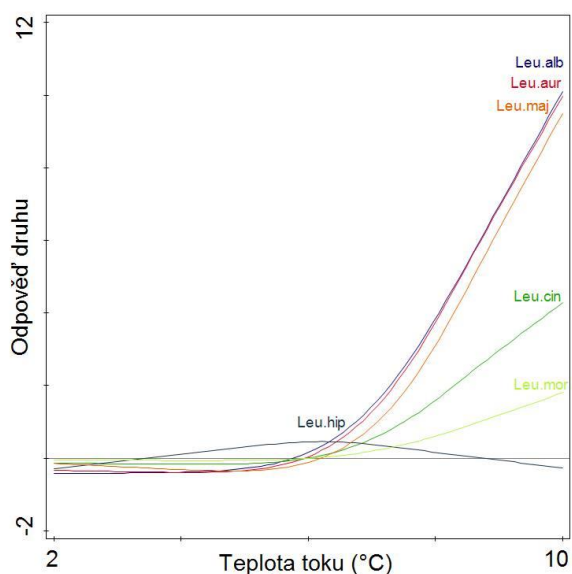
Graf 6: Složení emergencí společenstva v závislosti na klimatických vlivech prostředí

5.3 KŘIVKY ODPOVĚDI DRUHŮ

Bylo vybráno šest druhů s nejvyššími abundancemi, pro které byla odpověď na faktory prostředí zkoumána podrobněji. Jednalo se o druhy: *Leuctra alba*, *Leuctra aurita*, *Leuctra cingulata*, *Leuctra hippopus*, *Leuctra major* a *Leuctra mortoni*. První zkoumanou proměnnou byla sezonalita (Graf 7). Jak lze vyčíst z grafu, všechny druhy mají vysoce průkazný ($p.value=0.001$) unimodální pattern emergence. Všechny druhy mají vrchol emergence v osmém měsíci, kromě *Leuctra hippopus*, která má hlavní období aktivity v čtvrtém a pátém měsíci. Tento vztah lze částečně vysvětlit teplotními požadavky (Graf 8), kdy kromě *Leuctra hippopus* mající širší optimum pro emergenci kolem 6 °C, emergence ostatních druhů roste s přibývajícím teplotou kolem 10 °C. Navíc lze vidět, že odpověď druhu *Leuctra hippopus* na změnu teploty je poměrně malá, ukazuje na slabé ovlivnění teplotou vody, což souhlasí s tím, že druh svůj vývoj ukončuje v poměrně chladné vodě a je tak zřejmě na teplotu málo citlivý.



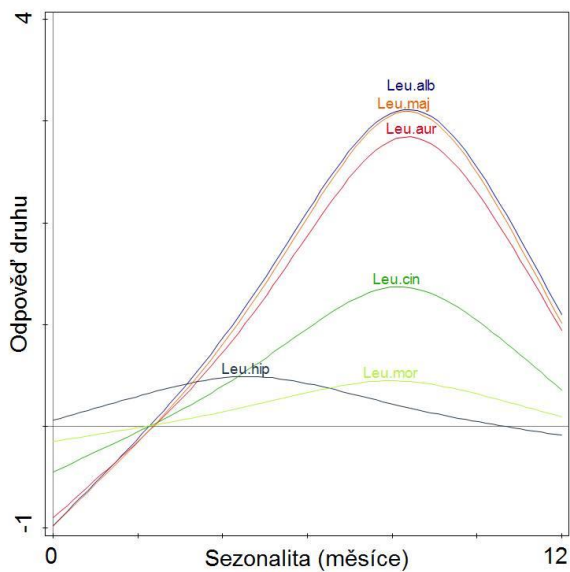
Graf 7: Vliv sezonality na emergenci vybraných druhů pošvatek



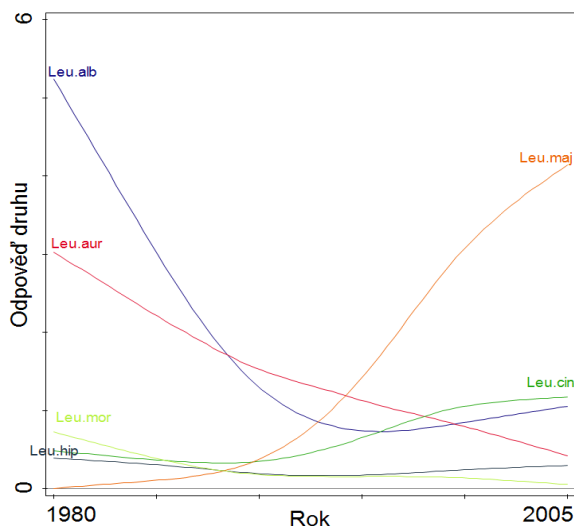
Graf 8: Vliv teploty toku na emergenci vybraných druhů pošvatek

Dále nás zajímala preferovaná hloubka vody pro emergenci druhů. Tento vztah nebyl pro žádný druh průkazný, kromě *Leuctra hippopus* ($p=0.0001$). Graf 9 ukazuje, že většina druhů emergovala při snížené hladině vody do 20 cm, pouze *Leuctra hippopus* z hlubší vody kolem 50 cm. Dále byly vytvořeny křivky vyjadřující dynamiku druhů na lokalitě v průběhu celých 30 let výzkumu (Graf 10). Zatímco došlo k průkaznému přírůstku u druhů *Leuctra cingulata* ($p=0.007$) a *Leuctra major* ($p=0.0001$), ostatní druhy ubývaly; průkazně *Leuctra albida*

($p=0.0001$) a *Leuctra mortoni* ($p=0.0013$), neprůkazně pak *Leuctra hippopus* ($p=0.095$) a *Leuctra aurita* ($p=0.2$).



Graf 9: Odpověď druhů na změny hloubky vody

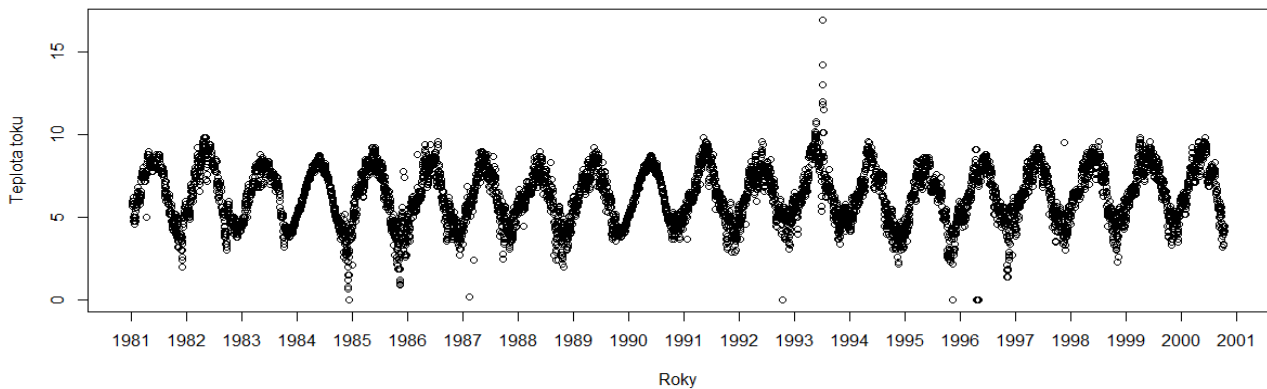


Graf 10: Odpověď druhů na množství jejich emergencí v průběhu 30 let výzkumu.

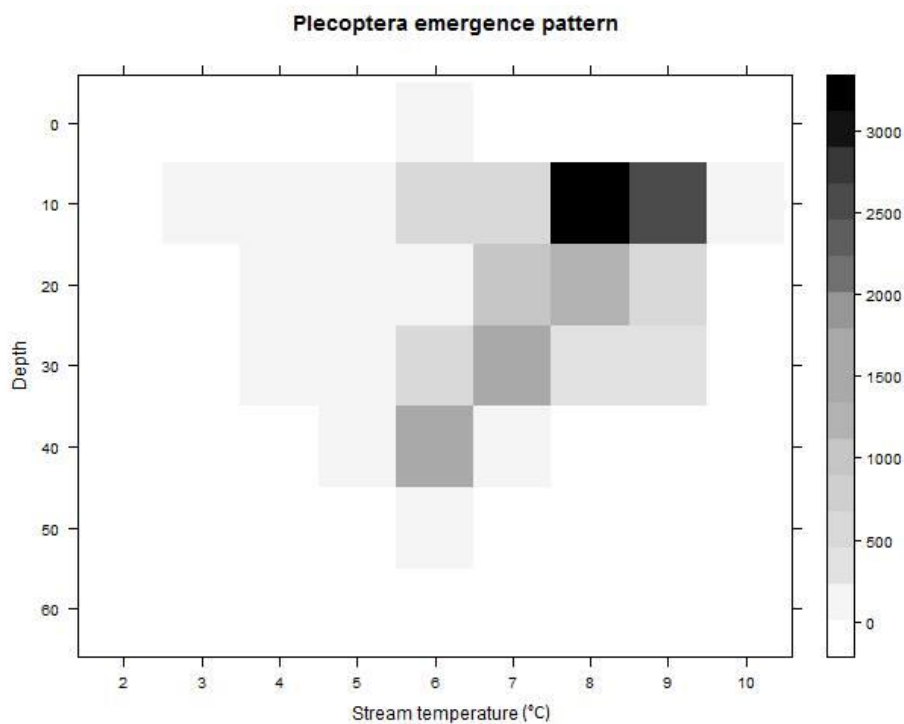
5.4 VZTAH DRUHŮ K TEPLITĚ A SET GRAFY

Teplota hraje mezi klimatickými faktory primární roli při emergenci druhů. Graf 11 prezentuje průběh teplot potoku za celou dobu výzkumu. Vidíme pravidelné roční výkyvy mezi 4 °C a 10 °C s poměrně málo častými extrémy, buď ve směru chladnějších (např. přelom roku 1984/1985 či 1985/1986) nebo i vyšších teplot (léto 1993). Jinak se teplota v potoce

chová pravidelně a nemá příliš velké výkyvy. Když se podíváme na emergenci ve vztahu k teplotě a hloubce pro všechny pošvatky (graf 12), tak vidíme, že k většině emergenčních událostí došlo v hloubce do 10 cm a při teplotě vody v toku 8 až 9 °C.



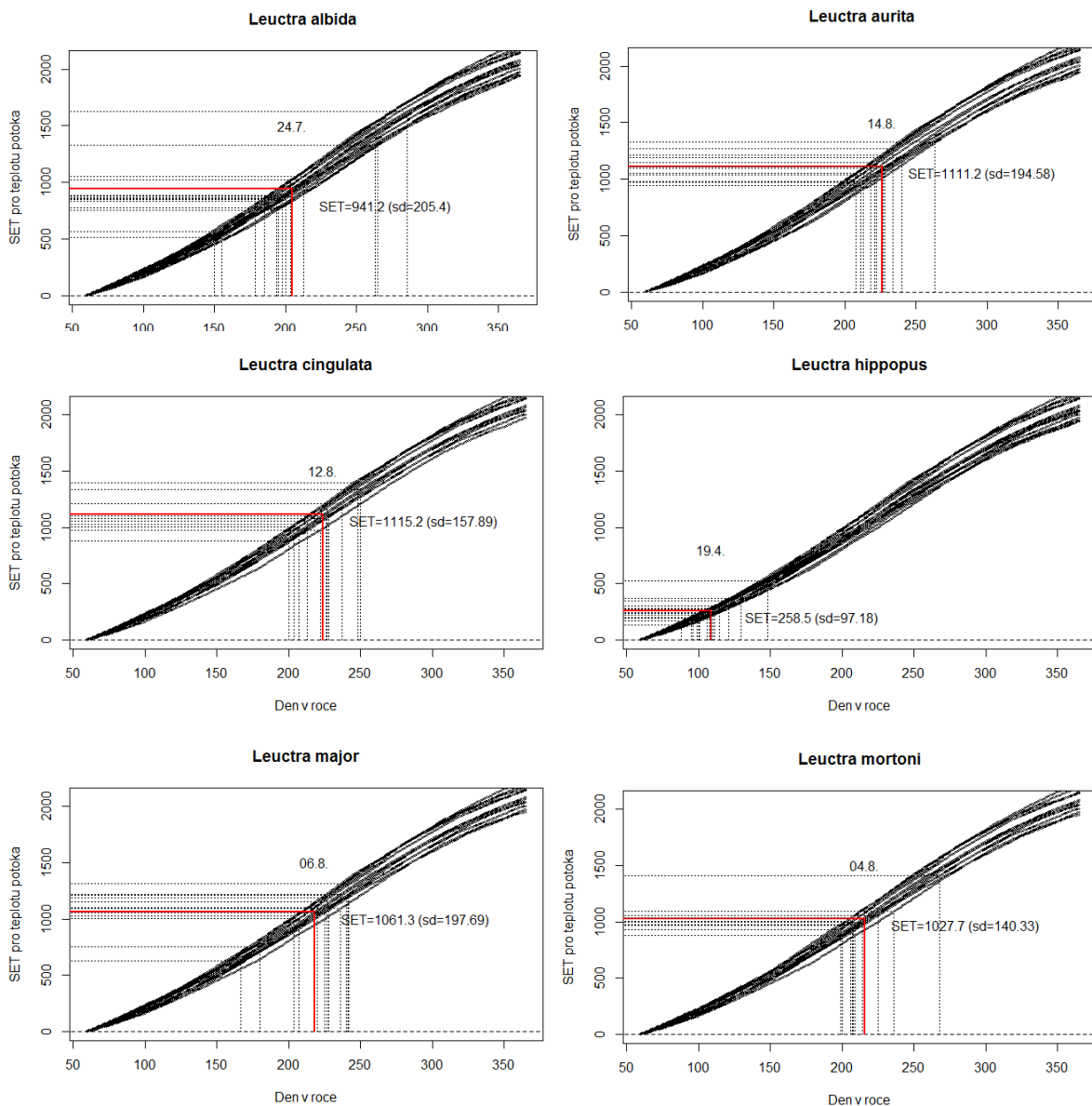
Graf 11: Vývoj fluktuací teplot v toku v průběhu let 1981 až 2001



Graf 12: Vzor emergence pošvatek ve vztahu k teplotě toku a hloubce. Tmavší barva znamená vyšší abundanci

Často je ale mnohem důležitější než teplota v době bezprostřední emergence součet teplot z předchozí doby. Vychází z předpokladu, že datum nástupu emergence lze předpovídat ze sumy denních stupňů od začátku jara roku, ve kterém má emergence probíhat (Flannagan & Cobb 1991). Tento pojem se označuje zkratkou SET a jedná se o sumu emergenčních teplot

nasbíraných od začátku třetího měsíce daného roku do doby emergence prvních imág druhu (viz. Graf 13). Jak je patrné z grafů, kromě druhu *Leuctra hippopus* (s emergencemi od poloviny dubna) dochází u ostatních k první emergenci od konce sedmého do poloviny osmého měsíce. Podle koeficientu variance, nejnižších hodnot nabývá u druhů *Leuctra cingulata* (0.14) či *Leuctra mortoni* (0.13), které by tak měly mít těsnější vazbu k požadované sumě teplot, zatímco na opačné straně s volnější vazbou jsou druhy *Leuctra albida* (0.22) a zejména *Leuctra hippopus* (0.38).

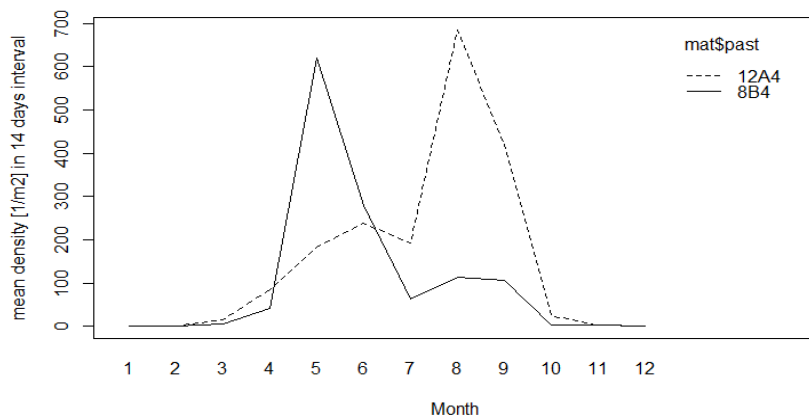


Graf 13: Sumy emergenčních teplot s vyznačením první emergence v sezóně pro šest vybraných druhů Leuctridae

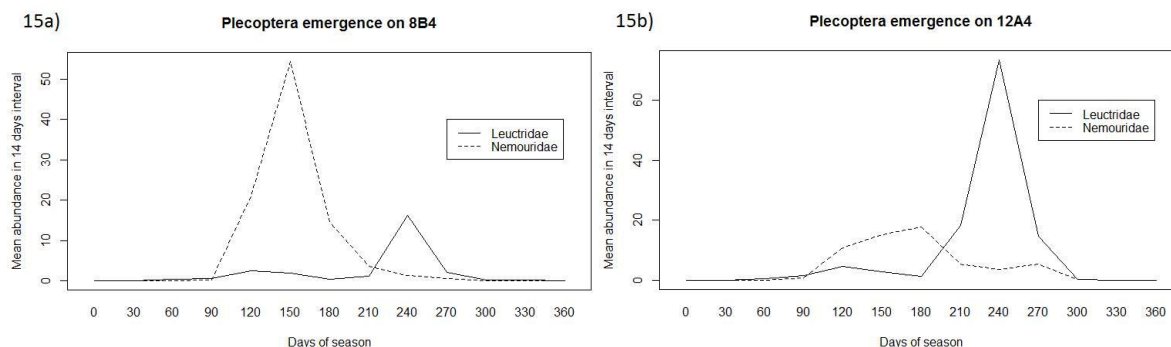
5.5 ROZDÍLY V EMERGENCI MEZI PASTMI

Jak už bylo ukázáno metodou rarefakce, trvale zaplavená past má mnohem větší počet emergujících jedinců čeledi Leuctridae než periodicky zaplavovaná past. Podíváme-li se na abundanci u všech zástupců řádu Plecoptera pomocí modelů geeglm, tak v trvale zaplavené pasti emergovalo více jedinců než v pasti periodicky vysychající, tento rozdíl je však díky velkým rozptylům mezi jednotlivými sběry neprůkazný (Wald=2.42, $p=0.12$).

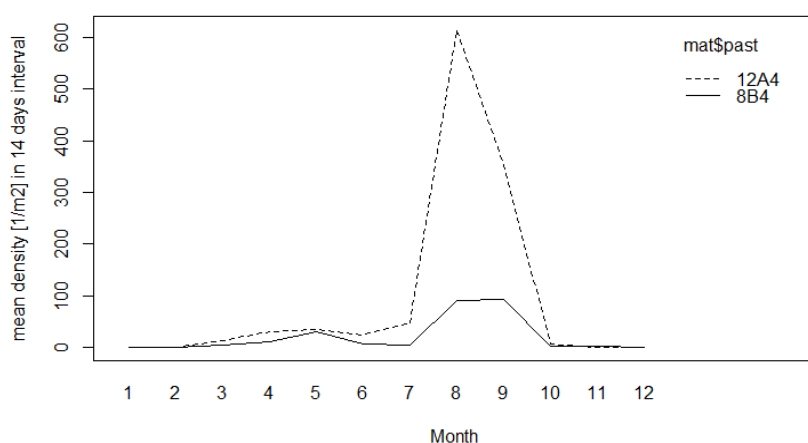
Zajímavý je však vzájemný vztah dvou nejabundantnějších čeledí, Leuctridae a Nemouridae, sezonality a pastí, pro který byl sestaven geeglm model s interakcí mezi zvolenými faktory. Zde již vychází, že v periodicky vysychající pasti 8B4 došlo k průkazně nižší emergenci obou čeledí než v trvale zaplavené pasti 12A4 (Wald=9.07, $p=0.0026$). Pokud bereme v úvahu obě pasti dohromady, abundance obou čeledí se neliší (Wald=0.03, $p=0.875$), naopak na obou pastech dochází k vysoce významným změnám emergence v průběhu sezóny (Wald=76.06, $p=2e-16$). Mezi oběma pastmi je významný rozdíl v době, kdy na nich k emergenci dochází (Wald=9.26, $p=0.023$). Zatímco v periodicky vysychající pasti 8B4 se nachází hlavní optimum emergence v průběhu pátého měsíce a s mnohem nižším druhým vrcholem se setkáváme v osmém měsíci, u pasti trvale zaplavené pasti 12A4 dochází k hlavnímu optimu v srpnu a mnohem menšímu druhému vrcholu emergence v červnu (Graf 14.). Jedná se však o posunutí emergence stejných druhů nebo jsou pasti kvůli své rozdílnosti preferovány jinými druhy? U čeledi Nemouridae dochází k dřívější emergenci než u čeledi Leuctridae (Wald=43.46, $p=4.3e-11$) a právě periodicky vysychající past 8B4 je průkazně preferována touto čeledí, zatímco permanentně zaplavená past 12A4 je vyhledávána čeledí Leuctridae (Wald=13.52, $p=0.0002$, Graf 15).



Graf 14: Vzájemné interakce mezi emergencí, sezonalitou a typem pasti



Graf 15: Rozdíl v emergenci čeledí Leuctridae a Nemouridae v průběhu sezony. 15a) Na pasti periodicky vysychající (8B4), 15b) Na pasti trvale zaplavené (12A4).



Graf 16: Rozdíl v emergenci čeledi Leuctridae mezi pastmi 12A4 a 8B4 v kontextu průběhu sezony

5.6 POMĚR POHLAVÍ

Protože u čeledi Leuctridae dochází často k vychýlenému poměru pohlaví ve prospěch samic, byl sestaven další geeglm model, se stejnou strukturou, jen faktor dvou čeledí byl, teď již jen pro čeleď Leuctridae, nahrazen faktorem dvou pohlaví. Nebyl prokázán rozdíl v poměru pohlaví (Wald=1.28, $p=0.26$), ve vztahu poměru pohlaví a pasti (Wald=0.1, $p=0.75$) ani ve vztahu poměru pohlaví a sezonality (Wald=1.61, $p=0.204$). U jednotlivých vybraných druhů ale můžeme u některých průkazně rozdíly mezi pohlavími pozorovat porovnáním pomocí Chíkvadrát testu.

U druhu *Leuctra albida* je průkazně vychýlení poměru pohlaví ve prospěch samic (Chisq=9.51, $p=0.002$), stejně tak u druhu *Leuctra hippopus* (Chisq=8, $p=0.0047$) a *Leuctra major* (Chisq=12.3, $p=0.0004$). Naopak u druhu *Leuctra cingulata* je silně vychýlený poměr

pohlaví ve prospěch samců (Chisq=17.2, p=3.33e-05). K žádnému vychýlení poměru pohlaví nedochází u druhů *Leuctra aurita* (Chisq=0.44, p=0.51) a *Leuctra mortoni* (Chisq=1.26, p=0.262). Chíkvadrát testy zastoupení všech druhů zvláště v obou pastech ukázaly u všech opět průkaznou preferenci pro trvale zaplavenou past 12A4 (na hladině významnosti p=0.05). Interakce mezi poměrem pohlaví a pastí je zobrazena na Grafu 17 v přílohách.

6 DISKUZE

6.1 OBECNÁ CHARAKTERISTIKA SPOLEČENSTVA

Preempční model dělení nik předpokládá při vstupu nového druhu do společenstva dělení nik na úkor méně početných druhů a měl by platit zejména ve společenstvech se silnou konkurencí druhů zabírajících podobné niky, či ve společenstvech často narušovaných disturbancemi (He & Tang 2008). Vzhledem k tomu, že byla hodnocena poměrně úzká taxocenóza čeledi Leuctridae, navíc tvořená jen druhy stejného rodu *Leuctra*, a vzhledem k tomu, že biotické faktory jako kompetice a predace velmi silně ovlivňují životní cykly pošvatek (Mazzacano & Black 2008), nejde o překvapivý výsledek.

6.2 KANONICKÁ KORESPONDENČNÍ ANALÝZA (CCA)

Teplota toku, která spolu se sezonalitou byla proměnnou vysvětlující největší podíl variability v datech je obecně považována za hlavní faktor řídící periodu emergence (Masteller, 1993) a celkově životní cykly pošvatek (Williams et al. 1995; Haidekker & Hering 2008). Sněhová a ledová pokrývka, které taktéž patřily mezi významné vysvětlující proměnné, ovlivňují emergenci pošvatek tím, že udržují teplotu vody blízko zmrznutí a zabraňují jejímu ohřevu odrazem slunečního záření (Clifford 1969; Nebeker 1971). Pravděpodobně proto druhy brzkého jara patří zřejmě mezi ty, jejichž růst je málo závislý na teplotě.

Z analýzy vyplývá, že většina běžných druhů jako *Leuctra major* či *Leuctra aurita* emerguje během léta za nízkého stavu vody, zatímco k emergenci *Leuctra hippopus* či *Leuctra interimus* dochází z hluboké vody na jaře. Faktor hloubky nás zajímal kvůli souvislosti se sezónním průtokem, hrajícím úlohu v načasování začátku emergence (Flannagan & Cobb 1991), kdy počátek celého procesu nastává během vysokého jarního průtoku. Nízký průtok emergenci většinou potlačuje a jsou jím ohroženy zejména druhy s obdobím emergence posunutým na začátek podzimu, kdy dokonce vznikají vyschlé úseky, v nichž k emergenci nedochází (Flannagan & Cobb 1991). Hloubka toku má ale i přímý vliv a druhy pošvatek se liší ve výškách hladiny preferovaných pro emergenci (Puckridge et al.

1998; Pastuchová et al. 2008). Emergence většiny běžných druhů v období snížené hladiny spolu s nízkou průkazností faktoru hloubky naznačují, že průtok vody není pro čeled' Leuctridae na konkrétním stanovišti příliš limitující.

Mezi nejméně vysvětlující proměnné celkově patřil faktor slunečního záření. Přítom fotoperioda je známa jako spouštěč nástupu emergence (Khoo 1964). Mezi fotoperiodickým stimulem a odpovědí ale může uplynout řada měsíců (Nebeker 1971). Důležitým faktorem je také lunární fáze (Danthanarayana 1986; Nowinszky et al. 2010) kdy k nástupu emergence dochází zejména v noci (Flannagan & Cobb 1991). Z tohoto důvodu by bylo zajímavé doplnit data informací o lunární fázi.

6.3 KŘIVKY ODPOVĚDI DRUHŮ

Emergenční perioda většiny běžných druhů pošvatek je unimodální (Singh et al. 1984; Petersen et al. 1999). Jednotlivé druhy pošvatek se v teplotních požadavcích pro nástup emergence liší, kdy musí dojít k překonání kritické teploty, která je u každého druhu specifická (Bottorff & Bottorff 2007; Li et al. 2009; Li et al. 2011). Spodní práh teplot zajišťující vysokou úspěšnost emergence se pro většinu druhů pohybuje kolem 8 °C a obecně v rozmezí 5 – 10 °C (Settem & Brittain 1985), avšak například u druhu *Isogrenoides zionensis* dochází k emergenci až při teplotě vody kolem 13 °C (Sandberg & Stewart 2005) a u druhu *Pteronarcys dorsata* dokonce až při 15 °C (Nebeker 1971). K nejmasivnějšímu výletu imág pošvatek tak dochází v období roku se vzrůstající teplotou, ve Střední Evropě nejčastěji v květnu a červnu při teplotách toku od 8 °C do 15 °C (Sandberg & Stewart 2005). Předčasná emergence může být indukována experimentálně teplotní regulací v laboratoři (Nebeker 1971), ke zpoždění naopak může docházet v letech s nízkou teplotou vody v období před emergencí (Elliot 1967; Harper & Pilon 1970).

K vývoji změn hojnosti druhů v průběhu let je zajímavé zmínit ekologii a distribuci obou druhů, které přibývaly. *Leuctra cingulata* je druh s rozšířením spíše na jihu, který např. v ČR má severní hranici areálu (Bojková & Soldán, 2013) a jeho přírůstek může korespondovat s recentním šířením mnoha teplomilných druhů směrem na sever a do vyšších nadmořských výšek. *Leuctra major* je jedním z mála druhů pošvatek, který dobře snáší organické znečištění toků (Puig 1984).

6.4 VZTAH DRUHŮ K TEPLITĚ A SET GRAFY

Mělo by platit, že čím je teplota vody vyšší, tím rychleji dojde k nasbírání potřebných denních stupňů, rychlejšímu ukončení larválního stádia a v důsledku k menšímu časovému rozptylu

emergence. Tepelný režim konkrétního toku tak hraje v době nástupu emergence hlavní roli a stejné druhy pošvatek v jiných tocích mohou mít jiný model emergence (Nebeker 1971). Během výzkumu byla výjimečně zaznamenána emergence jednoho jedince i o několik měsíců dříve, než bylo pro druh typické, tyto odlehle hodnoty nebyly brány v potaz. Rod *Leuctra* je homogenní s podobnými dospělci různých druhů (Ravizza 2002) a tak se v těchto případech mohlo jednat o výjimečné záměny v determinaci. Naopak ke zpoždění mohlo docházet v letech s nízkou teplotou vody v období před emergencí (Elliott 1967; Harper & Pilon 1970). Zjištěné doby nástupu emergence dobře odpovídají údajům zjištěným v literatuře (Vinçon & Ravizza 2001; Ravizza 2002; Bojková & Soldán 2013).

Koeficient variance odráží míru, do jaké se dá předpovídat nástup emergence a mohl by tak být vyjádřením míry její synchronizace. Vysoce synchronní druhy, které by měly mít nízký koeficient variance, mají silnější požadavky na minimální teploty a sumu denních stupňů (Dobrin & Giberson 2003), to však omezuje jejich možnosti kolonizace chladnějších toků (Sweeney 1984), kde chybí teplotní stimulace potřebná k synchronizaci vývoje (Williams & Hogg 1988; Wallace & Anderson 1996). Naopak asynchronní druhy, které by měly mít koeficient variance vyšší, jsou v chladných tocích častější (Singh et al 1984; Williams & Hogg 1988). Za asynchronní by se tak dal považovat druh *Leuctra hippopus* s vysokým koeficientem variance, u něhož dochází k emergenci již za nízkých jarních teplot, a dle literatury k němu může docházet i za vysokých teplot v průběhu léta (Puig 1984).

6.5 ROZDÍLY V EMERGENCI MEZI PASTMI

Pošvatky v trvale zaplavené pasti 12A4 i periodicky vysychající pasti 8B4 vykazují dva (jeden menší a jeden větší) vrcholy emergence. Tento model odpovídá bimodálnímu průběhu emergence pošvatek, který je běžný ve střední Evropě (Wolf & Zwick 1989). Past 8B4 je vysychající pastí, proto je více náchylná na změny hladiny vody v průběhu sezóny. Z tohoto důvodu na ní zřejmě dochází k emergenci dříve než v pasti 12A4 a je zde větší podíl zástupců čeledi Nemouridae. Dřívější nástup emergence u čeledi Nemouridae může být adaptací sloužící u této čeledi k přečkání letního období vysychání (Brittain 1991). Čeď Nemouridae je právě známa svou vazbou na přerušované drobné toky (Banks et al. 2007), kdy v dočasných tocích přežívají pomocí asynchronní emergence, zrychlování vývoje během dlouhé fotoperiody či diapauzou vajíček během letního sucha (Dieterich & Anderson 1995).

Když se zaměříme zvláště jen na čeď *Leuctridae*, vidíme, že dochází v podstatě jen k jednomu vrcholu emergence v srpnu, a že k mnohem vyšší emergenci dochází v trvale zaplavené pasti (Graf 16.). To příliš neodpovídá faktu, že k nejmasivnější emergenci pošvatek

dochází v období roku se vzrůstající teplotou. Ve střední Evropě by to mělo být nejčastěji na jaře, v květnu a červnu při teplotách toku od 8 °C do 15 °C (Sandberg & Stewart 2005). Je tomu zřejmě proto, že se jedná o horské lokality a teplota vzduchu se s nadmořskou výškou snižuje o 6,2 °C na 1 000 m, což ovlivňuje i teplotu vody (Mani 1962) a vede k pozdějšímu nástupu léta v horách (Nebeker 1971).

6.6 POMĚR POHLAVÍ

Vychýlený poměr pohlaví ve prospěch samic je dobře znám u druhu *Leuctra hippopus* ale i u jiných běžných druhů čeledi Leuctridae a některých zástupců Nemouridae. Poměr pohlaví může být posunut konstantně po celou dobu nebo může být vychýlen až ke konci sezóny (Petersen et al., 1999). Vzácně a lokálně dochází k vychýlení poměru pohlaví i opačným směrem (Sandberg & Stewart, 2005) jako se tomu stalo u druhu *Leuctra cingulata*.

7 ZÁVĚR

Periodicky vysychající past má méně početné avšak druhově bohatší společenstvo, než past trvale zaplavená. Tento fakt může souviset s preempčním rozdělením nik v obou taxocenózách, kdy pro vývoj larev lepší prostředí pasti trvale zaplavené pasti může podporovat vyšší abundance běžných druhů na úkor druhů méně konkurenčně schopných. Na složení emergence společenstev měla zdaleka nejvyšší vliv sezonalita, z klimatických faktorů pak i po jejím odrušení teplota toku, obecně považována za jeden z nejvýznamnějších faktorů. Naopak další sledovaná klíčová proměnná – hloubka vody, která může úzce souviset s nástupem období sucha, jakožto dalším významným faktorem nehrála příliš podstatnou roli. V průběhu 30 let výzkumu došlo ve zkoumané oblasti také ke změnám hojnosti druhů, kdy například na začátku poměrně vzácný druh *Leuctra major* se stal ke konci studie jedním z nejhojnějších zástupců.

Na úrovni celého řádu Plecoptera docházelo k emergencím většiny jedinců z vody o malé hloubce při vyšší teplotě. U hojnějších druhů čeledi Leuctridae existovala silná pozitivní závislost mezi počtem emergujících jedinců a teplotou vody a negativní vztah emergence a hloubky, s výjimkou druhu *Leuctra hippopus*, který emerguje v brzkém jarním období z poměrně hluboké vody. V rámci čeledi Leuctridae jen několik málo spíše vzácnějších druhů preferovalo periodicky vysychající past. Naopak zástupci čeledi Nemouridae byli mnohem hojnější právě v této pasti. Jejich přežití zde zřejmě umožňuje včasnější nástup emergence v jarním období, v čase větší hloubky toku a také zřejmě nižší konkurence ze strany zástupců čeledi Leuctridae. Větší počet samic než samců u některých zástupců čeledi Leuctridae (*Leuctra albida*, *L. hippopus*, *L. major*) potvrzuje fakt o vychýleném poměru pohlaví, známý z mnoha jiných studií.

8 LITERATURA

- Albariño, R. J., & Balseiro, E. G. (1998): Larval size and leaf conditioning in the breakdown of *Nothofagus pumilio* leaves by *Klapopteryx kuscheli* (Insecta, Plecoptera) in a South Andean Stream. *International Review of Hydrobiology*, 83(5-6): 397-404.
- Alekseev, V. R., Hwang, J. S., & Tseng, M. H. (2006): Diapause in aquatic invertebrates: what's known and what's next in research and medical application. *Journal of Marine Science and Technology*, 14(4): 269-286.
- Araya, M. & Schmid P. E. (1995): The invertebrate species of a gravel stream. *Jahresbericht Biologische Station Lunz*, 15: 11-21.
- Aubert, J. F. (1959): Plecoptera. Imperimerie La Concorde, Lausanne. 132 pp.
- Banks, J. L., Li, J., and 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. *Journal of the North American Benthological Society*, 26(4): 34-46.
- Baumann, R. W. (1979): Nearctic stonefly genera as indicators of ecological parameters (Plecoptera: Insecta). *The Great Basin Naturalist*: 241-244.
- Bispo, P. C., Froehlich, C. G., & Oliveira, L. G. (2002): Spatial distribution of Plecoptera nymphs in streams of a Mountainous area of central Brazil. *Brazilian Journal of Biology*, 62(3): 409-417.
- Bojková, J., & Soldán, T. (2013): Stoneflies (Plecoptera) of the Czech Republic: species checklist, distribution and protection status. *Acta Entomologica Musei Nationalis Pragae*, 53: 443-484.
- Bottorff, R. L., & Bottorff, L. D. (2007): Phenology and diversity of adult stoneflies (Plecoptera) of a small coastal stream, California. *Illiesia*, 3(1): 1-9.
- Bouchard, R. W., Jr. (2004): Guide to aquatic macroinvertebrates of the Upper Midwest. Water Resources Center, University of Minnesota, St. Paul, MN. 208 pp.
- Brittain, J. E. (1990): Life history strategies in Ephemeroptera and Plecoptera, In: Campbell, I. C. (Ed.) *Mayflies and stoneflies: Life histories and biology*, Proceedings of the 5th International Ephemeroptera Conference and the 9th International Plecoptera Conference, Dordrecht, Kluwer Academic Publication. (pp. 1-12).

- Brittain, J. (1991): Life history characteristics as a determinant of the response of mayflies and stoneflies to man-made environmental disturbance (Ephemeroptera and Plecoptera). In: J. Alba-Tercedor, J. & Ortega A. S. (Eds.): Overview and strategies of Ephemeroptera and Plecoptera, Proc. Vith Int. Conf. Ephemeroptera & Plecoptera, Granada, – Sandhill Crane Press, (pp. 539-545).
- Butler, M. G. (1984): Life histories of aquatic insects. New York: Praeger.
- Clifford, H. F. (1969): Limnological features of a northern brown-water stream, with special reference to the life histories of the aquatic insects. *American Midland Naturalist*: 578-597.
- Collier, K. J. & Scarsbrook, M. R. (2000): Use of riparian and hyporheic habitats. In: Collier, K. J. & Winterbourn, M. J. (eds.). *New Zealand stream invertebrates: ecology and implications for management*. New Zealand Limnological Society, Christchurch, New Zealand. 415 pp.
- Connolly, N. M., Crossland, M. R., & Pearson, R. G. (2004): Effect of low dissolved oxygen on survival, emergence, and drift of tropical stream macroinvertebrates. *Journal of the North American Benthological Society*, 23(2): 251-270.
- Corbet, P. S. (1964): Temporal patterns of emergence in aquatic insects. *The Canadian Entomologist*, 96(1-2): 264-279.
- Danthanarayana, W. (Ed.). (2012): *Insect flight: dispersal and migration*. Springer Science & Business Media. Berlin, 283 pp.
- Davies, I. J. (1984): Sampling aquatic insect emergence. In: Downing, J. A., Rigler, F. H. (eds.): *A Manual on Methods for the Assessment of Secondary Productivity in Fresh Water*. Blackwell Scientific Publications. Oxford. (pp. 161-228)
- Dieterich, M., & Anderson, N. H. (1995): Life cycles and food habits of mayflies and stoneflies from temporary streams in western Oregon. *Freshwater Biology*, 34(1): 47-60.
- Dobrin, M., & Giberson, D. J. (2003): Life history and production of mayflies, stoneflies, and caddisflies (Ephemeroptera, Plecoptera, and Trichoptera) in a spring-fed stream in Prince Edward Island, Canada: evidence for population asynchrony in spring habitats?. *Canadian Journal of Zoology*, 81(6): 1083-1095.
- Elexová, E., & Némethová, D. (2003): The effect of abiotic environmental variables on the Danube macrozoobenthic communities. *Limnologica-Ecology and Management of Inland Waters*, 33(4): 340-354.

- Elliott J. M. (1967): Invertebrate drift in a Dartmoor stream. *Archiv für Hydrobiologie*, 63: 202-237.
- Fisher S. (1999): Verteilung und Wanderverhalten der Mühlkoppe (*Cottus gobio* L.) in einem astatischen Bachabschnitt. *Jahresbericht Biologische Station Lunz*, 16: 75-81
- Flannagan, J. F., & Cobb, D. G. (1991): Emergence of stoneflies (Plecoptera) from the Roseau river, Manitoba. *American Midland Naturalist*, 82: 47-54.
- 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(3): 463-481.
- Hildrew, A. G., Townsend, C. R., & Henderson, J. (1980): Interactions between larval size, microdistribution and substrate in the stoneflies of an iron-rich stream. *Oikos*, 89: 387-396.
- Huryn, A. D., & Wallace, J. B. (2000): Life history and production of stream insects. *Annual review of entomology*, 45(1): 83-110.
- Hynes, H. B. N. (1976): Biology of Plecoptera. *Annual review of entomology*, 21(1): 135-153.
- Iannilli, V., & Fochetti, R. & Tierno de Figueroa, J. M. T. (2002): Life cycle of *Dinocras cephalotes* (Curtis, 1827) in Central Italy (Plecoptera, Perlidae). *Boletín de la SEA*, (31): 177-179.
- Jacobs, J. (2011): Individual Based Rarefaction using R-package [online]. Poslední aktualizace 30. 5. 2011 [citace: 6. 12. 2015]. Dostupné z: <http://www.jennajacobs.org/R/rarefaction.html>
- Jáimez-Cuéllar, P., & Tierno de Figueroa, J. T. (2005): Local emergence distribution patterns in *Dinocras cephalotes* (Plecoptera, Perlidae). *Biologia*, 60(5): 539-543.
- Jursík, M., Holec, J., Soukup, J., & Venclová, V. (2010): Seasonal emergence of selected summer annual weed species in dependence on soil temperature. *Plant, Soil and Environment*, 56(9): 444-450.
- Khoo (1964): Studies on biology of stoneflies. Ph.D. Thesis, University of Liverpool, Liverpool.
- Klemens W. E. (1991): Zur gerinnegeometrie und typisierung des Oberen Seebachs, Lunz/See (Niederösterreich),(Abschnitt-Wehr Mittersee bis Absturz unterhalb Teststrecke Ritrodat). *Jahresbericht Biologische Station Lunz*, 13: 37-48 pp

- Kozáčková, Z., de Figueroa, J. M. T., López-Rodríguez, M. J., Beracko, P., & Derka, T. (2009): Life history of a population of *Protonemura intricata* (Ris, 1902), (Insecta, Plecoptera) in a constant temperature stream in Central Europe. *International Review of Hydrobiology*, 94(1): 57-66.
- Kruitbos, L. M., Tetzlaff, D., Soulsby, C., Buttle, J., Carey, S. K., Laudon, H., & Shanley, J. (2012): Hydroclimatic and hydrochemical controls on Plecoptera diversity and distribution in northern freshwater ecosystems. *Hydrobiologia*, 693(1): 39-53.
- Lellák, J., Kořínek, V., Fott, J., Kořínková, J. & Punčochář, P. (1982): *Biologie vodních živočichů*. Praha: Univerzita Karlova. 220 pp.
- Li, F., Cai, Q., & Liu, J. (2009): Temperature-Dependent Growth and Life Cycle of *Nemoura sichuanensis* (Plecoptera: Nemouridae) in a Chinese Mountain Stream. *International Review of Hydrobiology*, 94(5): 595-608.
- Li, J. L., Johnson, S. L., & Banks Sobota, J. (2011): Three responses to small changes in stream temperature by autumn-emerging aquatic insects. *Journal of the North American Benthological Society*, 30(2): 474-484.
- Lillehammer, A., Brittain, J. E., Saltveit, S. J., & Nielsen, P. S. (1989): Egg development, nymphal growth and life cycle strategies in Plecoptera. *Ecography*, 12(2): 173-186.
- Lopez-Rodriguez, M. J., Bo, T., Tierno de Figueroa, J. M., & Fenoglio, S. (2010): Nymphal trophic behaviour of two Nemouridae species (Insecta, Plecoptera) in the Curone creek (northern Apennines, Italy). *Entomological science*, 13(3): 288-292.
- López-Rodríguez, M. J., de Figueroa, J. T., Fenoglio, S., Bo, T., & Alba-Tercedor, J. (2009): Life strategies of 3 Perlodidae species (Plecoptera) in a Mediterranean seasonal stream in southern Europe. *Life*, 28(3): 611-625.
- Macan, T. T. (1962): Ecology of aquatic insects. *Annual Review of Entomology*, 7(1): 261-288.
- Mani, M. S. (1962): *Introduction to high altitude entomology*. První vydání, Methuen & Co, London. 321 pp.
- Masteller, E. C. (1993): Comparison of tropical and temperate emergence phenology of aquatic insects from Puerto Rico and Pennsylvania. *Journal of the Kansas Entomological Society*, 66: 192-199.
- Mazzacano, C., & Black, S. H. (2008): Using aquatic macroinvertebrates as indicators of stream

flow duration. The Xerces Society, Portland, OR. 33 pp.

Morales, M. & Murdoch, D. (2012): *sciplot*: Scientific Graphing Functions for Factorial Designs. R package version 1.1-0. Dostupné z: <http://CRAN.R-project.org/package=sciplot>

Nagell, B., & Larshammar, P. (1981): Critical oxygen demand in Plecoptera and Ephemeroptera nymphs as determined by two methods. *Oikos*, 90: 75-82.

Nebeker, A. V. (1971): Effect of temperature at different altitudes on the emergence of aquatic insects from a single stream. *Journal of the Kansas Entomological Society*, 44: 26-35.

Nowinszky, L., Petrányi, G., & Puskás, J. (2010): The relationship between lunar phases and the emergence of the adult brood of insects. *Applied Ecology and Environmental Research*, 8(1), 51-62.

Oberndorfer, R. Y., & Stewart, K. W. (1977): The life cycle of *Hydroperla crosbyi* (Plecoptera: Perlodidae). *The Great Basin Naturalist*, 37: 260-273.

Oksanen, J., Blanchet, F. G., Kindt, R., Legendre, P., Minchin, P. R., O'Hara, R. B., Simpson, G. L., Solymos, P., Stevens, M. H. H., & Wagner, H. (2014): *vegan*: Community Ecology Package. R package version 2.2-0. Dostupné z: <http://CRAN.R-project.org/package=vegan>

Pařil, P., Bojková, J., Špaček, J., & Helešic, J. (2008): Ecology of *Leuctra geniculata* (Plecoptera: Leuctridae), an Atlantomediterranean species on the north-eastern border of its area. *Biologia*, 63(4): 574-581.

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

Petersen, I., Winterbottom, J. H., Orton, S., Friberg, N., Hildrew, A. G., & Spiers, D. C. (1999): Emergence and lateral dispersal of adult Plecoptera and Trichoptera from Broadstone Stream, UK. *Freshwater Biology*, 42(3): 401-416.

Pryce D., Macadam C. & Brooks S (2007): *Guide to the British Stonefly (Plecoptera) families: adults and larvae*. 3p.

Puckridge, J. T., Sheldon, F., Walker, K. F., & Boulton, A. J. (1998): Flow variability and the ecology of large rivers. *Marine and freshwater research*, 49(1): 55-72.

- Puig, M. A. (1984): Distribution and ecology of the stoneflies (Plecoptera) in Catalanian rivers (NE-Spain). *Annales de limnologie*, 20 (1-2): 75-79.
- R Core Team (2014): R: A Language and Environment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing. Dostupné z: <http://www.R-project.org/>
- Ravizza, C. (2002): Atlas of the Italian Leuctridae (Insecta, Plecoptera) with an appendix including Central European species, 44: 1-42.
- Ravizza, C., & Vinçon, G. (1998): Les Leuctridés (Plecoptera, Leuctridae) des Alpes. *Mitteilungen Schweizerische Entomologische Gesellschaft*, 72: 285-342.
- Sættem, L. M., & Brittain, J. E. (1985): Life cycles and emergence of Ephemeroptera and Plecoptera from Myrkdalsvatn, an oligotrophic lake in Western Norway. *Aquatic insects*, 7(4): 229-241.
- Sandberg, J. B., & Stewart, K. W. (2005): Life history of the stonefly *Isogenoides zionensis* (Plecoptera: Perlodidae) from the San Miguel river, Colorado. *Illiesia*, 1: 21-32.
- Sarkar, D. (2008): *Lattice: Multivariate Data Visualization with R*. Springer, New York. ISBN 978-0-387-75968-5. Dostupné z: <http://lmdvr.r-forge.r-project.org>
- Silveri, L. (2008): Plecoptera in Trentino: distribution and ecology. PhD Dissertation, Parma University, Parma.
- Singh, M. P., Smith, S. M., & Harrison, A. D. (1984): Emergence patterns of the stoneflies (Plecoptera) from a wooded stream in Southern Ontario. *Aquatic insects*, 6(4): 233-243.
- Snellen, R. K., & Stewart, K. W. (1979): The life cycle and drumming behavior of *Zealeuctra claasseni* (Frison) and *Zealeuctra hitei ricker and ross* (Plecoptera: Leuctridae) in Texas, USA 1. *Aquatic Insects*, 1(2): 65-89.
- Stummer C. (1982): Emergenzuntersuchungen im "Ritrodal-Areal". *Jahresbericht Biologische Station Lunz*, 5: 77-97.
- Stewart, K. W., & Anderson, N. H. (2010): The life history of *Ostrocerca dimicki* (Frison) in a shortflow, summer-dry Oregon stream. *Illiesia*, 6: 52-57.
- Stewart, K. W., & Zeigler, D. D. (1984): Drumming behavior of twelve North American stonefly (Plecoptera) species: First descriptions in Peltoperlidae, Taeniopterygidae and Chloroperlidae 1. *Aquatic Insects*, 6(1): 49-61.

- Sweeney B. W. (1984): Factors influencing life history patterns of aquatic insects. In: *The Ecology of Aquatic Insects* (Eds V. H. Resh & D. M. Rosenberg). Praeger, New York, NY. pp. 56-100.
- Sweeney, B. W. (1993): Effects of streamside vegetation on macroinvertebrate communities of White Clay Creek in eastern North America. *Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia*, 133: 291-340.
- Thomsen, A. G., & Friberg, N. (2002): Growth and emergence of the stonefly *Leuctra nigra* in coniferous forest streams with contrasting pH. *Freshwater Biology*, 47(6): 1159-1172.
- Tierno de Figueroa, J. M., Luzón-Ortega, J. M., & López-Rodríguez, M. J. (2006): Mating balls in stoneflies (Insecta, Plecoptera)= Las bolas de apareamiento en plec6pteros (Insecta, Plecoptera). *Zoologica baetica*, (17): 93-96.
- Tixier, G., & Gu6rold, F. (2005): Plecoptera response to acidification in several headwater streams in the Vosges Mountains (northeastern France). *Biodiversity & Conservation*, 14(6): 1525-1539.
- Vincent, W. F., & Pienitz, R. (1996): Sensitivity of high-latitude freshwater ecosystems to global change: temperature and solar ultraviolet radiation. *Geoscience Canada*, 23(4).
- Vinçon, G., & Ravizza, C. (2001): Leuctridae (Plecoptera) of the Pyrenees. In *Annales de Limnologie-International Journal of Limnology*, 37(4): 293-322.
- Vinson, M. R., & Hawkins, C. P. (1998): Biodiversity of stream insects: variation at local, basin, and regional Scales 1. *Annual review of entomology*, 43(1): 271-293.
- Wagner, F. H. Bretschko, G. (2002): Interstitial flow through preferential flow paths in the hyporheic zone of the Oberer Seebach, Austria. *Aquatic Sciences-Research Across Boundaries*, 64(3): 307-316.
- Wagner, F. H. & Leichtfried, M. (2003): Endbericht des Langzeit-Forschungsprogramms Ritrodat. Mondsee: Institute for Limnology. Austrian Academy of Science. 132 p.
- Wallace, J. B., & Anderson, N. H. (1996): Habitat, life history, and behavioral adaptations of aquatic insects. In: *An introduction to the aquatic insects of North America*. Kendall/Hunt Publishing Co, Dubuque, pp 41-73.
- Waringer, J. A. (1986): The abundance and distribution of caddisflies (Insecta: Trichoptera) caught by emergence traps in the „Ritrodat“ research area of the Lunzer Seebach (Lower

- Austria) from 1980 to 1982. *Freshwater Biology*, 16: 49-59
- Williams, D. D. & Feltmate, B. W., (1992): *Aquatic insects*. Redwood Press Ltd., Melksham, 358 pp.
- Williams, D. D., & Hogg, I. D. (1988): Ecology and production of invertebrates in a Canadian coldwater spring-springbrook system. *Ecography*, 11(1): 41-54.
- Williams, D. D., Williams, N. E., & Hogg, I. D. (1995): Life history plasticity of *Nemoura trispinosa* (Plecoptera: Nemouridae) along a permanent-temporary water habitat gradient. *Freshwater Biology*, 34(1): 155-163.
- Wolf, B., & Zwick, P. (1989): Plurimodal emergence and plurivoltinism of Central European populations of *Nemurella pictetii* (Plecoptera: Nemouridae). *Oecologia*, 79(4): 431-438.
- Yan, J., Højsgaard, S., & Halekoh, U. (2004): Geepack: generalized estimating equation package. R package version 0.2-10.
- Zwick, P. (1990): Emergence, maturation and upstream oviposition flights of Plecoptera from the Breitenbach, with notes on the adult phase as a possible control of stream insect populations. *Hydrobiologia*, 194(3): 207-223.
- Zwick, P. (2000): Phylogenetic system and zoogeography of the Plecoptera. *Annual review of entomology*, 45(1): 709-746.
- Zwick, P., & Hohmann, M. (2003): Direct development, no diapause, in *Taeniopteryx nebulosa* (Plecoptera, Taeniopterygidae). *Lauterbornia*, 47: 141-151.

9 PŘÍLOHY

1 FUNKCE NA PŘEPOČET ABUNDANCE

```
traps<-function(abund,time,step.length) {
  mean.time=abund/time
  abund.1.time=rep(mean.time,time)
  vec.list=split(abund.1.time, ceiling(seq_along(abund.1.time)/step.length))
  dens.step=as.vector(unlist(lapply(vec.list,mean)))
  steps=seq(step.length,sum(time)+step.length,step.length)
  abund.step=dens.step*step.length
  output=cbind(steps,abund.step)
  write.table(output, file="traps.xlsx", quote=F, sep="\t")}
```

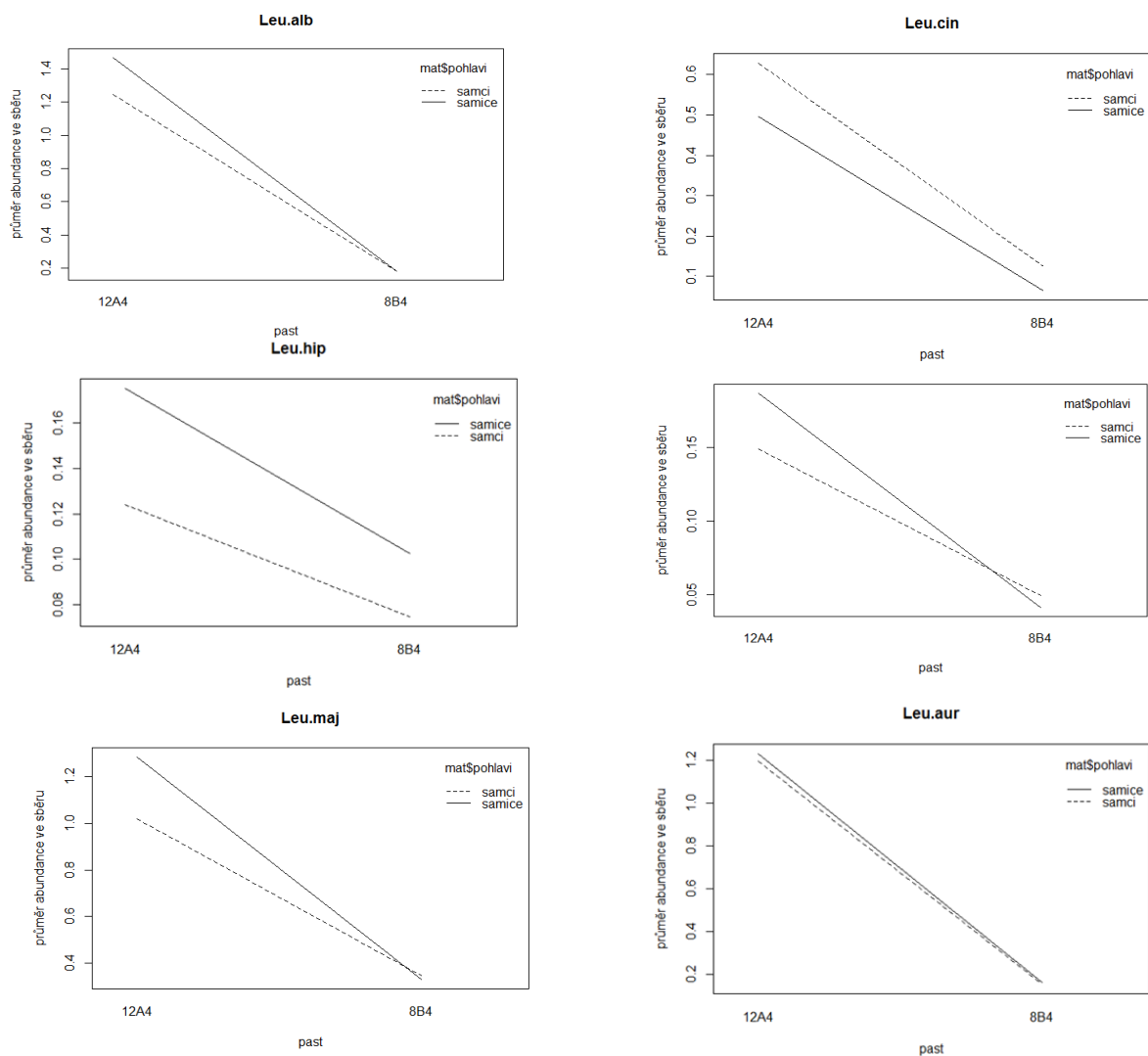
2 FUNKCE NA PŘEPOČET KLIMATICKÝCH FAKTORŮ MĚŘENÝCH KAŽDÝ DEN

```
clima=scan("clipboard",dec=",")
climate<-function(clima,step.length) {
  vec.list=split(clima, ceiling(seq_along(clima)/step.length))
  temp=as.vector(unlist(lapply(vec.list,mean)))
  steps=seq(step.length,length(clima),step.length)
  output=cbind(steps,temp)
  write.table(output, file="clima.xlsx", quote=F, sep="\t")
}
```

3 FUNKCE NA PŘEPOČET HLOUBKY A DALŠÍCH FAKTORŮ MĚŘENÝCH NEPRAVIDELNĚ

```
water<-function(depth,day,step.length,start.depth) {
  pocvend=c(start.depth,depth)
  pocv=pocvend[-length(pocvend)]
  speed=(pocv-depth)/(day)
  y=NULL
  for (i in 1:length(depth)) {
    y=c(y,
      if (pocv[i]!=depth[i]) seq(pocv[i],depth[i]+speed[i],-speed[i])
      else y=rep(pocv[i],day[i]) )
  )
  depthy=c(y,depth[length(depth)])
  step=seq(0,sum(day),step.length)
  vec.list=split(depthy[-1], ceiling(seq_along(depthy[-1])/step.length))
  temp=as.vector(unlist(lapply(vec.list,mean)))
  steps=seq(step.length,sum(day)+step.length,step.length)
  output=cbind(steps,temp)
  write.table(output, file="depth.xlsx", quote=F, sep="\t")}
```

4 GRAF INTERAKCE MEZI POMĚREM POHLAVÍ A PASTÍ



Graf 17: Poměr pohlaví v interakci s typem pasti u vybraných zástupců čeledi Leucotridae