

Univerzita Palackého v Olomouci

Přírodovědecká fakulta

Katedra ekologie a životního prostředí



Bc. Elizabeth Bočková

VLIV ENVIRONMENTÁLNÍCH FAKTORŮ NA ŽIVOTNÍ CYKLY A EMERGENCI CHROSTÍKŮ

Diplomová práce

Studijní program: Biologie

Studijní obor: Hydrobiologie

Forma studia: prezenční

Vedoucí práce: RNDr. Vladimír Uvíra, Dr.

Olomouc 2018

Prohlášení:

Prohlašuji, že jsem předloženou diplomovou práci vypracovala samostatně, pod vedením RNDr. Vladimíra Uvíry, Dr. a to jen s použitím uvedených zdrojů.

V Olomouci dne

.....

Podpis

Poděkování:

Ráda bych touto cestou poděkovala RNDr. Vladimíru Uvírovi, Dr. za odborné vedení, poskytnutí rad, konzultací a dále za jeho ochotu a trpělivost. Rovněž bych chtěla poděkovat Mgr. Bronislavě Janíčkové, DiS a také Mgr. Petru Pyszkovi za jeho neocenitelnou pomoc při statistickém zpracování výsledků. Dále děkuji Mgr. Pavle Frolové, která mě do determinace chrostíků zasvětila a velké díky patří i Dr. Marii Leichtfried za vstřícné přijetí a poskytnutí ubytování během exkurze v Lunz am See. V neposlední řadě děkuji rodině a příteli za jejich podporu.

Bibliografická identifikace

Jméno a příjmení autora: Elizabeth Bočková

Název práce: Vliv environmentálních podmínek na životní cykly a emergenci chrostíků

Typ práce: diplomová práce

Pracoviště: Katedra ekologie a životního prostředí

Vedoucí práce: RNDr. Vladimír Uvíra, Dr.

Rok obhajoby: 2018

Abstrakt:

Tato diplomová práce zkoumá zákonitosti emergence vybraných druhů chrostíků, kteří byli zachyceni v emergenčních pastech během projektu Ritrodat probíhajícího v letech 1977 až 2003. Načasování emergence a délka jejího trvání jsou ovlivněny řadou environmentálních faktorů, z nichž jako nejvýznamnější vyšla teplota vzduchu. Dominantními druhy z celkového počtu 3039 zachycených jedinců byly: *Micrasema minimum*, *Wormaldia copiosa*, *Ecclisopteryx guttulata*, *Rhyacophila vulgaris*, *Drusus biguttatus*, *Potamophylax cingulatus*, *Chaetopteryx fusca*, *Allogamus auricollis*, *Metanoea rhaetica* a *Silo nigricornis*. Bližší charakteristiky emergence byly popsány pro čtyři nejpočetnější druhy. U *Micrasema minimum* byla emergence zaznamenána od května do počátku srpna s maximální intenzitou v červnu. Průměrná délka emergenční periody zde vyšla nejkratší, 31 dní. Během determinace nebyl nalezen ani jeden samec tohoto druhu. Emergenční perioda u *Wormaldia copiosa* trvala od května do září s průměrnou délkou emergence 73 dní. Samci vrcholili emergenci v červnu, zatímco samice emergovaly nejvíce v červenci. Poměr pohlaví zde vyšel téměř 1:1. Druh *Ecclisopteryx guttulata* projevil podobnou emergenční periodu jako *M. minimum*, emergence probíhala od května do začátku srpna. Samci vykazovali nejvyšší míru emergence v červnu, avšak celkově tvořili pouze 7 %. Početnější samice vylétávaly v nejvyšším počtu v červenci. U *Rhyacophila vulgaris* se projevila nejdelší emergenční perioda trvající v průměru 126 dní. U samic začínala emergence v květnu, měla pozvolný nástup a vrcholila v říjnu. Samci emergovali kratší dobu, od července do října a maximum samců vylétávalo v září. Druh *R. vulgaris* byl zastoupen rovněž z větší části samicemi a samci tvořili 12 %. Tato práce by mohla v budoucnu posloužit jako podklad pro další studium spojené s projektem Ritrodat a přispět svým obsahem k objasnění emergence určitých druhů.

Klíčová slova: chrostíci, emergence, faktor, teplota vzduchu, Ritrodat

Bibliographical identification

Author's first name and surname: Elizabeth Bočková

Title: Influence of the environmental conditions on the life cycle and emergence of caddisflies

Type of thesis: Master thesis

Department: Department of Ecology and Environment

Supervisor: RNDr. Vladimír Uvíra, Dr.

The year of defense: 2018

Abstract:

This master thesis explores the patterns of emergence of selected species of caddisflies captured in the emerging traps during the Ritrodat project held between 1977 and 2003. The timing and the duration of the emergence were influenced by several environmental factors, of which the air temperature was the most important. The dominant species from a total number of 3039 captured individuals were: *Micrasema minimum*, *Wormaldia copiosa*, *Ecclisopteryx guttulata*, *Rhyacophila vulgaris*, *Drusus biguttatus*, *Potamophylax cingulatus*, *Chaetopteryx fusca*, *Allogamus auricollis*, *Metanoea rhaetica* and *Silo nigricornis*. The emergence patterns have been described in detail for the four most numerous species. At *Micrasema minimum* the emergence was detected from May to early August with the maximal intensity in June. The duration of the emergence period was the shortest, 31 days. No male of this species was found during the determination. The emergence period of *Wormaldia copiosa* lasted from May to September, with an average duration of 73 days. The highest number of males emerged in June, while females emerged most in July. The sex ratio was almost 1:1. The species *Ecclisopteryx guttulata* showed a similar emergence period as *M. minimum*, emergence ran from May to early August. Males showed the highest rate of emergence in June, but overall they accounted for only 7 %. Larger females were flying in the highest number in July. *Rhyacophila vulgaris* demonstrated the longest duration of the emergence period, with an average of 126 days. The females began to appear in May, the emergence had a slow onset and culminated in October. The males had a shorter emergence period, from July to October with the highest emergence peak in September. The species *Rhyacophila vulgaris* was also represented mostly by females and males accounted for 12 %. This thesis could serve as a basis for further study related to the

Ritrodat project and its content could contribute to clarification of the emergence of a certain species.

Keywords: caddisflies, emergence, factor, air temperature, Ritrodat

Obsah:

SEZNAM TABULEK:.....	x
SEZNAM OBRÁZKŮ:.....	xi
ÚVOD	1
1 Cíle práce	2
2 Problematika	3
2.1 Základní charakteristika řádu	3
2.2 Životní cyklus	5
2.3 Emergence	12
2.4 Zájmové druhy.....	13
2.4.1 Čeleď Philopotamidae (<i>Wormaldia copiosa</i> , McLachlan, 1868).....	13
2.4.2 Čeleď Brachycentridae (<i>Micrasema minimum</i> , McLachlan, 1876).....	13
2.4.3 Čeleď Limnephilidae (<i>Ecclisopteryx guttulata</i> , Pictet, 1834).....	14
2.4.4 Čeleď Rhyacophilidae (<i>Rhyacophila vulgaris</i> , Pictet 1834).....	15
3 Popis lokality	16
4 Metodika	17
4.1 Terénní metody.....	18
4.2 Emergenční pasti	18
4.3 Laboratorní metody	21
4.3.1 Determinace do čeledí.....	21
4.3.2 Determinace do druhů.....	22
4.4 Zpracování dat	23
5 Výsledky.....	24
5.1 Druhové složení společenstva (NMDS)	24
5.2 Výběr průkazných faktorů	26
5.3 Popis emergence vybraných druhů.....	29
5.4 Vliv přírodních faktorů.....	31
5.5 Vývoj společenstva.....	34
6 Diskuse	37
7 Závěr	43
Seznam použitých zdrojů.....	44

SEZNAM TABULEK:

Tabulka 1: Stav zatopení analyzovaných pastí.....	19
Tabulka 2: Přehled počtů chrostíků v jednotlivých analyzovaných pastech.....	24
Tabulka 3: Zastoupení dominantních druhů.....	25

SEZNAM OBRÁZKŮ:

Obr. 1: Schéma životního cyklu chrostíků.....	6
Obr. 2: Laterální pohled na eruciformní typ larvy chrostíka.....	8
Obr. 3: Laterální pohled na genitálie samce <i>Rhyacophila vulgaris</i>	10
Obr. 4: Ústní ústrojí dospělého chrostíka.....	11
Obr. 5: Mapa rozšíření druhu <i>Micrasema minimum</i> v rámci Evropy.....	14
Obr. 6: Potok Oberer Seebach a okolní jezera Obersee a Mittersee.....	16
Obr. 7: Biologická stanice v Lunz am See.....	17
Obr. 8: Umístění pastí v potoce Oberer Seebach.....	18
Obr. 9: Pyramidová emergenční past.....	19
Obr. 10: Pohled na potok Obere Seebach.....	20
Obr. 11: Zařízení k měření atmosférických jevů v zázemí biologické stanice.....	20
Obr. 12: Končetinový vzor 244 samce <i>Wormaldia copiosa</i>	21
Obr. 13: Kopulační orgán samce <i>Wormaldia copiosa</i> , laterální pohled.....	22
Obr. 14: NMDS – podobnost druhového složení chrostíků v průběhu let.....	25
Obr. 15: CCA – závislost druhů na vybraných faktorech.....	27
Obr. 16: CCA – závislost druhů na zaplavenosti pastí a teplotě vzduchu.....	29
Obr. 17: Intenzita emergence v průběhu sezony u čtyř dominantních druhů.....	31
Obr. 18: Species response curves – odpovědi druhů na teplotu vzduchu.....	32
Obr. 19: Abundance chrostíků v závislosti na teplotě vzduchu.....	34
Obr. 20: Abundance chrostíků ve vztahu k jednotlivým přírodním faktorům.....	34
Obr. 21: Abundance samců a samic v jednotlivých letech projektu.....	35
Obr. 22: Species response curves – odpovědi dominantních druhů během let.....	36

ÚVOD

Vodní ekosystémy hrají v přírodě nezastupitelnou roli, avšak v současné době bývají často ohrožovány antropogenní činností (rostoucí infrastruktura a urbanizace, znečišťování toxiny, přílišné čerpání přírodních zdrojů aj.). Sladkovodní biotopy poskytují životní prostředí pro mnoho různých druhů organismů. Dominantní skupinu tvoří vodní hmyz, který se v průběhu milionů let výrazně diverzifikoval do vysoce specializované skupiny se širokou škálou ekologických i biologických adaptací (GRAF *et al.* 2008). Významná je rovněž přítomnost vývojových stadií vodního hmyzu, která jsou důležitým článkem v ekologii tekoucích vod.

Je prokázáno, že složení společenstev určitých skupin organismů je úzce spjato s přírodními podmínkami, jako jsou teplota toku, množství rozpuštěného kyslíku, rychlost proudu, chemismus či průměrná hloubka. Proto lze některé druhy s těmito bioindikačními vlastnostmi využít při hodnocení kvality tekoucích vod a bentických společenstev. Chrostíci jsou společně s jepicemi a pošvatkami ideální skupinou užívanou při posuzování biologické rozmanitosti (tzv. EPT index – Ephemeroptera, Plecoptera, Trichoptera) (MOOR & IVANOV 2008).

Tato práce se zabývá popisem emergence chrostíků ve vztahu k přírodním podmínkám. Emergence je klíčovou fází celého životního cyklu, během které vylétávají imaga z vodní hladiny a dále žijí již suchozemským způsobem života.

1 Cíle práce

Tato diplomová práce navazuje svou činností na bakalářskou práci vypracovanou formou literární rešerše. Obě práce byly vytvořeny v rámci projektu Ritrodat, který se uskutečňoval v biologické stanici v Lunz am See v letech 1977 až 2003. Cílem tohoto projektu je osvětlit vzájemné ekologické vazby a přispět k poznání fungování ekosystémů tekoucích vod. V rámci této diplomové práce bude provedeno/a:

- determinace zachycených chrostíků na co nejnižší možnou úroveň
- zhodnocení načasování a délky trvání emergence u dominantních druhů
- zhodnocení poměru pohlaví u dominantních druhů
- testování vlivu vybraných přírodních faktorů na emergenci chrostíků

2 Problematika

2.1 Základní charakteristika řádu

Chrostíci (Trichoptera) tvoří monofyletickou skupinu okřídleného vodního hmyzu s proměnou dokonalou – holometabola. Jsou sesterským taxonem motýlů, avšak rozdíl spočívá v jemném ochlupení křídel. Křídla motýlů jsou tvořena drobnými překrývajícími se šupinkami, nikoliv chloupky (MOOR & IVANOV 2008). Oba řády nicméně vzešly ze společného předka, jehož larva se více podobala motýlům, ale dospělec chrostíkům (WILLIAMS & FELTMATE 1992). Dva páry křídel jsou v klidu střechovitě skládány nad tělem. Na hlavě jsou dlouhá nitkovitá tykadla (SEDLÁK 2005).

Chrostíci se vyskytují kosmopolitně, v odpovídajících vodách je lze nalézt na všech kontinentech kromě Antarktidy (WILLIAMS & FELTMATE 1992). Nevyskytují se rovněž na Havajských ostrovech (LELLÁK *et al.* 1982). Původ chrostíků sahá ke střednímu – pozdnímu Triasu, na planetě se tedy vyskytují 234 milionů let (MALM *et al.* 2013).

Vajíčka, larvy i kukly jsou vodními stadii, zatímco suchozemská imaga létají obvykle v blízkosti vod (MORSE 2009). Larvy chrostíků využívají rozmanitá vodní stanoviště, od vysokohorských pramenů až po nížinné řeky, mokřady, stojaté či dokonce brakické vody. Některé druhy se spokojí s vlhkým habitatem v okolí vodních útvarů (GRAF *et al.* 2008). Trichoptera zahrnují značné množství druhů, dosud jich bylo popsáno přes 13 000 (HOLZENTHAL *et al.* 2007). Z primárně akvatických řádů hmyzu jsou druhově nejpočetnější a tato druhová rozmanitost koreluje se širokým spektrem ekologických specializací (MORSE 2009).

Larvy mnohých druhů disponují schopností produkce hedvábného vlákna, které využívají ke stavbě nepřenositelných či přenosných schránek různého tvaru. Tyto schránky slouží larvám jako mechanická ochrana měkkého těla, způsob maskování a v neposlední řadě pomáhají larvě udržet se v proudu či usnadňují respiraci. Jiné druhy využívají vláno k budování specifických podvodních struktur a lapacích sítí sloužících k zachytávání částeczek potravy (MORSE 2009). Díky této vysoké „stavební“ rozmanitosti jsou larvy chrostíků užitečnými ukazateli organického zatížení vody (MOOR & IVANOV 2008).

Řád chrostíků je tradičně dělen na tři podskupiny v závislosti na morfologii a chování dospělců i vývojových stadií (WIGGINS 2004). Skupina **Annulipalpia** (někdy též

Hydropsychoidea) zahrnuje ty čeledi, jejichž larvy předou z hedvábného vlákna filtrační sítě sloužící k zachytávání jemných organických částic, drobných živočichů aj. Larvy těchto čeledí (Hydropsychidae, Philopotamidae, Polycentropodidae, Psychomiidae) se vyskytují převážně v tekoucích vodách (WILLIAMS & FELTMATE 1992; MALM *et al.* 2013). Larvy skupiny **Integripalpia** (Limnephiloidea) využívají vlákno a dostupný materiál z prostředí (větvičky, kamínky, zbytky rostlinných těl, zrnka písku atd.) ke konstrukci přenosných schránek trubicovitého tvaru. Schránky slouží jako úkryt, ochrana proti predátorům a umožňují průchod proudu vody, který přináší rozpuštěný kyslík (MALM *et al.* 2013). Vlnivé pohyby těla larvy uvnitř schránky zvyšují účinnost výměny plynů (WIGGINS 2004). Řadíme sem například čeledi Brachycentridae, Limnephilidae, Goeridae, Lepidostomatidae, Sericostomatidae, Odontoceridae. Obvykle se živí rozkládajícím se rostlinným materiálem, řasami, houbami a v menší míře se živí i dravě. Bohatě jsou zastoupeni v tekoucích vodách, ale nacházejí se i ve vodách stojatých (WILLIAMS & FELTMATE 1992; MALM *et al.* 2013). Skupina **Spicipalpia** (Rhyacophiloidea) je problematická v rámci taxonomického řazení a je považována za parafyletickou. Genetické analýzy ukazují, že se jedná pravděpodobně o předky obou předešlých kategorií (Annulipalpia i Integripalpia). Larvy této skupiny jsou volně žijící, nestaví typické přenosné schránky ani filtrační sítě a živí se jako predátoři či spásací. Dravci (Rhyacophilidae) se pohybují v rámci zbudovaného podvodního systému vláken upevněných k podkladu, kterých se jedinec přidrží a není stržen proudem vody. Larvy spásající epifytické nárosty si staví schránky, které však nemají tubulární charakter. Mohou mít sedlovitý (Glossosomatidae) či měšcovitý (Hydroptilidae) tvar. Jsou běžní v tekoucích vodách, avšak zástupci čeledi Hydroptilidae jsou hojní i ve stojatých vodách (MALM *et al.* 2013). Tyto primitivnější čeledi vykazují dostatečné množství podobností, které naznačují jejich společný vztah (WILLIAMS & FELTMATE 1992).

Díky své druhové diverzitě a vysoké abundanci v téměř všech neznečištěných sladkovodních ekosystémech jsou chrostíci důležitou skupinou užívanou při hodnocení kvality vody (MORSE 2009). Z ekologického hlediska jde významnou kategorií hmyzu transformující organickou hmotu a jsou jedním z klíčových taxonů v rámci celého konceptu říčního kontinua (RCC) (VANNOTE *et al.* 1980; MOOR & IVANOV 2008). Podle této teorie je hlavním allochtonním zdrojem energie pro vodní toky podzimní opad listí. Mnoho aspektů společenstev chrostíků a jejich populační struktura jsou řízeny a načasovány tímto zásadním fenoménem (BRAND & MISERENDINO 2011).

Chrostíci rovněž transformují živiny a energii v rámci potravního řetězce. Mají značný podíl na biomase tekoucích vod a všechna stádia jsou důležitou složkou potravy ryb, což dokazuje i tzv. muškaření, tedy způsob chytání ryb, kdy rybáři imitují jedince chrostíků umělými návnadami (MORSE 2009). Během deštruktivních deštivých období jsou rovněž potravní rezervou pro mláďata zpěvných ptáků, jelikož (jako téměř jediný hmyz) létají i za deštivého počasí (REISINGER *et al.* 2001). Navzdory svému významu ve vodách existuje pouze malé množství řádů hmyzu, které tráví celý život pod vodou. Podobně jako další řády (Ephemeroptera, Plecoptera, Megaloptera, Odonata aj.) mají chrostíci vývojová vodní stadia, jež předcházejí suchozemskému dospělci (BOUCHARD 2004).

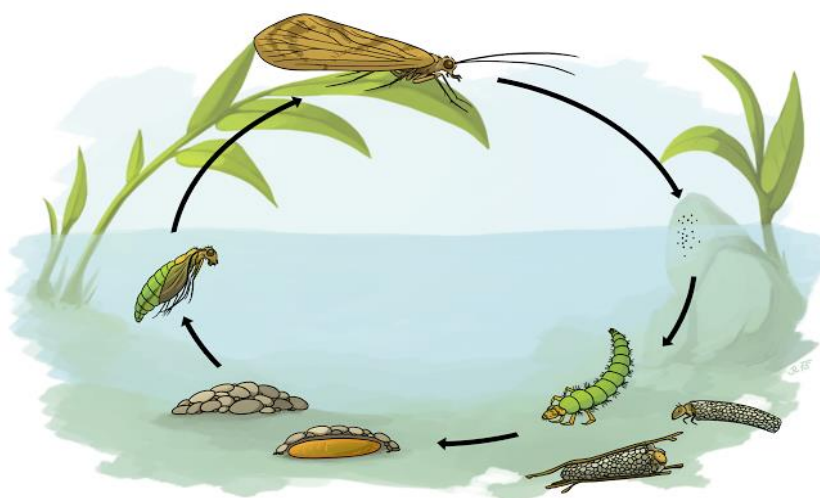
2.2 Životní cyklus

Životní cyklus většiny druhů chrostíků je monovoltinní (též univoltinní), tzn. tvořící jednu generaci do roka (MORSE 2009). Vyskytují se však i druhy tvořící 2 generace (bivoltinní) či více generací během jednoho roku (polyvoltinní). Některé druhy mají jedinou generaci během dvou až tří let (semivoltinní) (WALLACE 1990). Existují i tzv. acyklické druhy vyskytující se celoročně (Rhyacophilidae), které se houfují vícekrát do roka a jejich generace se částečně překrývají (REISINGER *et al.* 2001). K odlišnostem dochází mezi jednotlivými druhy, nebo i uvnitř druhu. Tyto odchylky souvisejí nejčastěji s parametry okolního prostředí, zj. s teplotou (WALLACE 1990). Rychlost vývoje je však řízena i množstvím a kvalitou dostupné potravy v kombinaci s dalšími významnými faktory jako je např. fotoperioda (WILLIAMS & FELTMATE 1992). Obecně platí, že delší životní cyklus je charakteristický spíše pro druhy obývající vyšší zeměpisné šířky, kdežto rovníkové druhy upřednostňují zpravidla kratší životní cykly. Doba v roce, kdy nastává určité stadium životního cyklu, je vždy specifická pro konkrétní druh. K dosažení dospělosti dochází během teplejších měsíců v roce (MORSE 2009). Životní cyklus chrostíků je znázorněn na Obr. 1.

Stadium vajíčka

Snůška vajíček bývá kladena na vyhovující místo, které je chráněné a zabezpečí tak maximální šance na přežití pro čerstvě vylíhlé larvy (ROSS 1944). Vajíčka mají kulatý či eliptický tvar a bývají odkládána v rosolovitěm polysacharidu (spumalin), kde se jich může nacházet až 600 (MORSE 2009). Velikost vajíček se pohybuje od 0,1 – 0,5 mm v průměru (WILLIAMS & FELTMATE 1992). Vajíčka mohou být kladena jednotlivě, ve formě gelovitého nátěru, či jako rosolovité shluky. Spumalinová matrix chrání vajíčka před vyschnutím a může sloužit i jako zdroj živin (REISINGER *et al.* 2001), avšak přítomnost rosolovitého spumalínu omezuje bližší

studium povrchové struktury vajíček (MORSE 2009). Délka vývoje vajíček závisí na teplotě vody, obvykle však proces trvá několik dnů (pro většinu evropských druhů se uvádí 2 – 3 týdny). U druhů kladoucích vajíčka v pozdním podzimu může však embryonální vývoj trvat výrazně déle (REISINGER *et al.* 2001). Je-li snůška s vejci mimo vodní prostředí, setrvávají první instary v gelové matrix, než dojde k jejich zaplavení. U druhů kladoucích vajíčka na rostliny či kameny nad vodou, padají vykulené larvy rovnou do vody (MORSE 2009). Samička může vyprodukovat i více snůšek (REISINGER *et al.* 2001).



Obr. 1: Schéma životního cyklu chrostíků (orig. Jana Růžičková 2015)

Stadium larvy

Larvální stadium je nejdelší z celého životního cyklu. Celkový vývoj zahrnující stadium kukly trvá přibližně 7 – 11 měsíců, přičemž u druhů, vytvářejících druhou generaci během letních měsíců, je tato fáze kratší. Larvy procházejí před zakuklením obvykle pěti instary se 4 svlékáními, avšak některé druhy se mohou počtem instarů lišit (REISINGER *et al.* 2001; MORSE 2009). Tvar těla se liší v závislosti na taxonomické skupině (odchytky mezi čeleděmi, rody), avšak souvisí rovněž se specifickými ekologickými adaptacemi a potravními strategiemi (WILLIAMS & FELTMATE 1992).

Obecně se rozlišují dva základní morfologické typy larev: kampodeoidní a eruciformní. Kampodeoidní larva je typická pro skupinu Annulipalpia a má prognátní hlavu (osa hlavy tvoří prodlouženou osu těla). Tyto larvy žijí a pohybují se v rámci systému zbudovaných podvodních sítí a předou rovněž i lapací sítě k filtraci. Eruciformní larvy (Obr. 2) (skupina Integripalpia) mají ortognátní hlavu, která svým ústním ústrojím směřuje kolmo dolů (osa hlavy a osa těla svírají

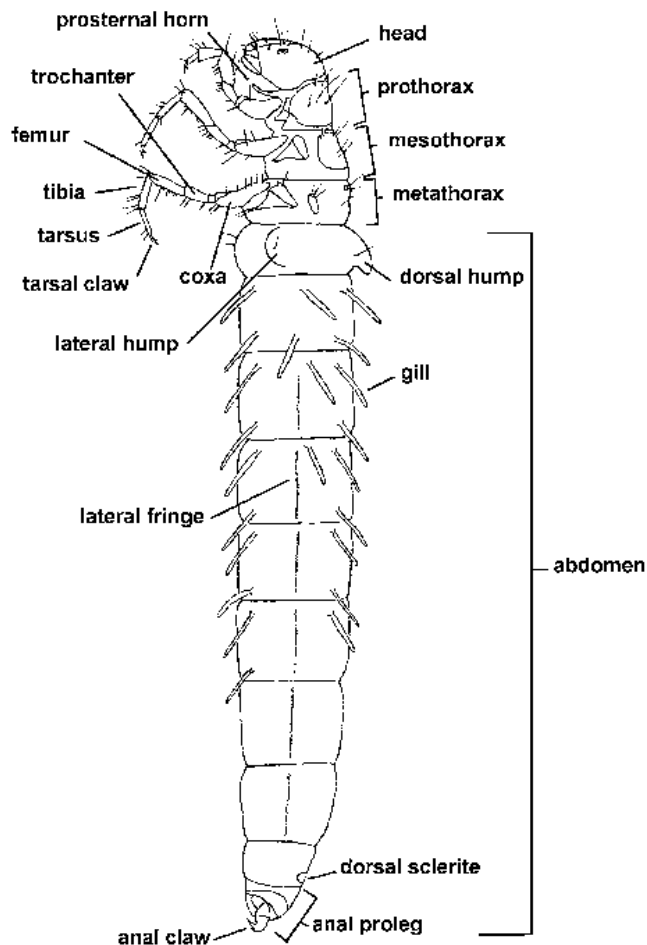
pravý úhel). Žijí v přenosných schránkách a živí se jako drtiči, škrabači či sběrači. Larvy čeledi Hyproptilidae procházejí dokonce hypermetamorfózou, během které jsou první čtyři instary kampodeoidního typu a larvy jsou volně pohyblivé. Pátý instar je charakteristický enormním zvětšením abdomenu a životem v měšcovité či kapsovité schránce (MORSE 2009).

Tělo se skládá ze tří oddílů/segmentů (tagmat): hlavy, tříčlankové hrudi a měkkého desetičlankového zadečku. Silně sklerotizovaná hlava je tvořena třemi segmenty: párovými laterálními parietálními a nepárovým čelním štítkem (frontoclypeus), který má u některých druhů charakteristický tvar (ROZKOŠNÝ *et al.* 1980). Segmenty jsou odděleny patrnými švy ve tvaru písmene Y (WILLIAMS & FELTMATE 1992). Epikraniální (též „vidlicový“) šev se podél frontoklypea dichotomicky dělí na dvě frontální větve (ROZKOŠNÝ *et al.* 1980). Potravní biologie larev chrostíků je velmi rozmanitá (SEDLÁK 2005). Ústní ústrojí je kousací, tvořené silnými ozubenými mandibulami (REISINGER *et al.* 2001). U druhů živících se jako škrabači (scrapers) je mandibula zvláště upravená a vybavená plochým ostrým okrajem k oškrabávání nárostů. Na špičce spodního pysku ústí žláza produkující hedvábné vlákno (WILLIAMS & FELTMATE 1992). Po stranách hlavy se nacházejí oči, které jsou tvořeny šesti sduženými očky (stemmaty). Tykadla jsou u většiny druhů zakrnělá (ROZKOŠNÝ *et al.* 1980).

Hrud' (thorax) je tvořena třemi články, které nesou po páru kráčivých končetin. Hrudní články mohou být z vrchu pokryty sklerotizovanými destičkami nebo jsou blanité. U některých druhů je ventrální strana prvního hrudního článku (pronota) doplněna drobným skleritem (prosternem) tvořícím rohovitý výběžek či trn. Silné končetiny se skládají ze šesti článků: kyčle (coxa), příkyčlí (trochanter), stehno (femur), holeň (tibia), chodidlo (tarsus) a drápek (unguiculus). První pár nohou je zpravidla kratší, než druhý a třetí pár. U některých druhů je poslední pár nohou silně obrven a slouží k plavání (Leptoceridae). Končetiny rovněž napomáhají během konstrukce schránek a lapacích sítí. U larev čeledi Brachycentridae jsou končetiny druhého a třetího páru vybaveny množstvím dlouhých a jemných chloupků, kterými filtrují částičky potravy z vody (ROZKOŠNÝ *et al.* 1980; WILLIAMS & FELTMATE 1992).

Zadeček (abdomen) je nesklerotizovaný, měkký a světle zbarvený. U schránkatých druhů jsou na prvním článku patrné tři svalové hrbolky sloužící k přichycení larvy ve schránce. Poslední článek zadečku nese pár nečlankovaných análních nožek tzv. „pošinek“ vybavených na konci drápkou a háčky. Pomocí pošinek se larva přichycuje k substrátu, pohybuje se vpřed a u druhů nesoucích schránku slouží rovněž k zachycení ve schránce. Abdominální články nesou tracheální žábry, která mají vláknitý, keříčkovitý či prstovitý tvar. Jsou obvykle uspořádány ve dvou řadách a v některých případech se mohou objevovat i na hrudních člancích. Možná je

přítomnost i tzv. análních žaber, která jsou tvořena análními výběžky vzniklými vychlípáním ze stěny konečníku (REISINGER *et al.* 2001; ROZKOŠNÝ *et al.* 1980).



Obr. 2: Laterální pohled na larvu chrostíka eruciformního typu (BOUCHARD 2004)

Stadium kukly

Před zakuklením vybuduje poslední larvální instar úkryt, či modifikuje stávající larvální schránku na kukelní komůrku. To spočívá zpravidla v jednoduchém utěsnění obou otvorů ve schránce perforovanou membránou z hedvábného vlákna, zabezpečující plynulý průtok vody komůrkou. Larvy mohou vláknem obalit celou kukelní schránku a druhy některých čeledí (Glossosomatidae, Hydrobiosidae, Rhyacophilidae) si tkají navíc semipermeabilní hedvábný kokon uvnitř komůrky (MORSE 2009). Kukelní schránka je vždy pevně ukotvena k substrátu (WILLIAMS & FELTMATE 1992) a nejčastěji bývá připevněna na spodní straně kamenů, dřev či na vodních rostlinách (REISINGER *et al.* 2001).

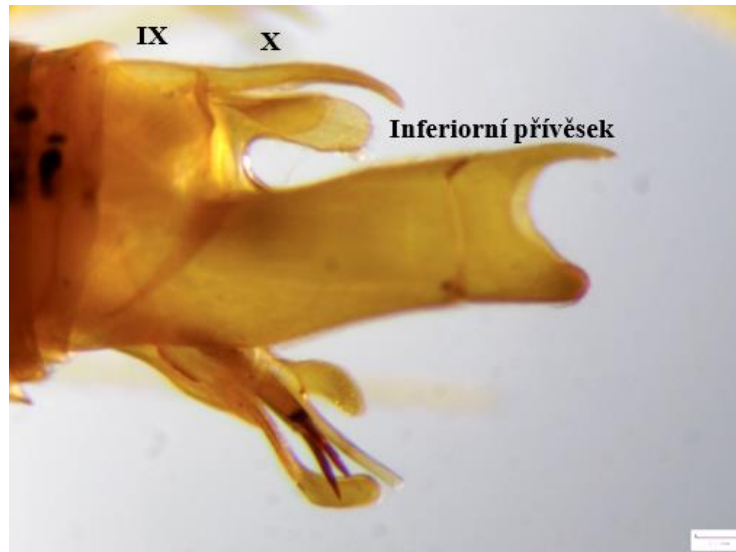
Kukla je volná (pupa libera) – přívěšky nejsou spojeny s tělem (jako u Lepidoptera a Diptera), ale nacházejí se ve zvláštních obalech (SEDLÁK 2005). Křídla i tykadla jsou uložena

po stranách těla, případně omotány kolem těla. Dlouhé a silné mandibuly slouží k odstraňování nečistot z perforovaného membránového uzávěru schránky a k prokousání se ven z kukelní komůrky či kokonu v době emergence (MORSE 2009). Druhy s chybějícími či redukovanými mandibulami (čeleď Phryganeidae) nemají kukelní komůrku utěsněnou membránovou zátkou (WILLIAMS & FELTMATE 1992). Drobné háčky a destičky na ventrální straně těla slouží k přichycení a manévrování kukly uvnitř komůrky či kokonu. Respirace je zajištěna undulujícími (vlnovitými, pumpujícími) pohyby kukly, které zajišťují průchod vody komůrkou a kokonem od přední (hlavové) části směrem k zadní (zadečkové) části (MORSE 2009). Klidová fáze kukly trvá průměrně 2 – 4 týdny. Silné prohřívání vody urychluje zrání kukly, chladná voda (např. z tajícího sněhu) jej zpomaluje (REISINGER *et al.* 2001). Husté ochlupení tarsálních článků pomáhá kukle během plavání k povrchu hladiny (WILLIAMS & FELTMATE 1992), kde následně dochází k samotnému svlečení kuklové kůžičky (exuvie) (REISINGER *et al.* 2001).

Dospělý jedinec

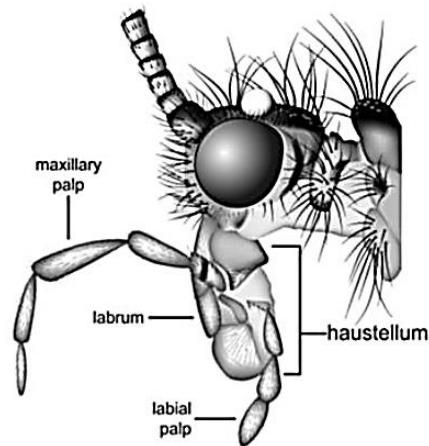
Imaga chrostíků mají poměrně štíhlé tělo, nenápadně zbarvené v různých odstínech žluté, hnědé, šedé či černé barvy. Zbarvení se však může mezi jednotlivci lišit a s přibývajícím stářím všeobecně tmavnou. Na hlavě jsou složeny oči a dlouhá nitkovitá tykadla, která jsou v klidu namířená dopředu. Samci mívají zřetelně delší tykadla než samice a jsou zpravidla o něco menší. Naše druhy dosahují velikosti 2 – 20 mm (ROZKOŠNÝ *et al.* 1980; REISINGER *et al.* 2001). Dospělci mají dva páry ochlupených křídel, které v klidu skládají střechovitě nad tělo. Žilnatina křídel je hustá a podélná a díky ochlupení sítami je membrána křídel téměř neprůhledná (WILLIAMS & FELTMATE 1992; HUDEC *et al.* 2007). Přední křídla jsou užší, zadní bývají obvykle širší a kratší (REISINGER *et al.* 2001). Téměř všichni chrostíci jsou schopni letu, avšak existují i druhy s krátkými nelétavými křídly (MORSE 2009). Válcovitý zadeček se skládá z deseti článků a poslední segmenty jsou u obou pohlaví upraveny v genitálie (ROZKOŠNÝ *et al.* 1980). Samčí genitálie mají komplikovanější stavbu, články 9 a 10 jsou sklerotizované, přičemž 10. článek je zpravidla kratší, užší a morfologicky velmi variabilní. Součástí 10. abdominálního segmentu může být několik párů přívěsků (Obr. 3) (např. inferiorní či preanální). Penis (phallus) má trubkovitý charakter a představuje složitou strukturu vykazující značnou míru proměnlivosti napříč řádem. Je umístěn pod 10. segmentem v membránové dutině (phallocrypt) vytvořené mezi 9. a 10. článkem. Samice postrádají pravé kladélko, místo toho jsou abdominální segmenty (8-10) značně prodlouženy za účelem kladení

vajíček na substrát či zkráceny a modifikovány pro držení vaječné hmoty (HOLZENTHAL *et al.* 2007).



Obr. 3: Laterální pohled na genitálie samce *Rhyacophila vulgaris* (KUČINIČ *et al.* 2015)

Kráčivé končetiny jsou dlouhé, štíhlé a tibie nesou různý počet ostnů (trnů), které jsou užitečným určovacím znakem v taxonomii této skupiny (WILLIAMS & FELTMATE 1992). Ústní ústrojí je zakrnělé, uzpůsobené pouze k přijímání tekutin. Dospělci se živí lízáním rostlinných šťáv či sáním nektaru (SEDLÁK 2005). Maxilární palpy (čelistní makadla) mají zpravidla 5 segmentů, avšak u samců některých druhů mohou být značně modifikovány (redukovány či naopak prodlouženy). Labiální palpy (pysková makadla) jsou zpravidla tříčlanková (Obr. 4) (WILLIAMS & FELTMATE 1992). Ústní ústrojí je doplněno horním pyskem (labrum) a lízacím orgánem (haustellum), jenž vznikl modifikací spodního pysku (REISINGER *et al.* 2001) a je unikátním orgánem typickým pro řád chrostíků (HOLZENTHAL *et al.* 2007). Délka života dospělců se pohybuje v řádů dnů až měsíců a může se lišit u jednotlivých druhů (MORSE 2009). U těch druhů, které jsou ihned po emergenci schopné rozmnožování, dosahuje délka života přibližně 2 – 4 týdny. Některé druhy emergující z jara jsou ale schopné rozmnožování až na podzim, imaga těchto druhů dosahují stáří až 5 měsíců (REISINGER *et al.* 2001). Aktivní jsou zejména za soumraku a v noci, zatímco přes den se skrývají v břehové vegetaci (SEDLÁK 2005).



Obr. 4: Ústní ústrojí dospělého chrostíka (HOLZENTHAL *et al.* 2007)

Rozmnožování

Chrostíci jsou většinou schopni rozmnožování téměř ihned po emergenci. Někdy nastává klidová doba trvající obvykle 12 – 24 hodin, poté jsou jedinci připraveni k rojení. Typické je hromadné létání podle řízeného schématu, odehrávající se vždy ve stejnou denní dobu (REISINGER *et al.* 2001). Samci některých druhů vykazují různé letové vzory, kterými lákají samičky (WILLIAMS & FELTMATE 1992). Páření chrostíků probíhá nejčastěji za soumraku či v brzkých večerních hodinách a je u většiny druhů řízeno hormonálně (MORSE 2009). Feromony jsou u samců i samic produkovány z abdominálních článků a receptory pro feromony jsou umístěny na tykadlech (WIGGINS 2004). Samotné páření začíná již v letu, kdy samec pomocí maxilárních palp uchopí samici, ta zastaví své letací pohyby a nechá se pasivně odnést na pevný podklad zpravidla v okolí břehů, kde je kopulace po přistání dokončena (REISINGER *et al.* 2001). Samec a samice jsou během páření přivráceni zadečky a konce jejich křídel se vzájemně překrývají. Pomocí tělních přívěsků samec přidržuje samici a kopulace probíhá vnesením spermatoforu do spermatéky samice. Samička bezprostředně po oplození naklade vajíčka včetně ochranné spumalinové matrix. Vajíčka jsou odkládána na okolní vegetaci, přesahující nad vodní hladinu a vylíhlé první instary tak padají rovnou do vody. Někdy samičky plavou přímo pod vodní hladinu a kladou vajíčka na ponořené kameny či rostliny. Přitom jsou samice vybaveny lesknoucí se bublinkou vzduchu, kterou si nesou s sebou mezi křídly. Některé druhy odkládají vajíčka na chráněná místa ve vyschlých depresích, které jsou později zaplaveny vodou, jiné druhy odhazují snůšku vajíček do vody přímo za letu nebo „vyplachují“ vajíčka ponořováním zadečku do vody (REISINGER *et al.* 2001; MORSE 2009).

2.3 Emergence

Emergence je měřítkem produktivity toku, a proto je pokládána za spolehlivého ukazatele sekundární produkce v říčních systémech (STATZNER & RESH 1993). Jde o přechodnou fázi životního cyklu mezi vodními nymfami a dospělými stadii. Představuje vrchol produktivity hmyzu ve vodním prostředí a je rovněž potenciálním zdrojem přenosu energie a živin z vodních ekosystémů do suchozemského prostředí (WHILES & GOLDOWITZ 2001). Emergence je rovněž kritickým okamžikem v životním cyklu vodního hmyzu, během kterého jsou jedinci snadnou kořistí vodních i suchozemských predátorů (CASTRO-REBOLLEDO & DONATO-RONDON 2015).

Je-li kukla zcela vyvinuta, použije své silné mandibuly k prokousání membránové zátky ucpávající přední konec kukelní schránky a vylézá z ní ven (MORSE 2009). Následuje „volné“ stádium kukly, během něhož kukla opustila schránku a vystupuje vzhůru směrem k hladině. Tato fáze by měla proběhnout co nejrychleji, aby jedinec maximálně snížil riziko predace (např. rybami) (REISINGER *et al.* 2001). MORSE (2009) uvádí, že většina druhů je schopna překonat tuto etapu během jedné minuty. Za tímto účelem se u mnohých druhů vyvinuly hustě obrvené plovací nohy. K pohybu dopředu využívají prostření pár končetin, zadní slouží jako kormidlo. Finální fázi přeměny prochází kukla zmítající se na hladině (či mimo vodu), zbavující se exuvie, která ji dosud chránila před smáčením. Svlečení exuvie je vyvoláno kontaktem se vzduchem. Na určitém místě na hrudi kůžička praskne a imago se z ní následně vysouká. Současně jsou vytažena a narovnána křídla, která byla dosud vějířovitě složena v křídlových pochvách. U druhů tekoucích vod netrvá osvobození se z kuklové kůžičky na hladině déle než 1 – 3 sekundy (REISINGER *et al.* 2001). Během vývoje kukly dochází k částečné sklerotizaci určitých tělních struktur. Poté co jedinec opustí úkryt a vylétává z hladiny, spočívá následně na okolní vegetaci či kamenech, dokud není sklerotizace kompletní (MORSE 2009).

Pro zvýšení úspěšnosti reprodukce, která je klíčová pro vytvoření další generace, emergují chrostíci (stejně jako jiné skupiny vodního hmyzu) zpravidla současně (ŠEMNIČKI *et al.* 2011). Synchronizace je významnou životní strategií, při níž určité množství jednotlivců ukončí danou etapu svého životního cyklu zároveň (BRAND & MISERENDINO 2011). Nástup a rysy emergence jsou řízeny řadou environmentálních faktorů: teplota, intenzita světelného záření, rychlost proudu vody, vlhkost vzduchu, fáze měsíce aj., avšak stěžejními faktory jsou teplota vody a fotoperioda (ŠEMNIČKI *et al.* 2011). Aby nedocházelo k nadměrné

kompetici o dostupné zdroje, existuje časová segregace emergence mezi jednotlivými ekologicky podobnými druhy (DeWALT *et al.* 1994).

2.4 Zájmové druhy

Následuje bližší popis vybraných druhů, které vykazovaly nejvyšší abundanci během sledovaného období, tzn. početně dominovaly v rozebíraných vzorcích. Jedná se o druhy *Wormaldia copiosa* (Philopotamidae), *Micrasema minimum* (Brachycentridae), *Ecclisopteryx guttulata* (Limnephilidae) a *Rhyacophila vulgaris* (Rhyacophilidae).

2.4.1 Čeleď **Philopotamidae** (*Wormaldia copiosa*, McLachlan, 1868)

V rámci čeledi Philopotamidae rozlišujeme čtyři rody vyskytující se ve střední a jižní Evropě: *Philopotamus*, *Wormaldia*, *Chimarra* a *Dolophilodes* (REISINGER *et al.* 2001). Rod *Wormaldia* je v Evropě zastoupen 36 druhy (VITECEK *et al.* 2015). Larvální i kuklová stadia se velmi podobají, avšak imaga rodu *Wormaldia* se dají rozeznat, jelikož nemají skvrnitá křídla jako ostatní zástupci. Imaga *W. copiosa* mají křídla jednobarevná tmavohnědá či ocelově šedá (REISINGER *et al.* 2001). Larvy preferují krenální a rhithrální úseky (horské bystřiny, podhorské potoky), jsou bezschránkaté a jsou typickými filtrátory vytvářejícími sítě k zachytávání částecek organické hmoty (VITECEK *et al.* 2015). Průměr konzumovaných partikulí se pohybuje obvykle okolo 2 μm , proto jsou filtrační sítě velmi jemné s malou velikostí ok (WILLIAMS & FELTMATE 1992). Rovněž GRAF *et al.* (2008) přiřadili v rámci potravních skupin druhu *W. copiosa* 10/10 bodů PFIL, tzn. pasivní filtrátor.

2.4.2 Čeleď **Brachycentridae** (*Micrasema minimum*, McLachlan, 1876)

Tato malá čeleď zahrnuje tři rody: *Brachycentrus*, *Oligoplectrum* a *Micrasema*. Všechny druhy jsou obyvateli tekoucích vod a konstruují přenosné schránky, které jsou u druhů rodu *Micrasema* buď písčité nebo upředené čistě ze sekretových vláken produkovaných larvou (REISINGER *et al.* 2001). *M. minimum* upřednostňuje pramenné toky a vyskytuje se zpravidla na vápenitých či křemičitých geologických podložích (BONADA *et al.* 2004). Z možných deseti bodů přiřadili GRAF *et al.* (2008) jeden bod výskytu *M. minimum* v epirhitronu (1/10), hornímu pstruhovému pásmu, kde teplota vody nepřesahuje 9°C. Osm bodů výskytu připadalo na metarhithron (8/10), dolní pstruhové pásmo s teplotou vody do 13°C a 1 bod výskytu byl přidělen hyporhithronu (1/10), který odpovídá lipanovému pásmu a teplota vody zde dosahuje maximálně 18°C. V rámci potravní ekologie byl druh *M. minimum* klasifikován jako drtič

(5/10) a spásač (5/10) (GRAF *et al.* 2017). Životní cyklus je monovoltinní s mírnými posuny ve vylétávání v závislosti na nadmořské výšce (DÉCAMPS & LAFONT 1974). K maximální emergenci však dochází během jarních či letních měsíců. (GRAF *et al.* 2008). Samci mají maximální palpy složeny ze tří segmentů, samice z pěti. Počet tibiálních ostnů se může značně lišit (ROSS 1944). Výskyt *M. minimum* je zaznamenán na většině území Evropy (Obr. 5) (GRAF *et al.* 2008).



Obr. 5: Mapa rozšíření druhu *Micrasema minimum* v rámci Evropy (KUČINIČ *et al.* 2015)

2.4.3 Čeleď **Limnephilidae** (*Ecclisopteryx guttulata*, Pictet, 1834)

Tato obsáhlá čeleď je na území Evropy reprezentována asi 3000 druhy. Jde o silné letce a mnohdy jsou poměrně robustní stavby, s délkou křídel přes 25 mm. Většina zástupců se vyskytuje v málo zatížených potocích a řekách s čistotou vody I. a II. stupně (REISINGER *et al.* 2001). Larvy budují přenosné schránky a použitý materiál ze dna (písek, drobné kamínky, větvičky aj.) se liší podle druhu. Např. u druhů *Anabolia* spp. či *Halesus* spp. použité větvičky svou délkou často výrazně převyšují délku schránky. Bylo prokázáno, že předměty podélně upevněné na schránce jsou tím delší, čím silnější je proudění. Slouží tedy jako stabilizační předměty a pomáhají schránce udržovat se rovnoběžně s prouděním. Klazení vajíček probíhá vždy mimo vodní prostředí. K maximální emergenci dochází obvykle po nástupu tmy, v menší míře v pozdním odpolední (REISINGER *et al.* 2001)

Velikost dospělců *Ecclisopteryx guttulata* se velikostně pohybuje v rozmezí 7 – 14 mm. Barva těla je tmavohnědá, hrud' téměř černá. Končetiny jsou zbarveny světle hnědě a nesou tmavě hnědé trny. Tykadla jsou u základů světlejší a mají stejnou délku jako přední křídlo. U *E. guttulata* bylo pozorováno klazení vajíček pod vodou (REISINGER *et al.* 2001). Výskyt

larev *E. guttulata* v podélném gradientu toku je shodný s výskytem *M. minimum*. Jeden z deseti možných bodů byl přiřazen výskytu v horním pstruhovém pásmu, epirhithronu (1/10), osm bodů výskytu v dolním pstruhovém pásmu, metarhithronu (8/10) a jeden bod výskytu v lipanovém pásmu, hyporhithronu (1/10). V rámci potravních skupin, je *E. guttulata* zastoupen jedním bodem jako drtič (1/10), osmi body jako škrabač či spásač (8/10) a jedním bodem jako detritofág (1/10) (GRAF *et al.* 2008).

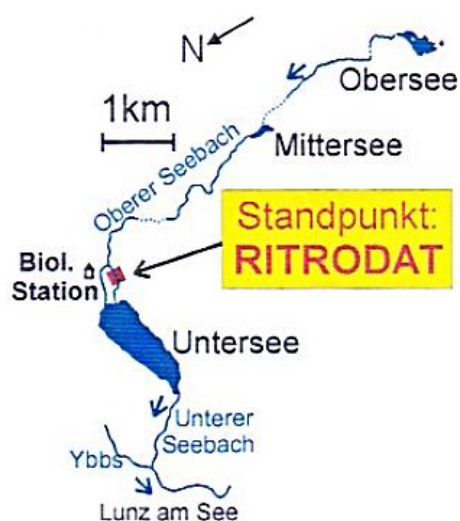
2.4.4 Čeleď **Rhyacophilidae** (*Rhyacophila vulgaris*, Pictet 1834)

Tato čeleď je v Evropě zastoupena pouze rodem *Rhyacophila*, který je však jedním z druhově nejbohatších rodů chrostíků vůbec (REISINGER *et al.* 2001) a zahrnuje přes 700 popsaných druhů (HOLZENTHAL *et al.* 2007). Zeleně zbarvené larvy jsou volně žijící, nestaví žádné schránky ani sítě a živí se zpravidla dravě (REISINGER *et al.* 2001). Stejně tak GRAF *et al.* (2008) přiřadili druhu *R. vulgaris* v rámci potravních skupin 10/10 bodů PRE, tzn. predátor. Larvy preferují tekoucí vody a jsou vázány na místa s vyšší rychlostí proudu. Co se týče emergenční periody, jde o druh vylétávající spíše v podzimním období (7/10) a v menší míře v letním období (3/10) (GRAF *et al.* 2008). Jako acyklický druh se může vyskytovat prakticky po celý rok (březen až prosinec) (REISINGER *et al.* 2001). Maxilární palpy se u dospělců skládají z pěti segmentů, labiální palpy ze tří segmentů. Ocelli jsou přítomny a tibiální ostny mají vzorec 344 (WICHARD & NEUMANN 2008). Druhy rodu *Rhyacophila* jsou náchylné ke znečištění a nacházejí se proto vesměs jen v čistých, nezatížených vodách s odpovídající kvalitou (PRATHER & MORSE 2001).

3 Popis lokality

Zkoumaný potok Oberer Seebach (47°15'N, 15°04'E) (Obr. 10) je typický tok druhého řádu pramenící v rakouských Alpách v blízkosti jezera Obersee. Potok protéká jezery Mittersee, Untersee a dále obcí Lunz am See, kde se vlévá jako levostranný přítok do řeky Ybbs (Obr. 6). Lunz am See je součástí spolkové země Dolní Rakousko a nachází se přibližně 100 km jihozápadně od Vídně. Výzkumná biologická stanice (Obr. 7) byla vzdálená asi 500 m od zkoumaného toku (WAGNER & LEICHTFRIED 2003).

Studovaná část potoka měřila 100 m a nacházela se ve výšce 600 m n. m. na vápencovém podloží. Chemické složení podloží přispívá k mírně alkalickému charakteru toku, pH se pohybuje v rozmezí 7-9. Díky konstantnímu vlivu podzemní vody je teplota toku v průběhu roku poměrně stálá a dochází jen k nepatrným výkyvům (WAGNER & LEICHTFRIED 2003). Dno koryta je tvořeno aluviálními štěrky a šterkopísky (WAGNER & BRETSCHKO 2002). Substrát se skládá převážně ze štěrku se střední velikostí zrn pohybující se v rozmezí 14 – 26 mm (WARINGER 1986). Hyporeál je dobře saturován kyslíkem, což umožňuje existenci a výskyt mnoha druhů organismů, včetně larev vodního hmyzu (WAGNER & BRETSCHKO 2002). Množství vody toku a proudění je ovlivněno i dalšími faktory, například táním sněhu. Okolní vegetace je tvořena převážně lesním porostem se smrkem ztepilým (*Picea abies*), modřínem opadavým (*Larix decidua*), borovicí lesní (*Pinus sylvestris*) a bukem lesním (*Fagus sylvatica*). V oblasti nejsou patrné téměř žádné známky lidské činnosti (WAGNER & LEICHTFRIED 2003).



Obr. 6: Potok Oberer Seebach a okolní jezera Obersee a Mittersee (WAGNER & LEICHTFRIED 2003)

4 Metodika

Předložená práce navazuje na soubor prací vytvořených v rámci projektu Ritrodat. Tento výzkumný program byl založen v roce 1976 Prof. Gernotem Bretschkem a realizoval se v biologické stanici v Lunzu. Cílem programu Ritrodat je objasnění fungování lotických ekosystémů a hlubší prozkoumání vzájemných ekologických vztahů a vazeb uvnitř těchto systémů (WAGNER & LEICHTFRIED 2003).



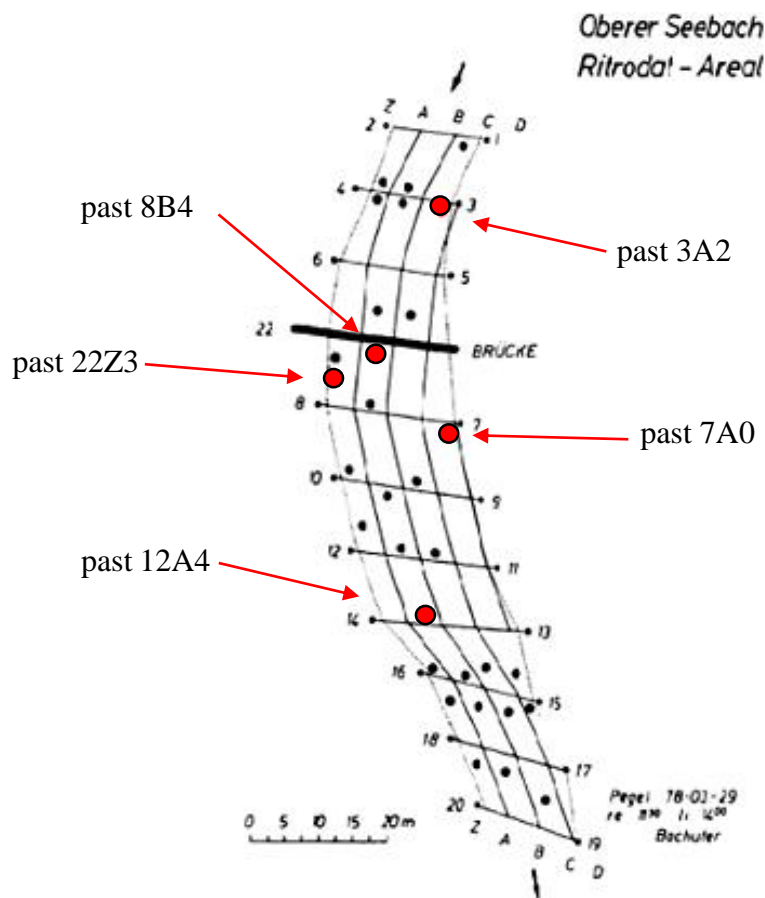
Obr. 7: Biologická stanice v Lunz am See (Foto: Bočková 2018)

Principem studie bylo pozorování toku v dlouhodobém časovém horizontu (1977-2003) a následná analýza získaných dat. Projekt zahrnoval vzorkování emergujícího hmyzu (a dalších biologických společenstev – mikrobiálních, bentických aj.) a rovněž studium celkové morfologie koryta a stavu sedimentu. Součástí projektu byla i pravidelná měření hydrologických parametrů (teplota vody, rychlost proudění, chemismus). V době svého vzniku nebyl Ritrodat zcela moderním projektem s plně strukturovaným plánem a zajištěným financováním, ale unikátním dlouhodobým programem, který poskytoval dostatečný prostor pro úpravy v souladu s novými poznatky (WAGNER & LEICHTFRIED 2003).

V roce 2012 po domluvě Dr. Marie Leichtfried a RNDr. Vladimíra Uvíry, Dr. byly nashromážděné vzorky uskladněné v Limnologickém institutu převezeny na Katedru zoologie PřF Univerzity Palackého v Olomouci. Zde probíhá analýza archivovaných vzorků, které byly a stále jsou předmětem zájmu řady bakalářských či diplomových prací.

4.1 Terénní metody

Nad studovanou částí potoka byla v průběhu projektu umístěna síť ocelových lan s velikostí ok 5 m, která sloužila k přesné lokalizaci jednotlivých odběrových zařízení. Pro lepší orientaci byla lana umístěná ve směru proudění toku označena písmeny a lana umístěná kolmo ke směru proudění byla označena čísly. Vzniklá soustava umožňuje spolehlivou detekci míst měření i odběrů vzorků (Obr. 8). Nad tímto systémem lan se nacházelo ještě speciální rameno, na němž byly uchyceny sondy a zařízení měřící teplotu vody, teplotu vzduchu, vzdušnou vlhkost, tlak vzduchu, intenzitu slunečního záření aj. (WAGNER & LEICHTFRIED 2003).



Obr. 8: Umístění pastí v potoce Oberer Seebach (STUMMER 1982)

4.2 Emergenční pasti

Emergenční pasti umístěné v potoce měly pyramidový tvar a otevřená základna pokrývala plochu dna o velikost 1000 cm². Konstrukci tvořil kovový rám, aby past odolávala proudu a zároveň byla stabilně ukotvena ve dně pomocí kovových hřebů. Stěny z jemné síťoviny umožňovaly kontinuální průtok vody a zároveň bránily predaci (Obr. 9) (WARINGER 1986).

Emergující hmyz byl během výletu z vody zachycen v plastové nádobce s fixační tekutinou – ethylenglykolem (STUMMER 1982). Pasti byly pravidelně vybírány v intervalu dvou dnů až tří týdnů, nachytané vzorky byly konzervovány 4% formaldehydem a poté převedeny pro dlouhodobou archivaci do 80% ethanolu. Při vybírání pastí se vždy zaznamenalo datum, čas, výška hladiny, teplota vody a dále umístění dané pasti v toku (WAGNER & LEICHTFRIED 2003). Během projektu bylo v provozu maximálně 30 pastí (STUMMER 1982).



Obr. 9: Emergenční pyramidová past v potoce Oberer Seebach (Foto: Bočková 2018)

Během každého vzorkování byla daná past označena čísly 1 – 3 podle kategorie zatopení: 1 – suchá, 2 – zvodnělá, 3 – zcela zaplavená. Ze získaných hodnot bylo spočteno, v jakém stavu se pasti převážnou část svého fungování v toku nacházely. Rovněž je nutno zmínit, že ne všechny pasti byly v provozu po celou dobu projektu. Pro současně rozebrané pasti platí následující tabulka 1.

Tabulka 1: Stav zatopení analyzovaných pastí (kategorie zatopení pastí: 1 – suchá, 2 – zvodnělá, 3 – zcela zaplavená)

Past	N odběrů	kategorie zaplavení			%		
		1	2	3	1	2	3
12A4	982	42	55	869	4,3	5,6	88,5
22Z3	982	44	191	735	4,5	19,5	74,8
3A2	531	108	25	374	20,3	4,7	70,4
7A0	329	-	-	322	-	-	97,9
8B4	982	828	63	65	84,3	6,4	6,6

Z tabulky 1 vyplývá, že past 12A4 byla v drtivé části projektu zatopená, stejně jako past 7A0. Naopak past 8B4 byla po většinu doby „na suchu“. Pasti 22Z3 a 3A2 byly většinu času zaplavené (74,8 % a 70,4 %), avšak v menší míře byly zaznamenány rovněž jako zvodnělé (22Z3 z 19,5 %) či jako suché (3A2 z 20,3 %).



Obr. 10: Pohled na potok Oberer Seebach (Foto: Bočková 2018)



Obr. 11: Zařízení k měření hydrologických a atmosférických jevů v zázemí biologické stanice (Foto: Strnad 2018)

4.3 Laboratorní metody

Náplní mé práce v laboratoři byla determinace a evidence dospělců chrostíků zachycených ve dvou emergenčních pastech (3A2, 7A0). Samotné určování s použitím stereomikroskopu je založeno na pozorování několika morfologických znaků, které se vzájemně kombinují.

4.3.1 Determinace do čeledí

K zařazení chrostíků do jednotlivých čeledí slouží determinační znaky, které se nachází na hlavě, nohou a křídlech. Nejvýznamnějším znakem je tzv. končetinový vzor, který udává počet tibiálních ostnů na jednotlivých párech končetin jedince. Tyto končetinové vzory pak tvoří vzorce specifické pro příslušné čeledi. Jedinec se vzorcem 244 má dva ostny na prvním páru končetin a čtyři na druhém a třetím páru (Obr. 12). Tibiální ostny jsou delší a světlejší než běžné chlupy a na předním páru končetin mohou v některých případech zcela chybět.



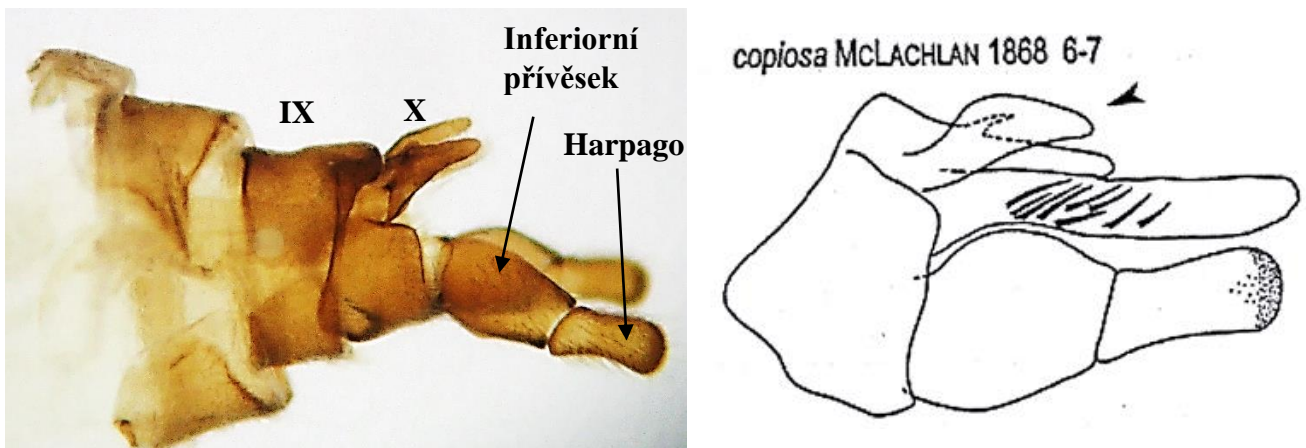
Obr. 12: Končetinový vzor 244 samce *Wormaldia copiosa* (Foto: Bočková 2017)

Dalším určovacím znakem je počet segmentů maxilárních palp. Samice mívají vždy 5 článků, samci zpravidla tři. Výjimečně se může objevit jiný i počet. Na hlavě je možné ještě pozorovat přítomnost či absenci ocelí – drobných čočkovitých oček nacházejících se u báze tykadel.

K determinaci chrostíků do čeledí může posloužit i křídelní žilnatina. Její pozorování však vyžaduje mikroskop a hustě ochlupená křídla mnohdy určování znesnadňují. Křídelní žilky rovněž jsou velmi světlé, a proto může snadno dojít k záměně.

4.3.2 Determinace do druhů

Determinace chrostíků do druhů je možná na základě morfologie kopulačních orgánů. V nativním stavu však nemusejí být detaily genitálií jasně patrné, proto je nutné je nejprve zviditelnit. Vyhneme se však manipulaci s jehlou či pinzetou, jelikož jemnější struktury by se mohly poničit. Namísto toho nůžkami opatrně odstříháme zadní část abdomenu, vložíme do varné zkumavky a ponecháme 10 – 15 minut (v závislosti na velikosti) vařit v roztoku hydroxidu draselného (KOH) či hydroxidu sodného (NaOH) (MALICKY 2004). Poté přeneseme abdomen do kapky destilované vody a na Petriho misce pod lupou opatrně odstraníme jehlou či pinzetou zbývající tkáň. Po vyvaření zůstanou jasně patrné sklerotizované části genitálií, které jsou klíčové pro determinaci. Posledním krokem bylo porovnání vzorku s literaturou (Obr. 13), či se srovnávací sbírkou vytvořenou Mgr. Lenkou Havranovou a Mgr. Pavlou Frolovou. Hlavní determinační literaturou byl Atlas of European Trichoptera od Hanse Malickeho. Při porovnávání je nutné brát v potaz geografické rozšíření druhu, různý stupeň vyvaření (sklerotizace), osobní kreslířský styl autora nebo možnost, že daná část abdomenu je poničená či chybí (MALICKY 2004).



Obr. 13: Kopulační orgán samce *Wormaldia copiosa* v porovnání s literaturou, laterální pohled (Foto: Bočková 2017, perokresba: MALICKY 2004)

4.4 Zpracování dat

Sběr materiálu a následná analýza dat jsou zatíženy faktorem nejednotného a nepravidelného vybírání pastí. V letním období, kdy dochází u většiny druhů k maximální emergenci, bylo nutné pasti vybírat častěji. Naproti tomu v zimním období se interval sběru značně prodloužil. V měsících duben – říjen, tedy během hlavní letové sezóny docházelo ke sběru 1 – 2x týdně, zato v listopadu, prosinci a březnu se sběr uskutečňoval 1 – 2x do měsíce (WARINGER *et al.* 1986). Pro analýzu bylo třeba přepočítat abundance na stejně dlouhé časové úseky, přičemž byl zvolen 14 denní interval. Tímto krokem se rovněž předešlo nadhodnocení letních abundancí, z důvodu častějšího vybírání pastí v teplých měsících – hlavní letové sezoně.

Přepočet na 14 denní intervaly byl nutný rovněž pro jednotlivé proměnné (tedy přírodní faktory), které chceme korelovat se získanými biologickými daty. Pro faktory, které se měřily každý den, jako teplota vzduchu či teplota vody, byl spočten průměr naměřených teplot během 14 dnů. U faktorů, jež byli měřeny nepravidelně, jako hloubka vody se nejprve provedl přepočet na každý den a následně byl z těchto hodnot obdobně spočítán průměr za 14 dnů (FEHEROVÁ 2015). Ke statistickému vyhodnocení výsledků byly použity programy Canoco 5.01 a R 3.4.3.

5 Výsledky

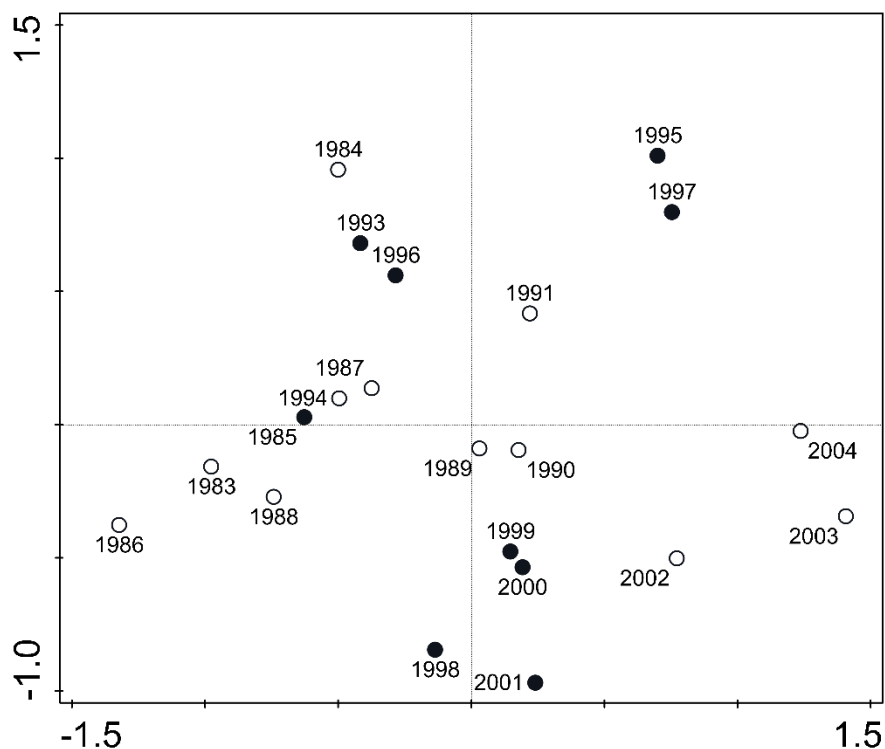
Během sledovaného období bylo zachyceno celkem 3039 jedinců chrostíků v pěti emergenčních pastech, které se vzájemně lišily v zaplavenosti. Pasti 12A4 a 8BA byly rozebrány kolegyní Mgr. Lenkou Havranovou (2015), která determinovala 1211 jedinců z 12 čeledí, reprezentovaných 25 druhů v pasti 12A4 a 83 jedinců z 5 čeledí, zastupující 11 druhů v pasti 8B4. Analýzu pasti 22Z3 provedla kolegyně Mgr. Pavla Frolová (2016), která identifikovala 902 jedinců z 10 čeledí reprezentujících 37 druhů. Celkem kolegyně determinovaly 2196 jedinců. Po rozebrání pastí 3A2 a 7A0 došlo k rozšíření souboru o 843 jedinců (27,74 %) a celkový součet zachycených chrostíků vzrostl na 3039. Tyto výsledky jsou shrnuty v tabulce 2.

Tabulka 2: Přehled počtů chrostíků v jednotlivých analyzovaných pastech

Past	Počet zachycených jedinců	Počet čeledí	Druhy
12A4	1211	12	25
22Z3	902	10	37
3A2	470	7	18
7A0	373	10	22
8B4	83	5	11
	3039	13	43

5.1 Druhové složení společenstva (NMDS)

Druhové složení je důležitým faktorem při zkoumání diverzity bentických společenstev a jeho změny mohou ukazovat na podmínky okolního terestrického prostředí. Chrostíci zachycení v dosud analyzovaných pastech byli determinováni do 43 druhů. V některých letech si bylo druhové složení emergujících jedinců podobnější, v některých letech naopak méně podobné. Následující graf (Obr. 14) ukazuje vzájemnou analogii v druhovém spektru chrostíků. Je vidět, že skladba druhů se během sledovaného období měnila a lze pozorovat patrný rozdíl mezi druhovým složením na počátku projektu (levá polovina grafu, 80. léta vlevo dole) a v posledních letech Ritrodatu (zejm. po roce 2000). Naproti tomu v letech 1999 a 2000 či v letech 1995 a 1997 si je druhové spektrum emergujících chrostíků velmi blízké. Z analýzy byl vypuštěn rok 1992, během kterého byli odebráni 3 jedinci a rok 2005, kdy byl odebrán pouze 1 jedinec. V tabulce 3 lze vidět zastoupení 10 dominantních druhů.



Obr. 14: Metoda NMDS – zobrazené body představují roky, během kterých probíhal projekt Ritrodat. Čím blíže jsou jednotlivé roky u sebe, tím podobnější je druhové složení emergujících chrostíků. Plnými body jsou znázorněny ty roky, ve kterých fungovalo stabilně všech 30 pastí.

Tabulka 3: Zastoupení dominantních druhů z analyzovaných pastí (Bra – Brachycentridae, Phil – Philopotamidae, Lim – Limnephilidae, Rhy – Rhyacophilidae, Goer – Goeridae)

Druh	1983 – 2004	
	N	%
1. <i>Micrasema minimum</i> (Bra)	793	26,09
2. <i>Wormaldia copiosa</i> (Phil)	576	18,95
3. <i>Ecclisopteryx guttulata</i> (Lim)	358	11,78
4. <i>Rhyacophila vulgaris</i> (Rhy)	310	10,20
5. <i>Drusus biguttatus</i> (Lim)	155	5,10
6. <i>Potamophylax cingulatus</i> (Lim)	148	4,87
7. <i>Chaetopteryx fusca</i> (Lim)	117	3,85
8. <i>Allogamus auricollis</i> (Lim)	92	3,03
9. <i>Metanoea rhaetica</i> (Lim)	90	2,96
10. <i>Silo nigricornis</i> (Goer)	88	2,90
ostatní druhy	305	10,04

5.2 Výběr průkazných faktorů

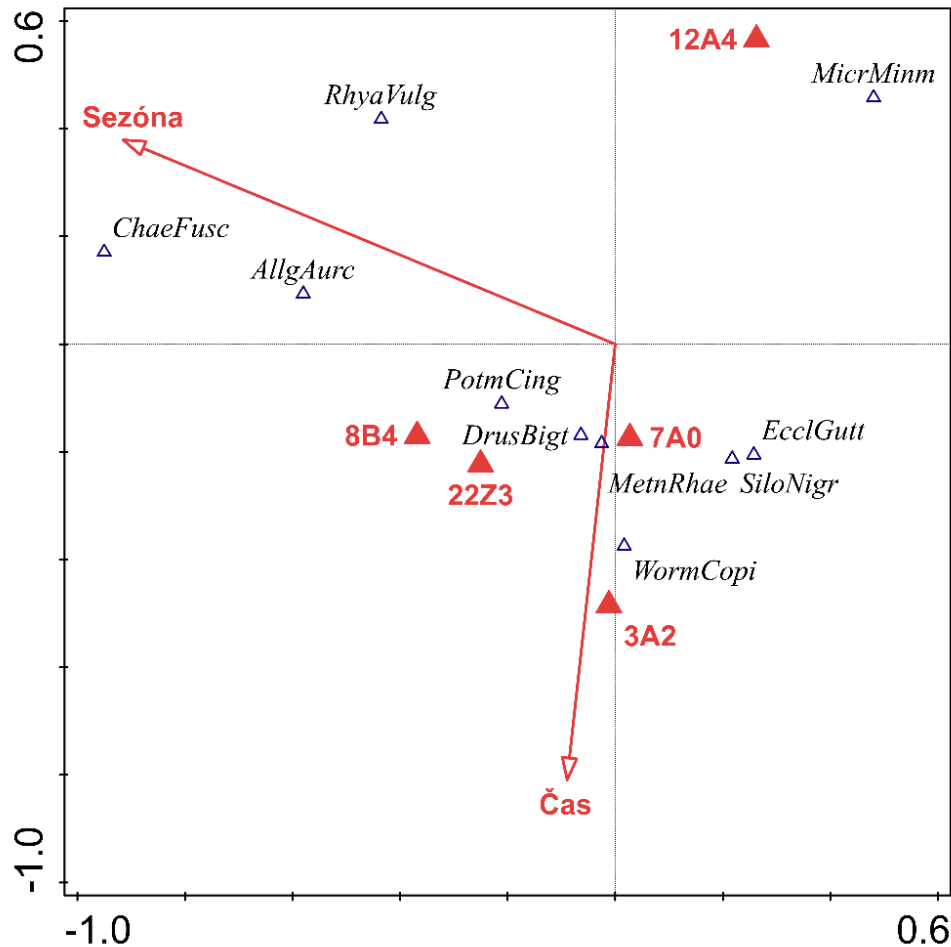
První CCA je bez kovariát a zohledňuje samotný sampling design: **čas** (časová řada od začátku sběrů až do konce projektu), **past** a typicky největší zdroj variability **sezonu**. Vysvětlení grafu je takové, že čím blíže je daný druh k určitému faktoru, tím na něho reaguje pozitivněji. Pro analýzu byla snížena váha vzácných druhů a analýza byla otestována permutačním testem při 1999 permutacích s nastavených designem v podobě časové série.

Vliv sezony pro 10 dominantních druhů vyšel jako průkazný ($F = 74,4$ a $P < 0.001$) a vysvětluje nejvyšší podíl 10,4 % celkové variability, čímž přispívá 55,7 % k objasnění vlivu všech těchto faktorů. Vliv pasti a času vysvětlují podobně 4,2 % a 4,1 % celkové variability a oba faktory vyšly jako průkazné (pro pasti: $F = 21,1$ a $P < 0.001$ a pro čas: $F = 30,3$ a $P < 0.001$). Jejich příspěvek k objasnění vlivu těchto faktorů je 14,6 % pro pasti a 21,7 % pro čas. Dohromady vysvětlují sezona, pasti a čas 18,7 % celkové variability.

Silná vazba na sezonu (Obr. 15) se projevila u *Chaetopteryx fusca*, *Allogamus auricollis*, *Rhyacophila vulgaris*, *Ecclisopteryx guttulata* či *Potamophylax cingulatus*. Z časového hlediska lze vidět, že druhy jako *Ecclisopteryx guttulata*, *Silo nigricornis*, *Wormaldia copiosa*, *Micrasema minimum* a *Drusus biguttatus* emergují v časnějších měsících (květen – srpen), naproti tomu *Allogamus auricollis* či *Rhyacophila vulgaris* emergují spíše na podzim (září, říjen). *Chaetopteryx fusca* vykazuje emergenci až jako poslední, závěrem sezóny.

Co se týče vztahů k pastem tak druh *Metanoea rhaetica* stejně jako *Drusus biguttatus* koreluje s pastí 7A0. *Wormaldia copiosa* inklinuje k pasti 3A2 a například druh *Micrasema minimum* se nacházel z 90 % v pasti 12A4, v ostatních pastech byl jeho výskyt minimální.

Graf rovněž zobrazuje časový horizont výskytu těchto druhů. Je patrné, že druh *Micrasema minimum* byl abundantní spíše na počátku projektu, kdežto v posledních letech se objevoval méně. Druhy *Ecclisopteryx guttulata*, *Drusus biguttatus*, *Metanoea rhaetica* byly zprvu nižších abundancí, poté začal jejich počet stoupat a následně opět poklesl. Zatímco druh *Wormaldia copiosa* v posledních letech naopak přibýval.

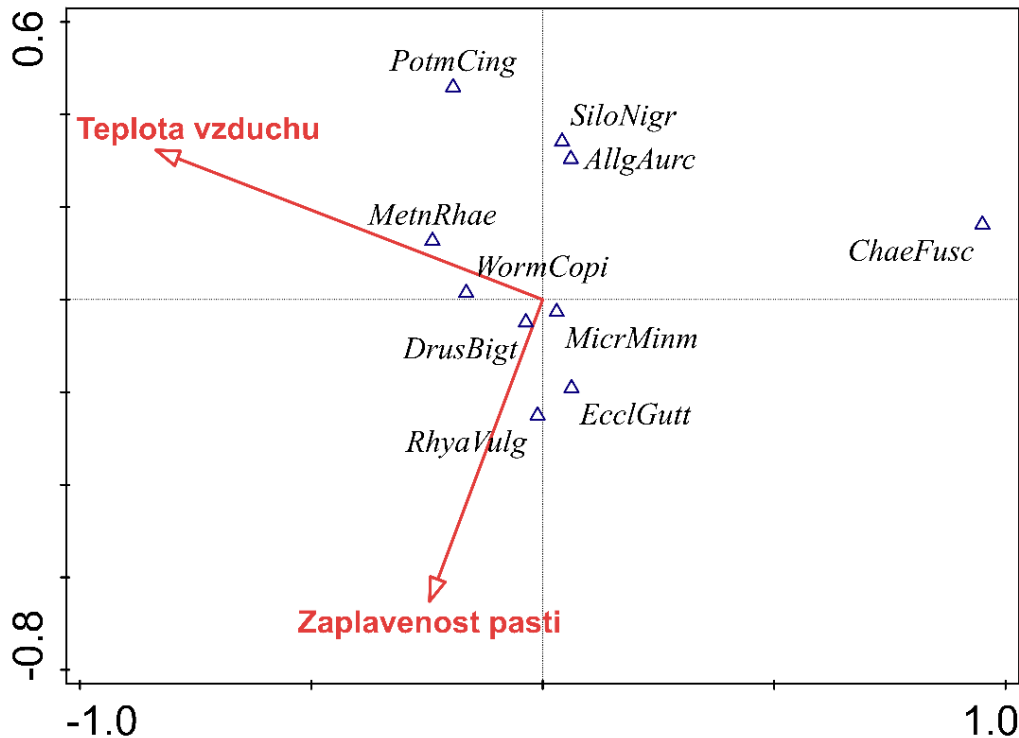


Obr. 15: CCA – znázornění závislosti deseti dominantních druhů na vybraných faktorech. MicrMinm – *Micrasema minimum*, WormCopi – *Wormaldia copiosa*, EcclGutt – *Ecclisopteryx guttulata*, RhyaVulg – *Rhyacophila vulgaris*, DrusBigt – *Drusus biguttatus*, PotmCing – *Potamophylax cingulatus*, ChaeFusc – *Chaetopteryx fusca*, AllgAurc – *Allogamus auricollis*, MetnRhae – *Metanoea rhaetica*, SiloNigr – *Silo nigricornis*.

Až po odrušení této variability bylo možné přistoupit k testování vlivu dalších proměnných (abiotických faktorů), proto do následující analýzy vstupovaly výše zmíněné faktory jako kovariáty. Opět byla snížena váha vzácných druhů a proběhlo testování permutačním testem při 1999 permutacích. Permutace proběhly s ohledem na blokový design (bloky definované pastmi) v časové sérii. Analýza byla provedena v modu interaktivní forward selekce, kde docházelo postupně k výběru průkazně vysvětlujících faktorů. Hloubka byla zastoupena hned dvěma faktory: celková hloubka koryta v centimetrech změřená v konkrétním místě, bez rozlišení pastí a dále kategoriální hloubka přiřazená jednotlivým pastem (1 – suchá, 2 – zvodnělá, 3 – zaplavená) – tyto kategorie byly převedeny na binomická data v rozsahu 0 – 1, kde 1 představuje past celou dobu zaplavenou a tedy ve směru daného faktoru roste délka,

kdy byla past během daných 14 dnů zaplavena (v opačném směru roste počet dní, kdy byla past „na suchu“). Bylo nutné tyto dva faktory rozlišit, jelikož v průběhu doby mohlo docházet k lokálnímu prohloubení či naopak zazemění koryta. To znamená, že např. hodnota 25 cm celkové hloubky může pro konkrétní past jednou znamenat, že je zatopená a podruhé, že je zcela na suchu. Z teplot byla použita jak teplota potoka, tak teplota vzduchu. Předem bylo rozhodnuto, že do analýzy vstoupí ta z nich, která bude více průkazná. Ukázalo se, že na emergenci chrostíků má vypovídající vliv teplota vzduchu ($F = 23,5$ a $P = 0,0005$), která vysvětluje 3,6 % celkové variability a zaplavenost pasti ($F = 11,0$ a $P = 0,0005$) vysvětlující 1,7 % celkové variability.

Graf (Obr. 16) ukazuje, že pro druhy *Rhyacophila vulgaris* a *Ecclisopteryx guttulata* je zatopenost pasti významným faktorem pozitivně ovlivňujícím jejich výskyt a emergenci. Naproti tomu *Micrasema minimum*, *Drusus biguttatus*, *Wormaldia copiosa* a *Metanoea rhaetica* na zaplavenost pasti výrazně nereagují. Odpověď *Silo nigricornis*, *Allogamus auricollis* a *Potamophylax cingulatus* na zaplavenost pasti je negativní, tudíž s rostoucí zaplaveností pasti intenzita jejich emergence klesá. Co se týče teploty, lze pozorovat, že *Chaetopteryx fusca* negativně reaguje na rostoucí teploty vzduchu, což odpovídá jeho výskytu v pozdní části sezony (Obr. 15). Zde je však vliv sezony odrušen, proto *Chaetopteryx fusca* nejenže emerguje později v sezoně, ale navíc v rámci té části sezony preferuje chladnější období. Naopak pozitivní odpověď na zvyšující se teplotu vzduchu vykazují *Potamophylax cingulatus*, *Wormaldia copiosa* a *Metanoea rhaetica*.



Obr. 16: CCA – znázornění dominantních druhů a jejich vztah k faktorům průkazně ovlivňujícím emergenci. MicrMinm – *Micrasema minimum*, WormCopi – *Wormaldia copiosa*, EcclGutt – *Ecclisopteryx guttulata*, RhyaVulg – *Rhyacophila vulgaris*, DrusBigt – *Drusus biguttatus*, PotmCing – *Potamophylax cingulatus*, ChaeFusc – *Chaetopteryx fusca*, AllgAurc – *Allogamus auricollis*, MetnRhae – *Metanoea rhaetica*, SiloNigr – *Silo nigricornis*.

5.3 Popis emergence vybraných druhů

K zobrazení byl použit model Generalized estimated equations, který počítal se sezonou a abundancí jako s vysvětlujícími proměnnými v interakci s pohlavím. Dále byla nastavena autokorelační struktura „Ar1“, která odrušuje vliv časového horizontu během vzorkování. Model je znázorněn na Obr. 17 a byl sestaven zvlášť pro tyto druhy: *Micrasema minimum*, *Ecclisopteryx guttulata*, *Wormaldia copiosa* a *Rhyacophila vulgaris*.

Micrasema minimum

U druhu *Micrasema minimum* měla emergence rychlý nástup a probíhala od května do konce července, přičemž maximální intenzity dosahovala v červnu. Průměrná délka trvání emergence byla u *Micrasema minimum* stanovena na 31 dní a k emergenci docházelo v průměru mezi 167. a 198. dnem v sezoně, tedy 15. 6. – 17. 7. Během analýzy všech pěti pastí nebyl zjištěn ani

jeden samec tohoto druhu, což značí vypovídající rozdíl v poměru pohlaví ($X^2 = 8,75$ a $P = 0,0031$). Tento druh emergoval v rozpětí teplot $11,92 - 19,9^\circ\text{C}$.

Wormaldia copiosa

Podobné rozložení emergence mezi 5. – 8. měsíc je patrné i u *Wormaldia copiosa* a sezonalita je zde průkazná ($X^2 = 18,17$ a $P < 0.001$). Emergence měla relativně rychlý nástup, nicméně od srpna již její intenzita klesala. Samci vykazovali vychýlení s maximální emergencí v červnu, kdežto samice asi o měsíc později, což odpovídá průkazné interakci mezi oběma pohlavími ($X^2 = 11,02$ a $P < 0.001$). Naopak rozdíl v poměru pohlaví vyšel u tohoto druhu neprůkazně ($X^2 = 0,08$ a $P = 0,7723$), jelikož jak lze pozorovat, samců i samic byl přibližně stejný počet (284 samců a 292 samic). Podíl samců tvořil 49,3 % a druh *Wormaldia copiosa* se tak nejvíce blížil poměru pohlaví 1:1. Průměrná délka trvání emergence byla 73 dní a docházelo k ní v průměru 170. – 243. den v sezoně (18. 6. – 30. 8.). Teplotní rozpětí, během kterého druh *Wormaldia copiosa* emergoval, se pohybovalo od $-0,62^\circ\text{C}$ do $20,26^\circ\text{C}$.

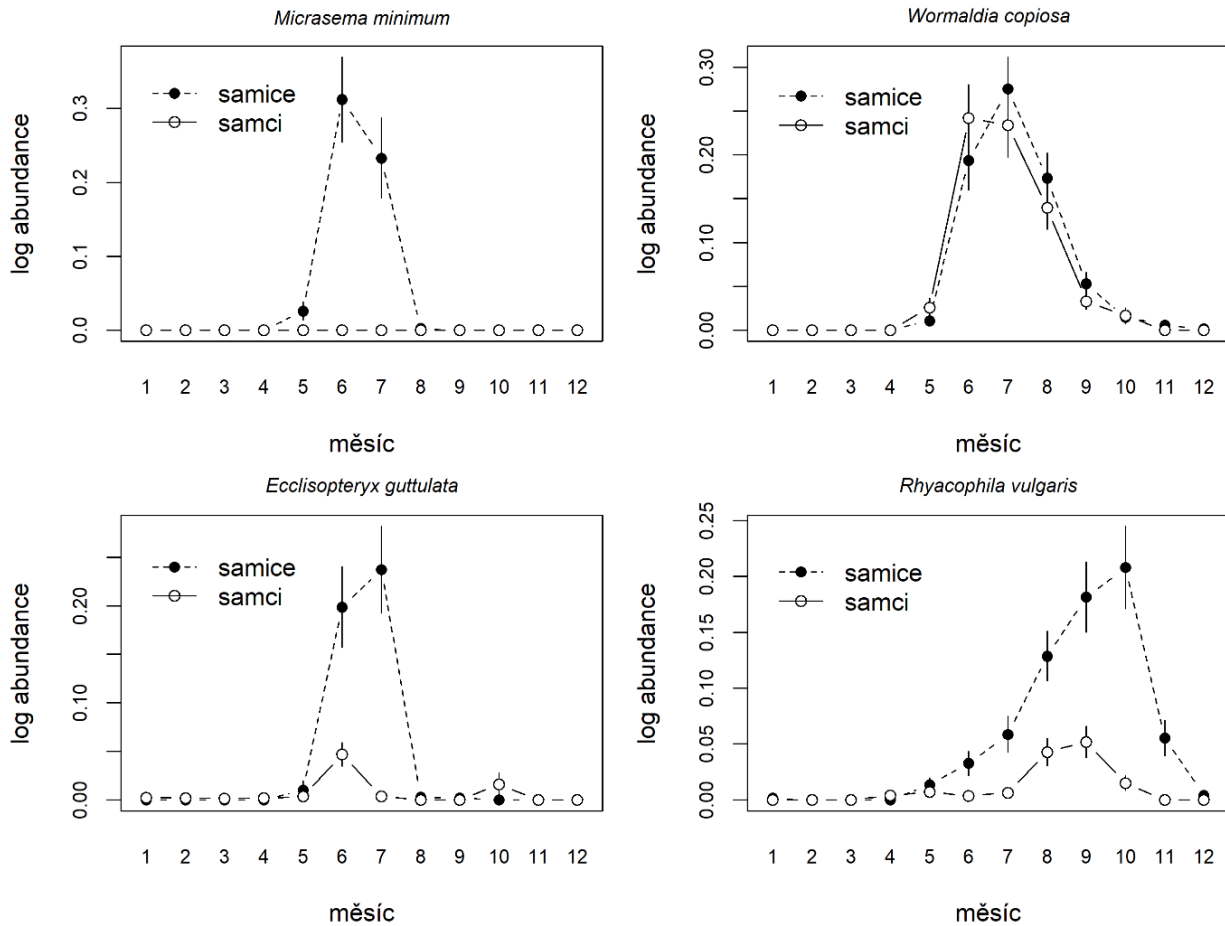
Ecclisopteryx guttulata

Druh *Ecclisopteryx guttulata* vykazoval rovněž prudký nástup emergence, která trvala od května do srpna. U samic vrcholila emergence v 7. měsíci, u samců opět asi o měsíc dříve. Průkazný byl rozdíl mezi pohlavími ($X^2 = 16,18$ a $P < 0.001$), kde se projevil signifikantní přebytek samic, a to celkem 333, kdežto samců bylo nalezeno jen 25 a tvořili tak pouhých 6,98 % jedinců tohoto druhu. Průměrná délka trvání emergenční periody zde vyšla na 50 dní a k emergenci docházelo v průměru 161. – 211. den v sezoně, tedy 9. 6. – 29. 7. V grafu lze rovněž pozorovat drobný pík tvořený několika samci v měsíci říjnu. Teplotní rozmezí emergence *E. guttulata* se pohybovalo v rozmezí od $-6,37^\circ\text{C}$ do $19,9^\circ\text{C}$.

Rhyacophila vulgaris

Druh *Rhyacophila vulgaris* měl emergenční periodu posunutou do pozdější části roku (Obr. 17) a průměrná délka jejího trvání se ukázala jako nejvyšší ze všech sledovaných druhů, a to 126 dní. K emergenci docházelo v průměru 166. – 292. den sezony (14. 6. – 19. 9.). U samic začínala emergence v květnu, postupně sílila a maxima dosahovala až v říjnu. Samci měli emergenční periodu kratší, začali vylétávat v červenci a nejvyšší intenzitu emergence vykazovali v září, poté došlo opět k poklesu. Vypovídající a patrný z grafu je rovněž rozdíl mezi pohlavími, kdy bylo opět zaznamenáno signifikantně více samic ($X^2 = 46,0$ a $P < 0.001$). Vzájemná interakce mezi pohlavími se ukázala taktéž jako vypovídající faktor ($X^2 = 34,7$ a $P < 0.001$) s tím, že

samci emergovali průkazně dříve. Ze všech zachycených jedinců druhu *R. vulgaris* bylo determinováno 273 samic a 37 samců, kteří tak tvořili 11,93 %. Emergence probíhala při teplotách od -5,48°C do 20,26°C



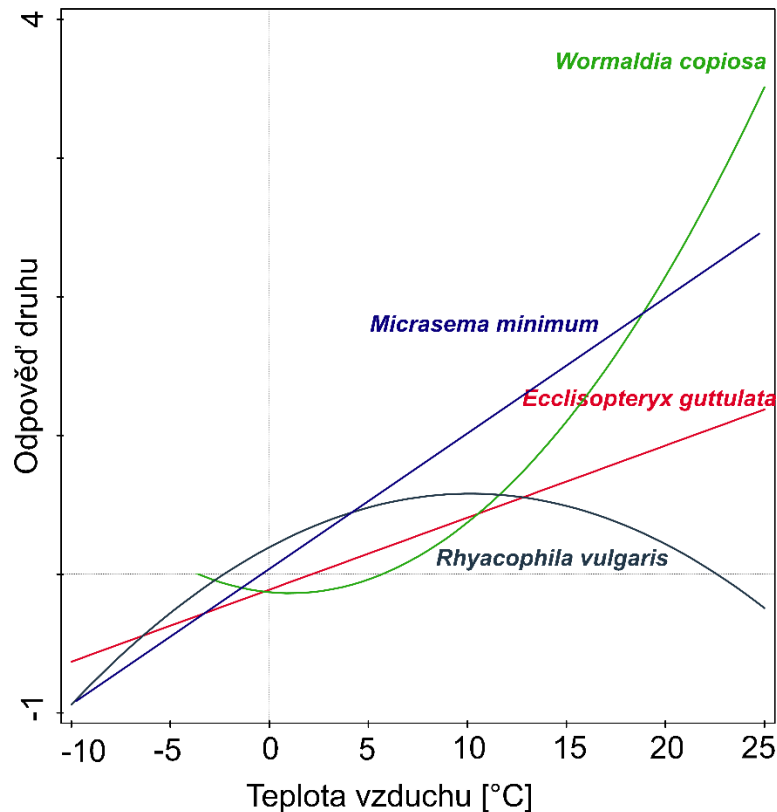
Obr. 17: Intenzita emergence v průběhu sezony u čtyřech dominantních druhů

5.4 Vliv přírodních faktorů

K zobrazení vlivu vybraných abiotických faktorů na čtyři nejpočetnější druhy (*Micrasema minimum*, *Wormaldia copiosa*, *Ecclisopteryx guttulata* a *Rhyacophila vulgaris*) byly vybrány species response curves. Jejich výpočty vychází z předchozí CCA analýzy. K zobrazení byly použity zobecněné lineární modely s poissonovým rozdělením dat a s logaritmickou transformací dat. Modely se snaží proložit co nejjednodušší tvar křivky, tak aby ji bylo možné pojmenovat jako lineární, kvadratickou či kubickou. Jako vybraný faktor byla zvolena teplota vzduchu, jelikož vyšla průkazně v CCA.

Z grafu (Obr. 18) lze vypožorovat, že odpověď u *Ecclisopteryx guttulata* s rostoucí teplotou lineárně stoupá a to průkazně ($F = 6,0$ a $P = 0,01464$). Křivka u *Rhyacophila vulgaris*

má unimodální charakter s optimem okolo 10°C ($F = 4,1$ a $P = 0,01772$) a na vyšší teploty reaguje pozitivně *Wormaldia copiosa* ($F = 21,8$ a $P < 0,00001$). Odpověď *Micrasema minimum* se vzrůstající teplotou rovněž lineárně stoupá, avšak v tomto případě neprůkazně ($F = 2,59$ a $P = 0,10776$).

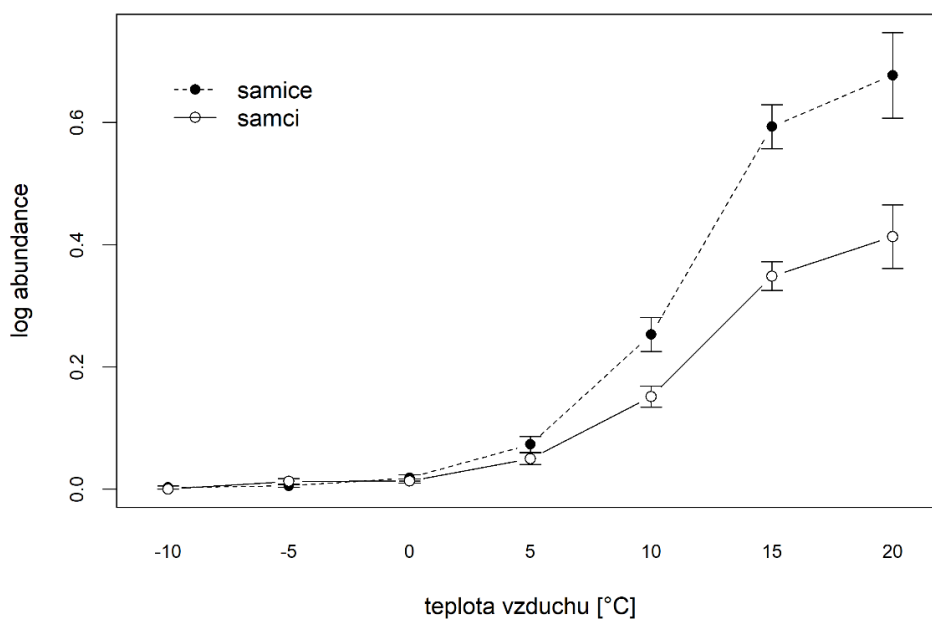


Obr. 18: Species response curves – odpovědi jednotlivých druhů na teplotu vzduchu

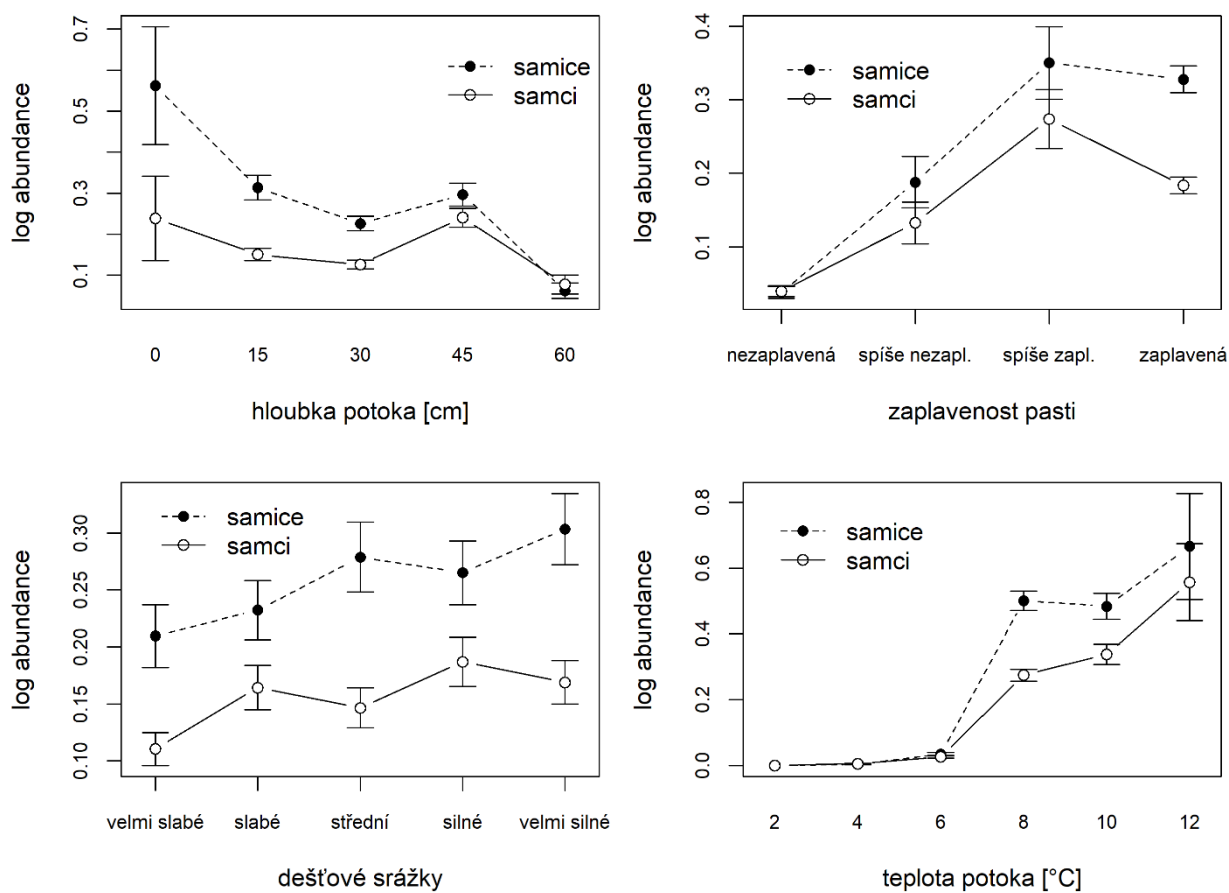
V následujících grafech je znázorněna četnost samců a samic v závislosti na nejvýznamnějších faktorech: teplotě vzduchu (Obr. 19), hloubce potoka, zaplavenosti, dešťových srážkách a teplotě potoka (Obr. 20). Sezona zde vystupuje jako náhodný faktor, který je odrušován (jednak byla pro 4 dominantní druhy nastíněna výše na Obr. 17 a jednak se zde soustředíme na čistý vztah s teplotou vzduchu). Stejně tak byl odrušen i vliv pasti a jako třetí náhodný faktor byl použit a odrušen čas. Jako vysvětlované proměnné vstoupily do smíšeného modelu všechny ostatní faktory, a to i ve svých polynomech druhého stupně (pro případ unimodálního vztahu) a v interakcích s pohlavím. Model byl postupně podle pravidel marginality ořezáván o neprůkazné proměnné.

Vztah abundance k teplotě vzduchu je průkazný, v rámci naměřených dat s rostoucí teplotou abundance stoupá ($X^2 = 19,07$ a $P < 0,001$), navíc zde dochází k interakci s pohlavím ($X^2 = 10,63$ a $P < 0,001$), kdy u samic křivka stoupá rychleji. Rovněž průkazný je vztah

abundance a zaplavenosti pastí s tím, že chrostíci preferovali pasti spíše zaplavené až zaplavené ($X^2 = 8,16$ a $P = 0,00428$) a rovněž zde dochází k interakci s pohlavím ($X^2 = 37,85$ a $P < 0.001$). Zatímco samice emergují poměrně stejně z pastí spíše zaplavených a zaplavených, samci nejvíce emergují z pastí spíše zaplavených a ze zaplavených pastí už emergují méně. Rozdíl vidíme také v nižší četnosti samců, která je však patrná ve všech případech. Hloubka potoka se rovněž projevila průkazně ve vztahu k abundanci ($X^2 = 6,93$ a $P = 0,00846$) a z grafu je patrné, že obecně chrostíci emergovali nejvíce z hloubek kolem 45 cm (pokud pomineme velkou míru emergence při velmi malých hloubkách 0 – 7,5 cm, která je založena jen na několika málo jedincích), nad 50 cm už je abundance nižší. Nejvyšší abundance se jeví v hloubce koryta 0 cm, ale to neznamena, že by chrostíci emergovali „na suchu“ (hodnoty hloubek do 7,5 cm se počítaly jako 0). Průkazná je interakce hloubky koryta a pohlaví ($X^2 = 56,44$ a $P < 0.001$), kdy při emergenci poměr samců stoupá s rostoucí hloubkou). Zajímavé je rozložení abundance ve vztahu ke srážkám, které je průkazné ($X^2 = 10,44$ a $P = 0,00542$). Chrostíci létají i za deštivého počasí a jak je vidět, abundance samic roste se silnějším deštěm. Samci vykazují vyjma velmi slabých srážek celkem podobné zastoupení ve všech dalších kategoriích deště. Teplota potoka ve vztahu k abundanci je zde rovněž vypovídající ($X^2 = 7,43$ a $P = 0,00641$), kdy dochází k silnější emergenci s rostoucí teplotou, přičemž nejvyšší abundance byla zaznamenána u obou pohlaví okolo 12°C. Průkazná je interakce teploty potoka s pohlavím ($X^2 = 16,72$ a $P < 0.001$), kdy samice reagují na rostoucí teplotu rychleji a křivka jejich abundance roste tedy strměji.



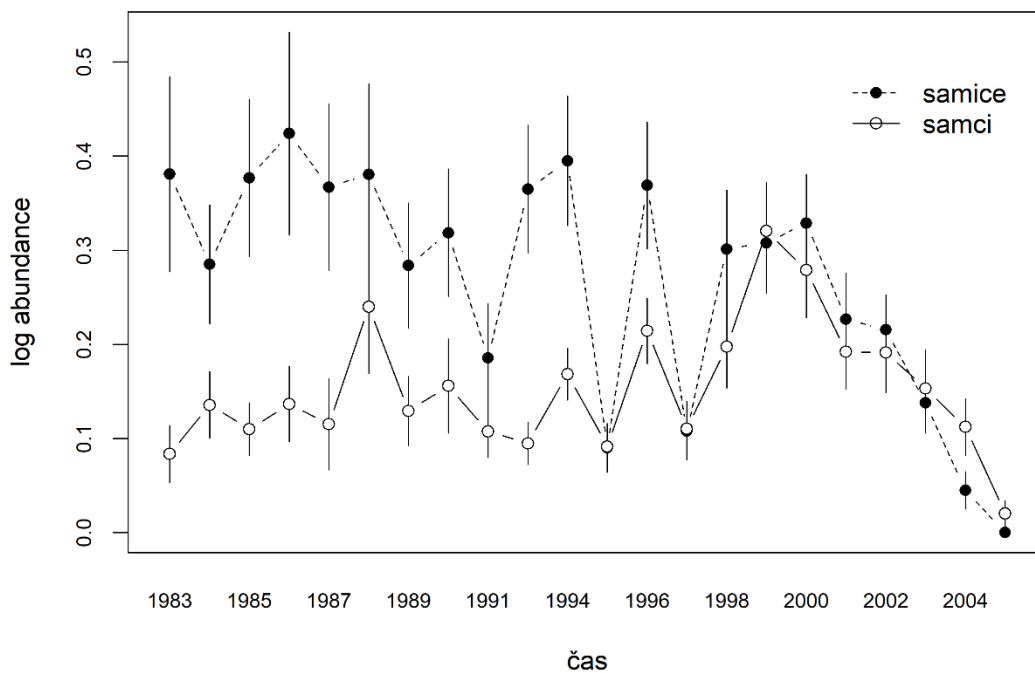
Obr. 19: Abundance chrostíků v závislosti na teplotě vzduchu



Obr. 20: Abundance chrostíků ve vztahu k jednotlivým přírodním faktorům

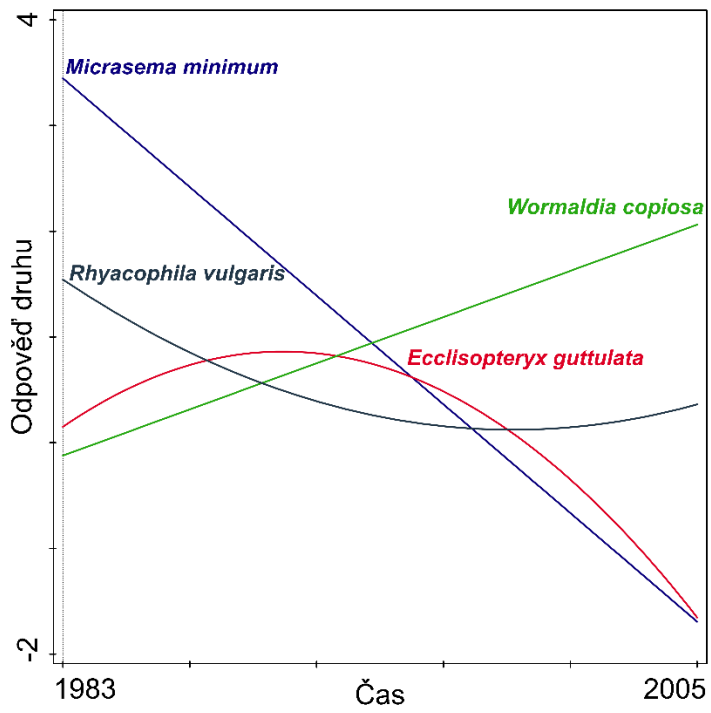
5.5 Vývoj společenstva

Následující grafy ukazují obecný vývoj společenstva chrostíků v delším časovém horizontu. První graf (Obr. 21) znázorňuje četnost samců a samic všech druhů ve vztahu k jednotlivým letům. V analýze byl použit smíšený model, ve kterém pasti definovaly klastry dat a byly použity jako náhodný efekt, který se odrušuje. Lze vidět, že abundance se v průběhu let mnohdy výrazně měnila a zároveň pozorujeme celkový pokles abundance zejm. v posledních letech ($X^2 = 22,0$ a $P < 0.001$). Po většinu času byl významný rozdíl v poměru pohlaví ($X^2 = 46,5$ a $P < 0.001$) ve prospěch samic a tento rozdíl se stírá mezi lety 1999-2002. Protože postupně dochází ke změně v poměru pohlaví a ke konci projektu je patrná dokonce mírná převaha samců, je zde průkazná interakce pohlaví a času ($X^2 = 30,8$ a $P < 0.001$). Z analýzy byl vypuštěn rok 1992, který je statisticky nevyhodnotitelný.



Obr. 21: Abundance samců a samic všech druhů v jednotlivých letech projektu

V následujícím grafu (Obr. 22) jsou zobrazeny odpovědi čtyř dominantních druhů v rámci časového horizontu projektu. Graf byl vytvořen opět pomocí species response curves s využitím zobecněného lineárního modelu glm. Pozorujeme průkaznou odpověď druhu *Micrasema minimum*, která lineárně ubývá ($F = 8,2$ a $P = 0,00422$). *Ecclisopteryx guttulata* reaguje unimodálně ($F = 3,5$ a $P = 0,03011$), přibývá cca v první třetině a poté její počet opět klesá. Naproti tomu *Rhyacophila vulgaris* reaguje opačně a asi v polovině dochází k jejímu úbytku a ke konci se abundance opět mírně zvedá ($F = 32,8$ a $P < 0.001$). *Wormaldia copiosa* reaguje lineárně a na rozdíl od druhu *Micrasema minimum* s potupujícím časem průkazně přibývá ($F = 27,7$ a $P < 0.001$).



Obr. 22: Species response curves – odpovědi dominantních druhů během let

6 Diskuse

Tato diplomová práce hodnotí emergenci chrostíků zachycených v alpském potoce v závislosti na přírodních podmínkách. Práce byla vytvořena v rámci dlouholetého projektu Ritrodat uskutečňujícího se v Rakousku.

Druhové složení společenstva

Metoda NMDS ukázala, že spektrum druhů nebylo po celou dobu projektu stejné. Rozdílné druhy preferují odlišné podmínky okolního prostředí. Podle ILLIESE (1983) se struktura a vlastnosti vodních habitatů mění náhodně v závislosti na proudění vody, což ovlivňuje abundanci druhů preferujících určitý substrát či rychlost proudu. Důsledkem jsou změny mikrohabitatů, které mohou být příznivé pro danou skupinu druhů, avšak současně dochází ke znevýhodnění jiných skupin. Jelikož vodní tok je dynamický systém, šterkové náplavy se během let působením proudu vody v toku přesunovaly a mohly tak zapříčinit migraci jednotlivých druhů preferujících určité podmínky. Je prokázáno, že během doby, kdy probíhal projekt Ritrodat, vzrostla teplota studovaného potoka 0,425 °C, což mohlo rovněž ovlivnit složení druhů. Druhy vyskytující se ve větších nížinných tocích mohou na zvyšující se teplotu reagovat postupným přesunem do vyšších poloh, na rozdíl od druhů obývajících pramenné oblasti, které jsou v případě vzrůstu teploty v ohrožení (HERING *et al.* 2009). V letech 1999 a 2000 emergovalo nejpodobnější druhové spektrum. K tomu mohla přispět velmi podobná hodnota průměrné teploty potoka v těchto letech a to 7,5°C a 7,8°C.

Dále lze porovnat druhové spektrum dvou převážně zaplavených pastí: 12A4 a 22Z3. Ačkoliv byly obě pasti v provozu po celou dobu projektu a výrazně se nelišily z hlediska hydrologických podmínek, v pasti 12A4 bylo nalezeno 709 samic druhu *Micrasema minimum*, kdežto v pasti 22Z3 bylo za stejnou dobu pouze 6 samic tohoto druhu. V této pasti (22Z3) byl rovněž zaznamenán výskyt 62 samic druhu *Micrasema longulum*, který se již v žádné z dalších pastí neobjevil. Zde se nabízí otázka, zda se nejedná o chybnou determinaci, jelikož vždy je nutné počítat s rizikem selhání lidského faktoru. Ovšem přehlédneme-li tento fakt, stále panuje výrazný nepoměr ve výskytu tohoto druhu mezi dvěma podobnými pastmi. Domnívám se, že tento rozdíl může být způsoben odlišným osluněním toku, kdy mohla být jedna z pastí vystavena intenzivnějšímu prohřívání vody. Na druhou stranu voda proudící v potoce je v neustálém pohybu a je otázkou, do jaké míry je schopná se prohřát. Pomineme-li výrazný rozdíl v početnosti *Micrasema minimum*, vykazují obě pasti podobné druhové složení, včetně ostatních dominantních druhů.

Výběr průkazných faktorů

Při analýzách bylo nejprve nutné odrušit vliv náhodných faktorů (sezony, pasti a času), z nichž nejvíc variability vysvětloval efekt sezony (10,4 %). Jako kovariáty vstupovaly tyto faktory do další analýzy, jejímž cílem bylo odhalit přírodní faktory, které průkazně ovlivňují emergenci. Těmi byla teplota vzduchu a zaplavenost pastí, nicméně očekávala jsem větší vliv teploty vody, neboť jak uvádějí WARD & STANFORD (1982), jako hlavní faktor v načasování a době trvání emergenční periody u vodního hmyzu je popisována teplota vody často v kombinaci s fotoperiodou. O přímém vlivu teploty vzduchu na emergenci hmyzu nebyly bohužel dohledány použitelné prameny, avšak považuji tento výsledek za zajímavý.

Analýza ukázala, že *Rhyacophila vulgaris* emerguje převážně ze zaplavených pastí, avšak REISINGER *et al.* (2001) uvádějí, že konečná fáze emergence (osvobození se z exuvie) probíhá vždy na břehu, mimo vodní prostředí. V přirozených podmínkách kukly dosáhnou hladiny vody velmi rychle a plavou ke břehu, kde vylézají a teprve po několika minutách stahují kuklovou schránku (REISINGER *et al.* 2001). Zde však vlivem pastí není jedincům umožněn pohyb ke břehu a využívají tak stěny pasti jako substrát, na kterém dospělci stahují exuvii. Z toho vyplývá, že ačkoliv druh *R. vulgaris* emergoval převážně ze zaplavených pastí, hloubka vody pro něj nejspíš není rozhodujícím faktorem. *Chaetopteryx fusca* projevil silně negativní vztah k rostoucí teplotě vzduchu, což koreluje s jeho pozdním výskytem v rámci sezony. Kolegyně HAVRANOVÁ (2015) rovněž potvrdila emergenci *Chaetopteryx fusca* v měsících září, říjen a prosinec.

Popis emergence vybraných druhů

CORBET (1964) popisuje 4 základní typy emergence: (1) **kontinuální**, s nepravidelnými fluktuacemi v rychlosti, dále (2) **rytmickou** související s lunárními cykly, (3) **sporadickou** vyskytující se v nepravidelných intervalech několika málo dnů či (4) **sezónní**, typickou pro zeměpisné oblasti mírného pásma. Stupeň synchronizace se může vzájemně značně lišit, avšak je většinou konstantní a specifický pro daný druh (CORBET 1964). Většina druhů zachycených v rámci této studie vykazuje sezónní emergenci s kratší či delší periodou vylétávání.

Micrasema minimum

Tento druh byl jednoznačně nejdominantnější a z celkového souboru zachycených chrostíků tvořil 26 %. WARINGER (1986) během tříletého studia (1980-1982) na téže lokalitě zaznamenal rovněž *M. minimum* jako nejpočetnější druh, který zároveň vykazoval signifikantní

rozdíl v poměru pohlaví – celkem bylo zachyceno 422 samic a 3 samci. V pěti námi dosud analyzovaných pastech jsou však všichni jedinci samičího pohlaví. Nicméně MALICKY (2002) během studia (1985-1987) na alpském toku Kothbergbach (640 m n. m.) zachytil i jedince samčího pohlaví. V roce 1985 tvořil podíl samců dokonce 59 %. V této studii byl však testován efekt osmi různých typů emergenčních pastí, které zahrnovaly např. i skleníky, plovoucí pasti aj. Je tedy možné, že přítomnost/absence samců byla způsobena metodikou sběru, o hlubších příčinách lze však jen spekulovat. DeWALT *et al.* (1994) se domnívají, že nepoměr pohlaví může být vysvětlen odlišnými behaviorálními vlastnostmi samců a samic či preferencí určitého substrátu.

MALICKY (2002) rovněž upozorňuje na fakt, že většina samic zachycených během let 1984-1989 měla prázdné, vykladené zadečky, což znamená, že samice musely být již několik dnů staré. Vzhledem k tomu, že ovipozice probíhá u tohoto pod vodou (REISINGER *et al.* 2001), nabízí se vysvětlení, že samicím se jevila jako vhodný substrát, po kterém lezou do vody ke kladení vajíček, právě emergenční past. Během výletu pak byly zachyceny již vykladené. MALICKY (2002) navíc dodává, že „čerstvě“ vylíhlé samice mají poměrně robustní abdomen.

Druh *M. minimum* emergoval od května do konce srpna, přičemž k maximální emergenci docházelo v měsíci červnu, což potvrzuje i WARINGER (1986) a udává, že v červnu 1982 tvořil druh *M. minimum* 91 % zachycených jedinců. K podobným závěrům došli i GRAF *et al.* (2008), kteří přidělili *M. minimum* 3 body výskytu v jarním období (březen, duben, květen) a 7 bodů výskytu v letním období (červen, červenec, srpen). Tento druh vykazoval průměrnou délku trvání emergence 31 dní, což koresponduje s poznáním kolegyně HAVRANOVÉ (2015), která určila průměrnou dobu trvání emergence na 27 dní. Ke shodě dochází i s WARINGEREM (1986), který uvádí počet dní 38. Všechna tato pozorování ukazují na krátkou emergenční periodu, tak jak popisují GRAF *et al.* (2008).

Ecclisopteryx guttulata

Na základě analýz bylo zjištěno, že druh *E. guttulata* vykazuje délku trvání emergenční periody 50 dní, s maximální mírou emergence v letních měsících (červen, červenec). Podobně WARINGER (1986) pozoroval v letech 1980-1982 emergenci u *E. guttulata* od konce května do začátku srpna a průměrnou délku trvání emergence stanovil na 45 dní. Naproti tomu HAVRANOVÁ (2015) zjistila průměrnou délku emergenční periody za sledované období (1983-1989) jen 19 dní, avšak uvádí, že hodnota se v jednotlivých letech výrazně liší. Podobnou

dobu vylétávání *E. guttulata* zmiňují i REISINGER *et al.* (2001) a to od konce května do konce srpna. Opět se jedná o krátkou emergenční periodu (GRAF *et al.* 2008).

Rovněž u tohoto druhu byl zaznamenán výrazný nepoměr pohlaví ve prospěch samic, kdy samci tvořili jen 6,97 % zachycených jedinců. Ke stejným závěrům došel i WARINGER (1986), který během studia pozoroval taktéž převahu samic. Procentuální zastoupení samců bylo 12,1 %. Kolegyně HAVRANOVÁ (2015) například nezaznamenala během let 1983-1989 jediného samce. MALICKY (2002) se domnívá, že rozložení samců a samic může být rovněž zapříčiněno počasím, kdy byla registrována silná početní převaha samic, obzvláště za pěkných, slunečných dnů.

Wormaldia copiosa

Zjistilo se, že s počtem 576 jedinců je *Wormaldia copiosa* druhým nejhojněji zastoupeným druhem za celé sledované období. Tento druh vykazoval pozitivní odpověď na rostoucí teplotu vzduchu, zato na zaplavenost pasti zvláště nereagoval. Přesto byla nejvyšší míra výskytu zaznamenána v pastech 3A2 a 22Z3, které byly po většinu projektu zatopené.

W. copiosa emerguje od května až do října, přičemž k maximální emergenci dochází během června a července. Průměrná délka emergenční periody byla 73 dní. FROLOVÁ (2016) uvádí výsledky podobné, emergence trvala přibližně 5 měsíců a to od poloviny května do poloviny října. Vylétávání samců a samic je synchronní a rovněž poměr pohlaví zde byl víceméně vyrovnaný, čímž se opět s FROLOVOU (2016) shodujeme. WARINGER (1986) na základě svých pozorování stanovil průměrnou délku emergence u tohoto druhu na 96 dní. REISINGER *et al.* (2001) popisují *W. copiosa* jako druh s dlouhou emergenční periodou, který může emergovat již od poloviny března do konce prosince. V letech 1980-1982 pozoroval WARINGER (1984) na toku Oberer Seebach emergenci od konce června do půlky října a emergenční perioda trvala dokonce 119 dní. Práce, které by se podrobněji zabývaly popisem emergence *W. copiosa* nebyly dohledány, avšak dostupné prameny se shodují na většině uvedených informací.

Rhyacophila vulgaris

Pro tento druh analýza ukázala časový posun emergence oproti ostatním druhům do pozdější části sezony s pozvolnějším nástupem. Emergence trvala v průměru 126 dní, což je nejdelší doba zaznamenaná u vybraných druhů, a vrcholila v měsíci říjnu. Rovněž GRAF *et al.* (2008) uvádějí, že tento druh emerguje převážně v podzimním období. WEINZIERL (1992) studoval

emergenci na toku v německých alpách, který pramení ve výšce 1300 m n. m. a po pěti kilometrech ve výšce 700 m n. m. ústí do dalšího toku. Zjistil, že doba emergence byla kratší a probíhala od května do září. Rozdíl může souviset např. s odlišnými hydrologickými vlastnostmi či nadmořskou výškou. Je známo, že výškové poměry hrají významnou roli v načasování, délce emergenční periody a ve vývoji vodního hmyzu obecně (CASTRO-REBOLLEDO & DONATO-RONDON 2015). Obvykle platí, že se vzrůstající nadmořskou výškou se délka trvání emergence zkracuje a rovněž nástup emergence je opožděn (McCULLOCH & WATERS 2018). HOPKINS (1919) se domnívá, že zpoždění emergence je cca o 3,3 dny na 100 m převýšení. Hlavním důvodem je nižší teplota ve vyšších polohách, která poskytuje larvám kratší dobu potřebnou pro růst.

WARINGER (1986) potvrdil, že *R. vulgaris* emerguje především na podzim a průměrná délka trvání emergence (1980-1982) vyšla 210 dní. Stejně jako u druhu *E. guttulata* byl i u *R. vulgaris* zaznamenán výrazný nepoměr mezi samci a samicemi s převahou samic. Z mých analýz vyplývá, že samci tvořili necelých 12 %, WARINGER (1986) uvádí průměrnou hodnotu 30,8 % (za období 1980-1982).

U tří ze čtyř nejpočetnějších druhů se setkáváme se signifikantně odlišným poměrem pohlaví, než je 1:1, vždy s větším počtem samic. Jde o druhy *Micrasema minimum*, *Ecclisopteryx guttulata* a *Rhyacophila vulgaris*. WARINGER (1986) zaznamenal během let 1980-1982 převahu samic rovněž u druhu *Allogamus auricollis*. V pěti pastech, analyzovaných v této studii, bylo přítomno 41 % samců *A. auricollis*, tedy relativně malá odchylka od poměru 1:1, ovšem je třeba brát v potaz celkový soubor zkoumaných jedinců, který tvořil „pouze“ 92 kusů (54 zachycených samic a 38 samců). Je tedy možné, že při vyšším počtu jedinců by došlo k většímu vychýlení v poměru pohlaví. WARINGER (1986) zaznamenal emergenci *Allogamus auricollis* od poloviny srpna do poloviny října a u *Chaetopteryx fusca* dokonce od října do prosince, což je v souladu s výsledky mých analýz. Maximální emergenci *Ch. fusca* v měsíci říjnu potvrdil WARINGER (1996) i během studia na horském toku Weidlingbach během let 1993 až 1994.

Vliv přírodních faktorů

Vybraným přírodním faktorem, který se v analýzách ukázal jako průkazný a ovlivňující emergenci, byla teplota vzduchu (3,6 % vysvětlené variability), což odporovalo mým předpokladům. Očekávala jsem, že významnější vliv bude mít teplota vody, o jejímž primárním efektu hovoří i většina autorů, např. WARD & STANFORD (1982), WOLF *et al.* (1988),

HARPER & PECKARSKY (2006), či CASTRO-REBOLLEDO & DONATO-RONDON (2015). O efektu teploty vzduchu na emergenci chrostíků nebyly bohužel dohledány žádné použitelné prameny. Z výsledků vyplývá, že abundance chrostíků obecně stoupá s rostoucí teplotou vzduchu, na kterou rychleji reagují samice.

Vývoj společenstva

Analýza ukázala, že abundance chrostíků během let byla značně proměnlivá a ke konci projektu (zejm. od roku 2000) rapidně klesala. Také došlo ke změně v poměru pohlaví, přičemž po většinu času dominovaly samice. V letech 1999 až 2002 je počet samců a samic víceméně vyrovnaný a poté dochází dokonce k početní převaze samců. Příčiny této změny jsou však značně diskutabilní, některé aspekty ovlivňující poměr pohlaví byly zmíněny výše. Nepoměr mezi pohlavími byl rovněž zaznamenán ve studiích s odlišnými vzorkovacími metodami (odchytné pasti různých typů, plovoucí pasti, aj.) ale o příčinách máme zatím málo informací. Nerovnoměrné zastoupení může být důsledkem rozdílných behaviorálních životních strategií a chování mezi samci a samicemi (WARINGER 1986).

Z analýz byl vypuštěn rok 1992, během kterého byli odebráni pouze 3 jedinci. Nicméně tento fakt nebyl zapříčiněn náhlým vymizením chrostíků na lokalitě, nýbrž chybnou metodikou odběru. Poznámky z roku 1992 často hovoří o „prázdných pastech“ vinou vysokých stavů vody. V tomto roce zde také probíhala exkurze pro studenty, kteří pasti po několik dnů obsluhovali. Na vině proto může být částečně i nevhodný způsob vzorkování (např. velmi časté odběry, několikrát denně).

7 Závěr

Předložená práce se věnuje hodnocení emergence chrostíků zachycených v letech 1983-2004 ve vztahu k přírodním faktorům. Emergence u většiny druhů vrcholila v letním či podzimním období, nicméně nástup a délka jejího trvání jsou druhově specifické. U *Rhyacophila vulgaris* a *Wormaldia copiosa* byly zjištěny průkazné rozdíly v době výletů mezi samci a samicemi. Poměr pohlaví byl značně vychýlen od 1:1 s převahou samic u druhů *Ecclisopteryx guttulata*, *Rhyacophila vulgaris* a u nejpočetnějšího druhu *Micrasema minimum* nebyl zachycen žádný jedinec samčího pohlaví. Nejdelší emergenční perioda byla zaznamenána u *Rhyacophila vulgaris* (126 dní) a nejkratší u *Micrasema minimum* (31 dní).

Pro budoucí studium bych navrhovala další pozorování lokality a rovněž jiného toku v okolí s podobným charakterem za účelem porovnání získaných dat. Dále bych navrhovala využití i jiných typů pastí, jelikož různé typy pastí vykazují rozdílnou úspěšnost během zachytávání emergujícího hmyzu. MALICKY (2002) zmiňuje výhody pyramidových emergenčních pastí (zachytávají dospělé, kteří jsou snáz identifikovatelní; nenarušují strukturu dna a sedimentu; jedinci pocházejí z definované plochy dna, bez ohledu na hloubku sedimentu, ve které se jedinec vyvíjel), nicméně otestovala bych využití plovoucích pastí (floating traps), větších klecových skleníků (greenhouse traps, výhodou je pokrytí kompletní šířky toku) či světelných pastí.

V rámci diplomové práce bylo popsáno načasování a délka trvání emergence u dominantních druhů chrostíků a byl studován i poměr pohlaví. Dále byl testován vliv určitých parametrů na emergenci, přičemž jako klíčový faktor ovlivňující emergenci se projevila teplota vzduchu, která je úzce spojena s vlivem sezony. Cíle diplomové práce pokládám v rámci možností za splněné.

Seznam použitých zdrojů

- BOUCHARD, R. W. (2004): Guide to aquatic macroinvertebrates of the Upper Midwest. – Water Resources Center, University of Minnesota, St. Paul: 208 pp.
- BRAND, C. & MISERENDINO, M. L. (2011): Life history strategies and production of caddisflies in a perennial headwater stream in Patagonia. – *Hydrobiologia* 673: 137-151.
- CASTRO-REBOLLEDO, M. I. & DONATO-RONDON, J. CH. (2015): Emergence patterns in tropical insects: the role of water discharge frequency in an Andean Stream. – *Annales de Limnologie – International Journal of Limnology* 51: 147-155.
- CORBET, P. S. (1964): Temporal Patterns of Emergence in Aquatic Insects. – *The Canadian Entomologist* 96 (1-2): 264-279.
- DÉCAMPS, H. & LAFONT, M. (1974): Cycles Vitaux et Production des Micrasema Pyrénéennes Dans les Mousses d'eau Courante. – *Annales de Limnologie – International Journal of Limnology* 1/10: 1-32.
- DeWALT, E. R., KENNETH, S. W., MOULTON, S. R. & KENNEDY, J. H. (1994): Summer emergence of Mayflies, Stoneflies, and Caddisflies from a Colorado Mountain Stream. – *The Southwestern Naturalist* 3/39: 249-265.
- FEHÉROVÁ, J. (2015): Zhodnocení emergence vybraných druhů čeledi Leuctridae (Plecoptera) [magisterská práce]. – Univerzita Palackého v Olomouci, Olomouc.
- FROLOVÁ, P. (2016): Zhodnocení emergence vybraných druhů chrostíků [magisterská práce]. – Univerzita Palackého v Olomouci, Olomouc.
- GRAF, W., GRASSER, U. & WARINGER, J. (2017): Trichoptera (Caddisflies). In: MOOG, O. & HARTMANN, A. (ed.). – *Fauna Aquatica Austriaca*. 3. vyd. - Wasserwirtschaftskataster, Bunderministerium für land-und forstwirtschaft, Wien.
- GRAF, W., MURPHY, J., DAHL, J., ZAMORA-MUÑOZ, C. & LOPÉZ-RODRÍGUEZ, M. J (2008): Distribution and ecological preferences of european freshwater organisms. Vol. 1. Trichoptera. – Pensoft, Sofia, 388 pp.

- HARPER, M. P. & PECKARSKY, B. L. (2006): Emergence cues of a mayfly in a high-altitude stream ecosystem: Potential response to climate change. – *Ecological Applications* 16: 612-621.
- HAVRANOVÁ, L. (2015): Zhodnocení emergence vybraných druhů čeledi Brachycentridae a Limnephilidae (Trichoptera) [magisterská práce]. – Univerzita Palackého v Olomouci, Olomouc.
- HERING, D., SCHMIDT-KLOIBER, A., MURPHY, J., LÜCKE, S., ZAMORA-MUNOZ, C., LÓPEZ-RODRÍGUEZ, M. J., HUBER, T. & GRAF, W. (2009): Potential impact of climate change on aquatic insects: A sensitivity analysis for European caddisflies (Trichoptera) based on distribution patterns and ecological preferences. – *Aquatic Sciences* 71: 3-14.
- HOLZENTHAL, R. W., BLAHNIK, R. J., PRATHER, A. L. & KJER, K. M. (2007): Order Trichoptera Kirby, 1813 (Insecta), Caddisflies. – *Zootaxa* 1668: 639-698.
- HOPKINS, A. D. (1919): The bioclimatic law as applied to entomological research and farm practise. – *Scientific Monthly* 6/8: 496-513.
- HUDEC, K., KOLIBÁČ, J., LAŠTŮVKA, Z. & PEŇAZ, M. (2007): Příroda České republiky. – Academia, Praha, 440 pp.
- ILLIES, J. (1983): Ökosystemforschung an einem Mittelgebirgsbach (Emergenzanalyse). – *Verhandlungen der Gesellschaft für Ökologie* 10: 247-253.
- KUČINIĆ, M., CERJANEC, D., VUČKOVIĆ, I., MIHOČI, I., PEROVIĆ, F., KUTNJAK, H., IBRAHIMI, H., FIXA, D. P., ŽALAC, S., MRNJAVČIĆ VOJVODA, A. & PLANTAK, M. (2015): Some new and interesting species of Caddisflies (Insecta, Trichoptera) found in Croatia. – *Nat.Croat.*2/24: 293-310.
- LELLÁK, J., KOŘÍNEK, V., FOTT, J., KOŘÍNKOVÁ, J. & PUNČOCHÁŘ, P. (1982): Biologie vodních živočichů. – Karlova univerzita, Praha, 220 pp.
- MALICKY, H. (2002): A quantitative field comparison of different types of emergence traps in a stream: general, Trichoptera, Diptera (Limoniidae and Empididae). – *Annales de Limnologie – International Journal of Limnology* 38: 133-149.

- MALICKY, H. (2004): Atlas of European Trichoptera/ Atlas der Europäischen Köcherfliegen / Atlas des Trichoptères d'Europe. 2. vyd. – Springer Netherlands, 359 pp.
- MALM, T., JOHANSON, K. A. & WAHLBERG, N. (2013): The evolutionary history of Trichoptera (Insecta): A case of successful adaptation to life in freshwater. – *Systematic Entomology* 38: 459-473.
- McCULLOCH, G. A. & WATERS, J. M. (2018): Testing for seasonality in alpine streams: How does altitude affect freshwater insects life cycles? – *Freshwater Biology* 63: 483-491.
- MOOR, F. C. & IVANOV, V. D. (2008): Global diversity of caddisflies (Trichoptera: Insecta) in freshwater. – *Hydrobiologia* 595: 393-407.
- MORSE, John C. (2009): Trichoptera (Caddisflies), 1145 – 1151. In: RESH, V. H. & CARDÉ, R. T. (ed.). – *Encyclopedia of insects*. 2. vyd. – Elsevier/Academic Press, Amsterdam, 1266 pp.
- PRATHER, A. L. & MORSE, J. C. (2001): Eastern Nearctic Rhyacophila Species, with Revision of the Rhyacophila invaria Group (Trichoptera: Rhyacophilidae). – *Transactions of the American Entomological Society* 127: 85-166.
- REISINGER, W., BAUERNFEID, E. & LOIDL, E. (2001): Entomologie pro muškaře od přírodního vzoru k napodobenině. – Fraus, Plzeň, 282 pp.
- ROSS H. H. (1944): The Caddis Flies, or Trichoptera, of Illinois. – *Illinois Natural History Survey Bulletin* 23: 336 pp.
- SEDLÁK, E. (1980): Řád Chrostíci – Trichoptera, 163 – 225. In: ROZKOŠNÝ, R. (ed.). – *Klíč vodních larev hmyzu*, Academia, Praha, 521 pp.
- SEDLÁK, E. (2005): *Zoologie bezobratlých*. 2. vyd. – Masarykova univerzita, Brno, 337 pp.
- STATZNER, B. & RESH, V. H. (1993): Multiple-site and –year Analyses of Stream Insects Emergence: A test of ecological theory. – *Oecologia* 96: 65-79.
- STUMMER, C. (1982): Emergenzuntersuchungen im „Ritrodat-Areal“. – *Jahresbericht Biologische Station Lunz* 5: 77-97.

- ŠEMNIČKI, P., PREVIŠIĆ, A., IVKOVIĆ, M., ČMRLEC, K. & MIHALJEVIĆ, Z. (2011): Emergence of caddisflies (Trichoptera, Insecta) at tuffa barriers in Plitvice lakes national park. – *Entomologia Croatica* 15: 145-161.
- VANNOTE, R. L., MINSHALL, G. W., CUMMINS, K. W., SEDELL, J. R. & CUSHING, C. E. (1980): The River Continuum Concept. – *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 37: 130-137.
- VITECEK, S., PREVIŠIĆ, A., KUČINIĆ, M., BÁLINT, M., KERESZTES, L., WARINGER, J., PAULS, S. U., MALICKY, H. & GRAF, W. (2015): Description of a new species of *Wormaldia* from Sardinia and a new *Drusus* species from the Western Balkans (Trichoptera, Philopotamidae, Limnephilidae). – *Zookeys* 496: 85-103.
- WAGNER, F. H. & BRETSCHKO, G. (2002): Interstitial flow through preferential flow paths in the hyporheic zone of the Oberer Seebach, Austria. – *Aquatic Sciences* 64: 307-316.
- WAGNER, F. H. & LEICHTFRIED, M. (2003): Endbericht des Langzeit – Forschungsprogramms RITRODAT. – Austrian Academy of Science, Mondsee, 132 pp.
- WALLACE, J. B. (1990): Recovery of lotic macroinvertebrate communities from disturbance. – *Environmental Management* 14: 605-620.
- WARD, J. V. & STANFORD, J. A. (1982): Thermals responses in the evolutionary ecology of aquatic insects. – *Annual review of entomology* 27: 97-117.
- WARINGER, J. A. (1984): Vorläufige Ergebnisse einer Untersuchung zur Trichopteren-Emergenz im „Ritrodat-Areal“ des Lunzer Seebaches (N.Ö.). – *Jahresbericht Biologische Station Lunz* 7: 83-106.
- 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.
- WARINGER, J. A. (1996): Phenology and abundance of Ephemeroptera, Plecoptera and Trichoptera caught by emergence traps at the Weidlingbach near Vienna, Austria. – *International Revue der gesamten Hydrobiologie* 81: 63-77.

- WEINZIERL, A. (1992): Steinfliegen (Plecoptera) und Köcherfliegen (Trichoptera) der Tharau, Chiemgauer Alpen (Bayern) – Lauterbornia Heft 10: 61-71.
- WHILES, M. R. & GOLDOWITZ, B. S. (2001): Hydrologic Influences on Insect Emergence Production from Central Platte River Wetlands. – Ecological applications 6/11: 1829-1842.
- WIGGINS, G. B. (2004): Caddisflies: The Underwater Architects. – University of Toronto Press, 292 pp.
- WICHARD, W. & NEUMANN, CH. (2008): *Rhyacophila quadrata* n. sp., a new caddisfly (Insecta, Trichoptera) from Eocene Baltic amber. – Fossil Record 11: 19-23.
- WILLIAMS, D. D. & B. W. FELTMATE (1992): Aquatic insects. – CAB International, Wallingford, 358 pp.
- WOLF, M., MATTHIAS, U. & ROLDÁN, G. (1988): Estudio del desarrollo de los insectos acuáticos, su emergencia y ecología en tres ecosistemas diferentes en el departamento de Antioquia. – Actualidades Biológicas 63/17: 2-27.