

UNIVERZITA PALACKÉHO V OLMOUCI

Přírodovědecká fakulta

Katedra zoologie



**Vliv environmentálních faktorů na životní cykly
a emergenci pošvatek čeledí Leuctridae a Nemouridae**

BAKALÁŘSKÁ PRÁCE

Lenka Šmídová

Studijní program: Biologie

Studijní obor: Biologie a ekologie

Forma studia: prezenční

Olomouc 2023

Vedoucí práce: RNDr. Vladimír Uvíra, Dr.

PROHLÁŠENÍ

Prohlašuji, že jsem tuto práci vypracovala samostatně pod vedením RNDr. Vladimíra Uvíry, Dr. za použití citovaných literárních zdrojů uvedených v seznamu literatury.

V Olomouci dne 23. 7. 2023

.....

Lenka Šmídová

PODĚKOVÁNÍ

Poděkování náleží především vedoucímu mé bakalářské práce RNDr. Vladimíru Uvírovi, Dr. za poskytnutou literaturu, trpělivost a všechny čas, který mi při zpracování práce věnoval. Rovněž musím poděkovat svým spolužákům z oboru za vytvoření příjemného kolektivu a za vzájemnou pomoc a oporu napříč všemi roky. V neposlední řadě děkuji všem, kteří mě po dobu mého studia plně podporovali.

BIBLIOGRAFICKÁ IDENTIFIKACE

Jméno a příjmení:	Lenka Šmídová
Název práce:	Vliv environmentálních faktorů na životní cykly a emergenci pošvatek čeledí Leuctridae a Nemouridae
Typ práce:	bakalářská
Pracoviště:	Katedra zoologie PřF UP v Olomouci
Vedoucí práce:	RNDr. Vladimír Uvíra, Dr.
Rok obhajoby:	2023
Počet stran:	36
Počet příloh:	0
Jazyk:	český

ABSTRAKT

Bakalářská práce se zabývá abiotickými a biotickými faktory v tekoucích vodách, které ovlivňují život jedné z nejvýznamnějších bionidikačních skupin vodních bezobratlých, kterou představují pošvatky. Pojednává se zde o pošvatkách jako řádu a následně jsou shrnuty vlastnosti čeledí Leuctridae a Nemouridae. Pozornost je věnována především jednotlivým fázím životního cyklu vybraných zástupců z těchto čeledí. Ty jsou mnohdy odkázány na velmi striktní životní podmínky, které jsou pro úspěšný vývoj larev klíčové. Mezi ty nejdůležitější řadíme teplotu, pH a proudění vody, množství rozpuštěného kyslíku a zdroje potravy. Nepochybně hraje velkou roli i provázanost jednotlivých faktorů, kdy změna vlastností jednoho faktoru se následně projeví na vlastnostech jiného.

Tato práce je dílčí částí v návaznosti na problematiku, kterou se zabývala výzkumná skupina v rámci projektu RITRODAT. Samotný výzkum probíhal v letech 1977–2003 na 100 m dlouhém úseku potoka Oberer Seebach v rakouské obci Lunz am See. Součástí práce je popis této lokality a metod, které byly během tohoto výzkumu využívány.

KLÍČOVÁ SLOVA: pošvatky, Leuctridae, Nemouridae, životní cyklus, emergence, faktory prostředí, RITRODAT

BIBLIOGRAPHICAL IDENTIFICATION

First name and surname:	Lenka Šmídová
Title:	The influence of environmental factors on the life cycles and emergence of the stonefly Leuctridae and Nemouridae families
Type of thesis:	Bachelor's thesis
Department:	Department of Zoology, Faculty of Science, Palacký University in Olomouc
Supervisor:	RNDr. Vladimír Uvíra, Dr.
The year of presentation:	2023
Number of pages:	36
Number of appendices:	0
Language:	Czech

ABSTRACT

The bachelor's thesis deals with abiotic and biotic factors in streams, which influence life of stoneflies, which represent one of the most important bionidicative group of macroinvertebrates. Plecoptera are discussed as an order and the properties of the Leuctridae and Nemouridae families are summarized afterwards. Attention is mainly paid to individual life cycle phases of selected representatives of both families. These are often dependent on very strict life conditions, which are crucial for the successful development of the larvae. Temperature, pH, water flow, amount of dissolved oxygen and food resources belong among the most important ones. Undoubtedly, the interdependence of individual factors also plays a big role. A change in the properties of one factor might subsequently affect the properties of the other one.

This thesis is a partial part in the continuation of the issue that was dealt with by the research group within the RITRODAT research project. The research itself took place in the years 1977–2003 on a 100 m long section of the Oberer Seebach stream in the Austrian municipality of Lunz am See. In this thesis a description of the research site and the methods, that were used during this research, are included.

KEY WORDS: stoneflies, Leuctridae, Nemouridae, life cycle, flight period, environmental factors, RITRODAT

OBSAH

ÚVOD.....	1
CÍLE PRÁCE	2
1 ŘÁD PLECOPTERA	3
1.1 Taxonomie.....	3
1.2 Rozšíření	4
1.3 Morfologie larev.....	5
1.4 Morfologie dospělců	5
1.5 Biologie a ekologie	6
1.6 Čeleď Leuctridae.....	7
1.7 Čeleď Nemouridae	8
2 ŽIVOTNÍ CYKLUS	11
2.1 Stádium larvy	11
2.2 Emergence.....	11
2.3 Stádium dospělého	12
2.4 Rozmnožování.....	13
3 FAKTORY PROSTŘEDÍ	14
3.1 Množství rozpuštěného kyslíku.....	14
3.2 Teplota vody a vzduchu	14
3.3 Sluneční záření a klima	16
3.4 Pobřežní vegetace.....	16
3.5 Potrava.....	17
3.6 pH vody.....	18
3.7 Množství organických a anorganických látek.....	19
3.8 Struktura dna a proudění vody	20
3.9 Kompetice a predace	22
4 VÝZKUMNÝ PROJEKT RITRODAT	24
4.1 Historie a cíl výzkumu	24
4.2 Lokalita	24
4.3 Výzkumné metody	25
4.4 Fixace a laboratorní zpracování vzorků	27
4.5 Druhy zaznamenané na lokalitě	27
5 ZÁVĚR	29
LITERATURA.....	30

SEZNAM OBRÁZKŮ

Obrázek 1: Kladogram pošvatek (zdroj: Zwick 2000; upraveno: Šmídová 2023).	4
Obrázek 2: Tělesná stavba pošvatky: larva – vlevo, dospělec – vpravo (zdroj: Capinera 2008; upraveno: Šmídová 2023).	6
Obrázek 3: Rod <i>Leuctra</i> : larva – vlevo (zdroj: Bouchard 2004; upraveno: Šmídová 2023) a dospělec – vpravo (zdroj: Graf 2005; upraveno: Šmídová 2023).	8
Obrázek 4: Porovnání tvaru žaber u rodu <i>Amphinemura</i> – vlevo a <i>Protonemura</i> – vpravo (autor: Jana Růžičková 2015).	9
Obrázek 5: 1 – dospělec, 2 – larva rodu <i>Nemoura</i> (zdroj: Fochetti & Tierno de Figueroa 2008; upraveno: Šmídová 2023).	9
Obrázek 6: Schéma životního cyklu pošvatek (autor: Jana Růžičková 2015).	12
Obrázek 7: Porovnání denní rychlosti růstu larev u <i>Nemoura avicularis</i> (▲) a <i>Nemoura cinerea</i> (○) v závislosti na teplotě (zdroj: Brittain 1983; upraveno: Šmídová 2023).	15
Obrázek 8: Porovnání šířky hlavové kapsuly – vlevo, hmotnosti – uprostřed a přítomnosti křídelních pochev – vpravo u larev <i>Nemurella pictetii</i> v závislosti na přijímaném zdroji potravy (zdroj: Lieske & Zwick 2007).	18
Obrázek 9: Porovnání průběhu emergence u <i>Leuctra nigra</i> v pH neutrálním – N1 a kyselém – A1 toku. Černé sloupce značí počet samic a bílé počet samců (zdroj: Thomsen & Friberg 2002).	19
Obrázek 10: Preference charakteru dna v průběhu roku a jeho vliv na sekundární produkci u zástupců čeledi Nemouridae – nahoře a Leuctridae – dole (zdroj: Krno 2000; upraveno: Šmídová 2023).	21
Obrázek 11: Porovnání průběhu emergence během roku mezi druhy: a) <i>Leuctra hippopus</i> , b) <i>Leuctra nigra</i> , c) <i>Leuctra fusca</i> a d) <i>Nemurella pictetii</i> . Černé sloupce znázorňují podíl samců a šedé podíl samic odchycených v emergenčních pastech (zdroj: Petersen et al. 1999; upraveno: Šmídová 2023).	22
Obrázek 12: Mapa s vyznačenou lokalitou (zdroj: Google maps; upraveno: Šmídová 2023).	25
Obrázek 13: Potok Oberer Seebach – vlevo a Biologická stanice v Lunzu – vpravo (zdroj: Wagner & Leichtfried 2003).	25
Obrázek 14: Metoda freezing core – vlevo a vzorkovač Lunz – vpravo (zdroj: Wagner & Leichtfried 2003; upraveno: Šmídová 2023).	26
Obrázek 15: Emergenční past instalovaná v potoce Oberer Seebach (zdroj: Wagner & Leichtfried 2003; upraveno: Šmídová 2023).	27

SEZNAM TABULEK

Tabulka 1: Přehled druhů pošvatek z čeledi Leuctridae a Nemouridae zaznamenaných v larválním stádiu v potoce Oberer Seebach.	28
--	----

ÚVOD

Tekoucí vody jsou pro své specifické vlastnosti útočištěm mnoha bezobratlých živočichů. Z evolučního i ekologického hlediska představují tyto biotopy stálejší prostředí než např. jezera. Život v takovém prostředí však s sebou nese určité nástrahy, kterým musí tyto organismy čelit. V evoluci proto muselo dojít k vytvoření morfologických adaptací. Každý organismus se však s těmito podmínkami dokáže vypořádat odlišně.

Za důležitou součást bioty tekoucích vod považujeme právě pošvatky, které jsou díky svým vlastnostem jednou z nejdůležitějších skupin organismů pro posuzování kvality vod. Pro tyto bentické bezobratlé je charakteristická jejich úzká valence a citlivost na změny prostředí, zejména na pokles kyslíku. Výrazný úbytek či vymizení druhu může být tedy vhodným ukazatelem změny chemismu, až případného znečištění vod. Vlivem klimatické změny a především zásahem člověka dochází často ke změnám, které bývají mnohdy neslučitelné s vývojem larev i dospělců.

Na růstu larev a načasování emergence (metamorfózy v dospělce) se významně podílí faktory prostředí, mezi které patří množství rozpuštěného kyslíku, proudění, teplota a pH vody, intenzita slunečního záření, pobřežní vegetace a dostupnost potravy. Rozpětí hodnot pro tyto faktory bývá mnohdy specifické nejen pro jednotlivé čeledi, ale může se lišit i mezi blízce příbuznými druhy.

CÍLE PRÁCE

- Cílem této práce je zpracovat literární rešerši, ve které se budu zabývat charakteristikou pošvatek z čeledí Leuctridae a Nemouridae se zaměřením na evropské druhy. Ve stručnosti uvedu základní informace o řádu Plecoptera, tedy o jeho rozšíření, taxonomii, morfologii a ekologii larev a dospělců. Větší pozornost budu věnovat životním cyklům a jednotlivým faktorům prostředí, které je ovlivňují. V neposlední řadě u obou čeledí zhodnotím, které faktory jejich životní cykly ovlivňují nejvíce a jak spolu tyto faktory navzájem souvisí.
- K rešerši bude zahrnut i popis lokality a terénních metod využívaných během výzkumu v rakouském Lunzu, na který tato práce navazuje.

1 ŘÁD PLECOPTERA

Pošvatky (Plecoptera) představují řád hemimetabolního hmyzu, u něhož se střídá pouze stádium larvy a dospělce. Jedná se tedy o hmyz s proměnou nedokonalou, kdy se larva velmi podobá dospělci. Z hlediska své životní strategie, spojené s vysokými nároky na kvalitu vodního prostředí, patří mezi 30 % nejvíce ohrožených druhů hmyzu (Kjær et al. 2021). Většina diverzity se soustředí do nejvíce preferovaných biotopů, což jsou vysoce okysličené vody horských potoků. Nicméně, existují i záznamy o nálezech některých druhů v oligotrofních vysokohorských jezerech (Giller & Malmqvist 1998), případně v tropech (Fochetti 2022).

Pošvatky hrají významnou roli ve vodním ekosystému. Tvoří součást potravy ryb a jiných vodních bezobratlých živočichů. Některé druhy samy loví jiné larvy. Kvůli svým vysokým nárokům na čistotu vod nebývají tolik hojné v porovnání s jinými vodními bezobratlými (DeWalt et al. 2010).

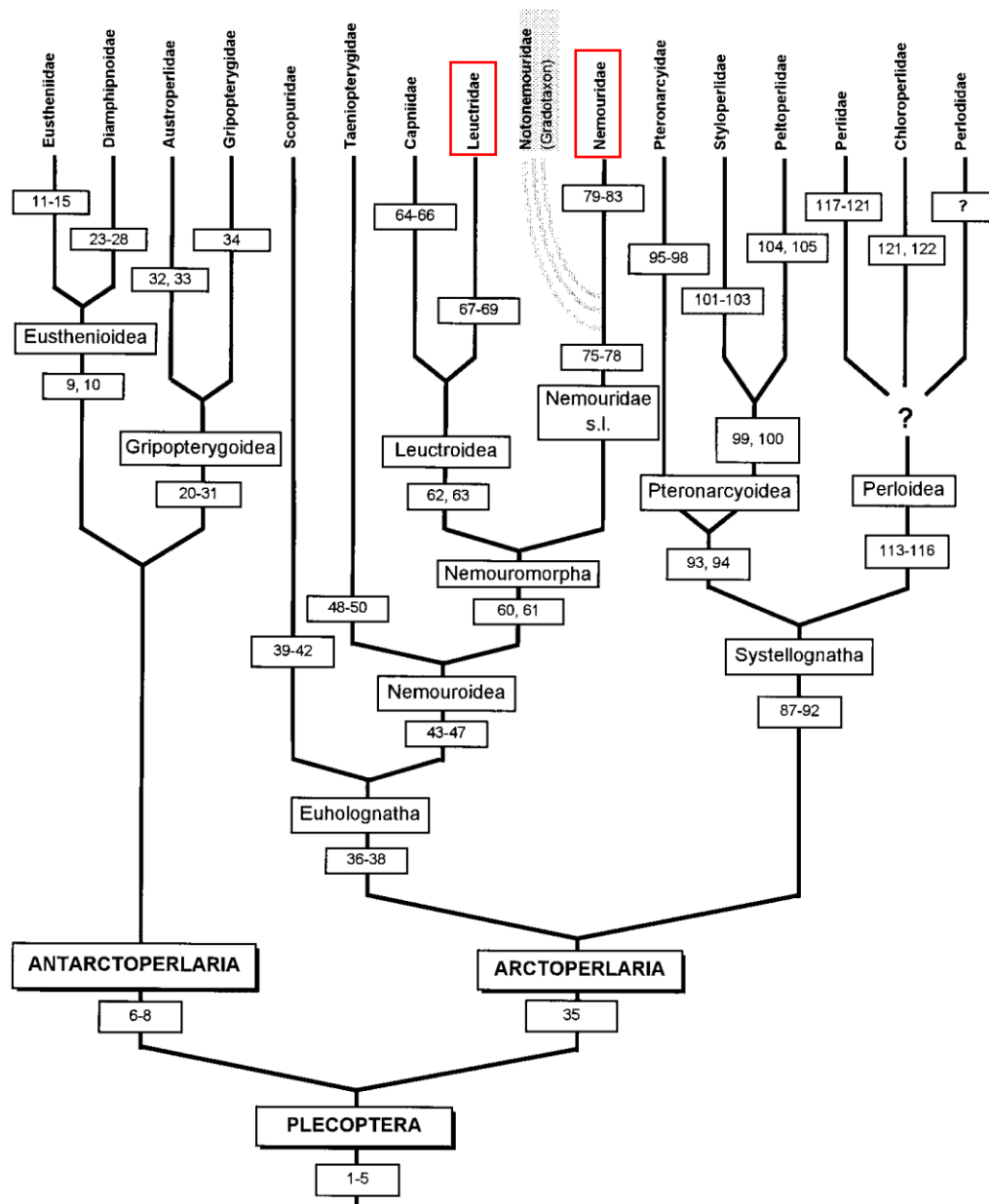
1.1 Taxonomie

Systematické zařazení pošvatek:

Arthropoda
Hexapoda
Insecta: Ectognatha
Pterygota
Neoptera
Plecoptera **➔** 16 čeledí

Jedná se o poměrně starobylý řád hmyzu, který má své počátky už z období permu. Je rozdělen na dva podřády – Arctoperlaria a Antarctoperlaria. Celkem se odhaduje přes 3700 popsaných druhů (Fochetti 2022), které spadají do 16 čeledí (Obrázek 1). Převážná většina druhů patří právě do podřádu Arctoperlaria (Fochetti & Tierno de Figueroa 2008). Ten ještě můžeme rozdělit na skupinu Euholognatha a Systellognatha.

Ve skupině Euholognatha jsou v Evropě zastoupeny čtyři čeledi: Capniidae, Leuctridae, Nemouridae a Taeniopterygidae. Ze skupiny Systellognatha v Evropě nalezneme čeledi: Perlidae, Perlodidae a Chloroperlidae. Celosvětově je nejvíce zastoupena čeleď Perlidae, která čítá více než 1100 druhů (DeWalt & Ower 2019).



Obrázek 1: Kladogram pošvatek (zdroj: Zwick 2000; upraveno: Šmídová 2023).

Fylogenetické vztahy pošvatek s ostatními skupinami živočichů jsou stále předmětem výzkumu, a tudíž nejsou zcela objasněny. Existuje však nejvíce důkazů naznačujících nejbližší příbuzenský vztah se zbytkem Neoptera, případně Polyneoptera (Zwick 2009).

1.2 Rozšíření

Pošvatky jsou rozšířeny na všech kontinentech kromě Antarktidy. Kvůli své slabší disperzní aktivitě je rovněž nenajdeme na oceánských ostrovech. Obecně se větší početnost i bohatost druhů koncentruje spíše do vnitrozemí než do pobřežních a ostrovních oblastí (Lillehammer 1985). Více druhů také nalezneme ve vyšších nadmořských výškách. Např. ve střední Evropě dosahuje tento řád největší diversity přibližně ve výšce 700–800 m n. m. (Martynov et al. 2017).

Některé druhy mají obzvláště rozšířený areál výskytu. Např. *Leuctra fusca* je rozšířená od západní Evropy až po ruský dálný východ (Fochetti 2022). V rámci Evropy jsou poměrně rozšířené některé z nejvíce ohrožených druhů, např. *Nemoura erratica*, *Protonemura hrabei* nebo *Leuctra moselyi*. Nicméně, stále se jedná o poměrně vzácné druhy (Tierno de Figueroa et al. 2010).

Z velké části je však pro pošvatky typická velká míra endemismu. Často se počty druhů drasticky sníží na několik zbývajících izolovaných populací (Fochetti 2020). Např. v České republice se početnost kriticky ohroženého druhu *Amphinemura borealis* zredukovala na jedinou populaci vyskytující se v řece Morávce. Podobně jsou na tom u nás i jiné druhy. Druh *Protonemura brevistyla* nalezneme pouze v pramenné oblasti Úpy a Labe a *Leuctra bronislawi* v menší části Beskyd (Bojková et al. 2017).

1.3 Morfologie larev

Pošvatky mají vzhledem ke svému přirozenému prostředí přizpůsobenou morfologii (Obrázek 2). Charakteristický je pro ně zploštělý nebo štíhlý tvar těla, díky němuž se jim dobře pohybuje pod či mezi kameny (Lellák & Kubíček 1991). Na prognátní, případně orthognátní hlavě jsou přítomna dlouhá tenká tykadla a pár složených očí se třemi ocelli (Lellák et al. 1982). Ústní ústrojí tvoří společně labrum, labium, pár maxil a pár sklerotizovaných mandibul. Z labia a maxil vyúsťují palpy (DeWalt et al. 2010).

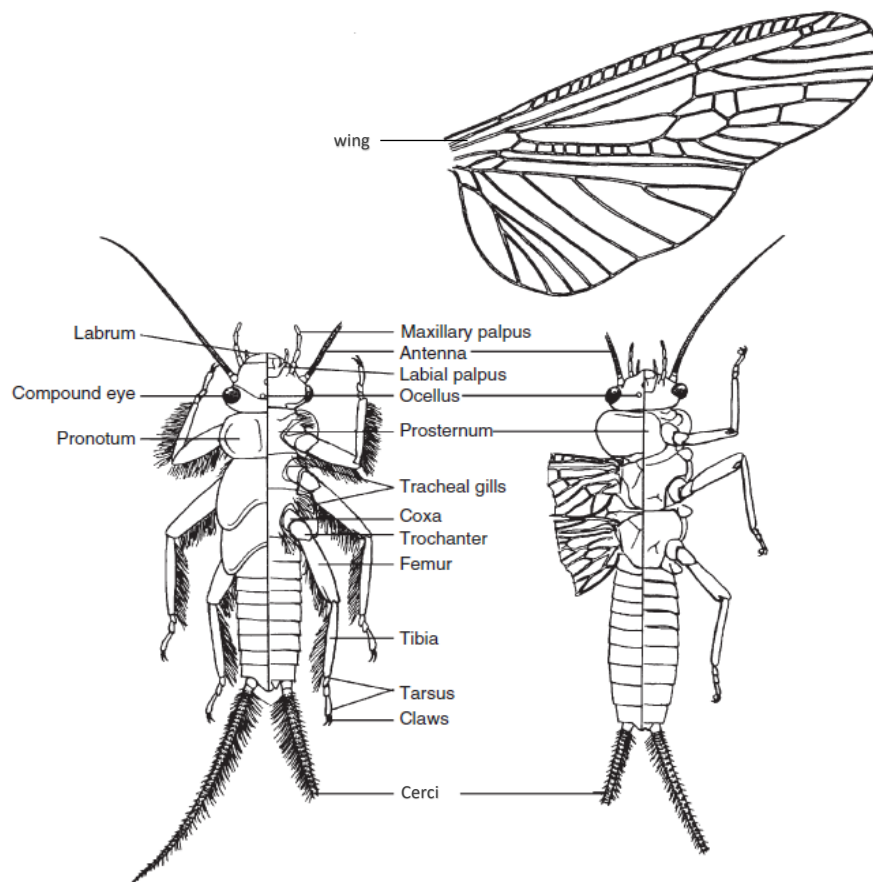
Hlava je napojena na tříčlankový thorax, na jehož střední (mesothorax) a zadní (metathorax) část navazují zkrácené křídelní pochvy (Capinera 2008). Z jednotlivých thorakálních segmentů vyrůstají tři páry kráčivých končetin, které jsou zakončeny tříčlankovými tarsi, opatřenými dvěma drápkami (Lellák et al. 1982). Ty larvám umožňují přichytit se k substrátu a pohybovat se tak v silně proudivých úsecích (O'Dowd & Chin 2016). Na thorax navazuje abdomen, který je složen z deseti článků. Na jeho konci jsou přítomny dva štěty, které zastávají smyslovou funkci (Lellák et al. 1982).

Larvy se od dospělců liší uzavřeným tracheálním systémem (Nagell & Larshammar 1981) a absencí kopulačních orgánů (Lellák et al. 1982). Bývají přítomny tracheální žábry, které na rozdíl od jepic nebývají umístěny na abdomenu, což může vysvětlovat jejich ztížené přizpůsobování se podmínkám se sníženým přísunem kyslíku (Lellák et al. 1982; Giller & Malmqvist 1998). U čerstvě vylíhnutých larev, kdy žábry ještě nejsou plně vyvinuté, musí být kyslík přijímán povrchem těla a konečníkem (Lellák et al. 1982). Některé druhy kvůli úplné absenci žaber dýchají povrchem těla po celý svůj larvální vývoj (Nagell & Larshammar 1981).

1.4 Morfologie dospělců

U dospělců přetrvávají některé znaky z larválního stádia. Mají prognátní, případně orthognátní hlavu, kde je přítomno kousací ústrojí a složené oči se třemi ocelli. Thorax je tvořen třemi volnými články obdobné velikosti. Na něj navazuje abdomen, který je složen z deseti článků. Na jeho konci jsou přítomné dva štěty (cerci), které mohou být u některých druhů zredukovány v jediný segment. Z thoraxu vyúsťují dva páry kožovitých křídel (Lellák et al. 1982). První pár má nápadnou žilnatinu a je silně sklerotizovaný. Druhý je více

rozšířený a při jeho složení připomíná vějíř (Capinera 2008). U dospělců je již dýchání zajištěno vzdušnicemi, u nichž jsou přítomny dva páry thorakálních a osm párů abdominálních stigmat (Lellák et al. 1982).



Obrázek 2: Tělesná stavba pošvatky: larva – vlevo, dospělec – vpravo (zdroj: Capinera 2008; upraveno: Šmídová 2023).

1.5 Biologie a ekologie

Potrava

Larvy většiny druhů jsou býložravé. Nejčastěji se živí detritem, zbytky listů a řasami. Ojedinele přijímají potravu v podobě hyf či spor hub, anorganické hmoty, případně pylu (Henderson 1990). Predátoři (např. čeled' Perlidae) loví jiné larvy vodního hmyzu, nejčastěji Ephemeroptera a Diptera (Lellák et al. 1982). Nicméně, v počátcích růstu i masožravé druhy přijímají potravu v podobě jemnějších částic detritu (Giller & Malmqvist 1998; Capinera 2008).

Co se týče dospělců, někteří vůbec nepřijímají potravu. Pokud ano, hlavním zdrojem jsou převážně lišejníky a sinice. Na jaře a v létě se mohou živit také pylem. V menším množství přijímají potravu v podobě spor a hyf hub (Tierno de Figueroa & Sánchez-Ortega 2000).

Životní prostředí

Výskyt larev je vázán převážně na rychle tekoucí vody, zejména v podobě horských a podhorských potoků, kde je vysoká saturace kyslíkem. Většina larev se ukrývá pod kameny nebo v ponořeném listí (Costello 1988). Některé druhy se zahrabávají i do bahna (Lellák et al. 1982). Z velké části se jedná o stenotermní živočichy, kteří se špatně přizpůsobují změnám prostředí. V Evropě má takto úzkou valenci asi 39 % druhů pošvatek (Tierno de Figueroa et al. 2010). Např. druh *Nemoura avicularis* je striktně vázán pouze na vyšší nadmořské výšky (Minshall 1969).

Některé druhy však dokáží snášet i poměrně široké rozpětí hodnot, ať už se jedná o teplotu nebo míru znečištění. Mezi ně patří např. *Leuctra fusca*, *Nemoura cinerea* nebo *Isoperla grammatica* (Tierno de Figueroa et al. 2010). Některé druhy mohou dokonce tolerovat vyšší salinitu. *Leuctra digitata* a *Nemoura cinerea* se příležitostně pohybují v brakických vodách se salinitou až 4,2 %. Stále se však jedná o prostředí s poměrně extrémními podmínkami pro vývoj larev, proto většinou migrují do vhodnějších podmínek (Müller & Mendl 1979).

Velmi ohrožené se jeví druhy nacházející se v nížinách, kde dochází k časté kontaminaci toků, zvláště lidskou činností (Bojková et al. 2017; Timoner et al. 2021; Fochetti 2022). Z hlediska klimatické změny jsou však stále nejvíce ohroženy druhy vázané na vyšší nadmořské výšky (Hershkovitz et al. 2015). Evropské Alpy a Pyreneje se tak stávají velmi zranitelnými oblastmi, protože vykazují obrovskou diverzitu díky bohatému zastoupení endemických druhů, které jsou na tato místa striktně vázané (Tierno de Figueroa et al. 2010).

EPT index

Díky specifickým nárokům jednotlivých druhů jsou pošvatky společně s jepicemi a chrostíky součástí tzv. EPT indexu (Ephemeroptera, Plecoptera & Trichoptera). Hojně zastoupení těchto bentických živočichů v toku indikuje čisté a vysoce prokysličené vodní prostředí, které si udržuje nízkou teplotu. Naopak s narůstajícím vlivem člověka se početnost těchto živočichů snižuje (nižší EPT index). Přímý či nepřímý negativní dopad na jeho snížení má zejména odlesňování, těžba písku a kamenů, intenzivní zemědělství nebo eroze půdy (Priyanka & Prasad 2014).

1.6 Čeleď Leuctridae

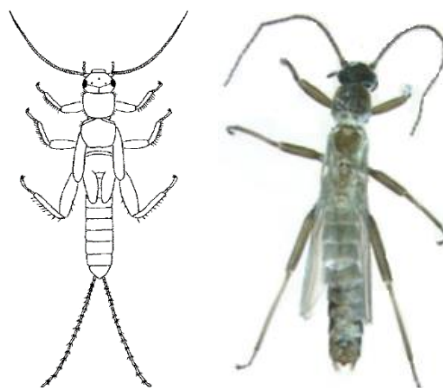
Rozšíření

Čeleď Leuctridae je rozšířená po všech kontinentech mimo Antarktidu. Celkem je zastoupena 327 druhy (Fochetti & Tierno de Figueroa 2008). Jedná se o nejrozmanitější čeleď pošvatek v Evropě (López-Rodríguez et al. 2012), která je zde zastoupena třemi rody: *Leuctra*, *Pachyleuctra* a *Tyrrhenoleuctra* (Vinçon & Ravizza 2001). Aktuálně se zde vyskytuje přibližně 133 druhů (Fochetti & Tierno de Figueroa 2008), z toho 32 druhů se nachází v Pyrenejích (Vinçon & Ravizza 2001). Čeleď je dále hojně zastoupena např. v Apeninách (López-Rodríguez et al. 2012).

Charakteristika larev a dospělců

Larvu i dospělého charakterizuje menší až středně velké štíhlé tělo, jehož délka se pohybuje mezi 6–20 mm (Obrázek 3). Pronotum bývá oproti abdomenu nepatrně rozšířeno. Křídelní pochvy se od hrudních tvarů příliš neliší, ale jsou od sebe více vzdáleny. Křídla dospělců jsou světle či tmavě hnědé zbarvení a při jejich složení obklopují abdomen (Vinçon & Ravizza 2001; Bouchard 2004). Jsou přítomny sklerotizované tergální výběžky a pigmentové skvrny. Samci jsou odlišitelní od samic právě jejich přítomností v některých částech abdomenu, zatímco na kopulačních orgánech je nalezneme u obou pohlaví (Vinçon & Ravizza 2001). Patrné je zkrácení druhého tarsálního článku oproti prvnímu a druhému. Díky štíhlému tvaru těla se larvy snadno zahrabávají do šterku, který je chrání před přímým kontaktem s proudem (Hynes 1970).

Dospělci některých druhů jsou znevýhodněni zkrácením křídel, případně jejich úplnou absencí. Z tohoto důvodu jsou např. *Leuctra brevipennis*, *Leuctra gardinii* nebo *Leuctra microstyla* omezeny jen na velmi malý areál výskytu (Tierno de Figueroa et al. 2010).



Obrázek 3: Rod *Leuctra*: larva – vlevo (zdroj: Bouchard 2004; upraveno: Šmídová 2023) a dospělec – vpravo (zdroj: Graf 2005; upraveno: Šmídová 2023).

Ekologie

Většina druhů rodu *Leuctra* je striktně vázaná na čisté horské potoky s nízkou teplotou. Patří sem však také druhy se širší ekologickou valencí. Např. *Leuctra digitata* nebo *Leuctra fusca* tolerují menší míru znečištění, kterému jsou vystaveny zejména v nižších polohách (Costello et al. 1984; Friberg et al. 2010). Larvy se živí především odumřelými zbytky rostlinného původu (DeWalt et al. 2010).

1.7 Čeleď Nemouridae

Rozšíření

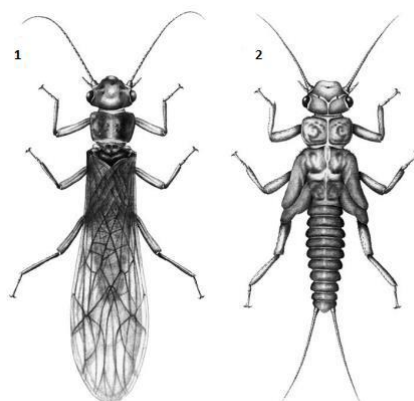
Čeleď Nemouridae se rovněž nachází po celém světě kromě Antarktidy. Momentálně je celosvětově známo okolo 630 druhů. V Evropě je tato čeleď zastoupena asi 132 druhy. Nejvíce se jich však nachází v Asii (Fochetti & Tierno de Figueroa 2008). V Evropě je čeleď Nemouridae zastoupena čtyřmi rody: *Nemoura*, *Protonemura*, *Amphinemura* a *Nemurella*. První tři zmíněné jsou typické alpské rody pošvatek (Piano et al. 2020).

Charakteristika larev a dospělců

Malé až středně velké larvy dosahují délky 5–20 mm a jsou hnědě zbarvené. Spolehlivým determinačním znakem pro odlišení od ostatních čeledí je přítomnost, tvar a umístění žaber (Bouchard 2004). Rody *Protonemura* a *Amphinemura* je mají umístěné na předním okraji prosterna, ale tvarem se od sebe liší (Lellák et al. 1982; Obrázek 4). Typické pro tuto čeleď jsou široce odstávající křídelní pochvy larev (Obrázek 5) a přítomnost četných chlupů. První tarsální segment je nápadně delší než druhý (Bouchard 2004). Dospělci jsou rovněž hnědého zbarvení. Důležitým determinačním znakem je nápadná žilnatina předních křídel, která se v jednom místě sbíhá v písmeno X (Capinera 2008).



Obrázek 4: Porovnání tvaru žaber u rodu *Amphinemura* – vlevo a *Protonemura* – vpravo (autor: Jana Růžičková 2015).



Obrázek 5: 1 – dospělec, 2 – larva rodu *Nemoura* (zdroj: Fochetti & Tierno de Figueroa 2008; upraveno: Šmídová 2023).

Ekologie

Přirozeným biotopem larev jsou prameny a menší potoky. Několik druhů obývá i jezera (Costello 1988). U jednotlivých druhů můžeme na základě jejich ekologie pozorovat menší či větší rozdíly v toleranci k maximální teplotě vody. Vysokohorské druhy čeledi Nemouridae snášejí teplotu vody jen do 7–8 °C, ačkoli u druhů *Protonemura austriaca*, *Protonemura montana* nebo *Nemoura carpathica* to může být až 12,5 °C. Typické podhorské druhy jako např. *Nemoura cinerea* nebo *Amphinemura sulcicollis* tolerují teploty ještě kolem 15–18 °C. Naproti tomu nížinné druhy jako např. *Nemoura dubitans*, vyskytující se zejména v řekách s písčitém dnem, vydrží i teploty blízké se 25 °C (Krnó 2004).

Některé druhy však tolerují i mnohem vyšší teploty, než se očekávalo. Např. *Protonemura praecox*, která byla považována za chladnomilný druh s úzkou valencí, byla hojně zaznamenána i v nižších částech toku v chorvatské krasové oblasti, kde teplota dosahuje až 22,9 °C (Ridl et al. 2018). Nenalezneme ji však ve vodách, kde teplota tuto hodnotu přesáhne (Capinera 2008). Zástupci čeledi Nemouridae mají podobné potravní nároky jako zástupci čeledi Leuctridae – živí se tedy především detritem (DeWalt et al. 2010).

2 ŽIVOTNÍ CYKLUS

Život pošvatek doprovází dvě stádia: akvatické v podobě larvy a terestrické v podobě dospělé. K přechodu z první fáze do druhé dochází prostřednictvím tzv. emergence (Obrázek 6).

2.1 Stádium larvy

Převážnou část životního cyklu tvoří larvální stádium, které může trvat šest měsíců až tři roky (Bouchard 2004). Delší setrvání v larvální fázi (více než jeden rok) může poukazovat na nevhodné podmínky pro proběhnutí emergence, např. znečištění toku. Zároveň delší průběh životního cyklu mívají častěji Systellognatha než Euholognatha (Graf et al. 2009). V jeho průběhu prochází larva tzv. instary. Může jich být v rámci vývoje zahrnuto 12–36. Jejich počet a velikost se odvíjí od druhu, pohlaví a fáze vývoje. Větší zástupci projdou během růstu více instary než druhy menší (Lellák et al. 1982). Samice také zpravidla prochází více instary než samci. Bývá jich cca 12–17, zatímco u samců jen 11–16. Samice také oproti samcům dosahují v posledním instaru větší velikosti (Elliott 2009).

S nepříznivými podmínkami se mohou některé druhy vypořádat přechodem do tzv. diapauzy. V podobě vajíček nebo larev se nejčastěji ukryjí v sedimentu, kde mohou přečkat např. sucho (Graf et al. 2009). Např. vajíčka *Amphinemura sulcicollis* mohou využít diapauzu k přečkání letních měsíců a na podzim nadále pokračovat ve vývoji (Cereghino & Lavandier 1998). V životním cyklu některých druhů může být také zahrnuta generace uzpůsobená k přezimování. Můžeme se s tím setkat např. u *Protonemura meyeri*, *Amphinemura sulcicollis*, *Leuctra inermis* nebo *Leuctra hippopus* (Elliott 1967). Časté je i přizpůsobování životního cyklu různým podmínkám prostředí. Např. druh *Amphinemura sulcicollis* se v Apeninách vyvíjí v chladnějších měsících, aby předešel nepříznivým letním teplotám (Tierno de Figueroa et al. 2009).

2.2 Emergence

Při dovršení dospělosti larva vylézá z vody a naposledy svléká larvální exoskelet (Bouchard 2004). Tuto přeměnu v dospělého označujeme jako emergence, která je velmi kritickou fází, jejíž načasování a délka závisí na souběhu více faktorů. Může proběhnout krátce – během dvou měsíců nebo v delším časovém intervalu (Graf et al. 2009). Emergence probíhá nejčastěji v šeru nebo za úplné tmy (Lellák et al. 1982; Flannagan & Cobb 1991). U vodního hmyzu mírného pásu dochází k emergence většinou v teplejších měsících roku, zejména na jaře. U některých druhů však může být prodloužena až do zimy, např. u *Leuctra fusca* nebo *Leuctra hippopus* (Bo et al. 2009).

Podle počtu generací můžeme cykly rozdělit na univoltinní – vytvoření jediné generace během jednoho roku, bivoltinní – dvou generací během roku, případně plurivoltinní – založení více než dvou generací za jeden rok. Specifický je semivoltinismus, kdy je k založení jedné generace zapotřebí dvou let. Pro většinu druhů pošvatek je však typický právě univoltinní životní cyklus. Univoltinní druhy jsou citlivější vůči disturbancím, proto

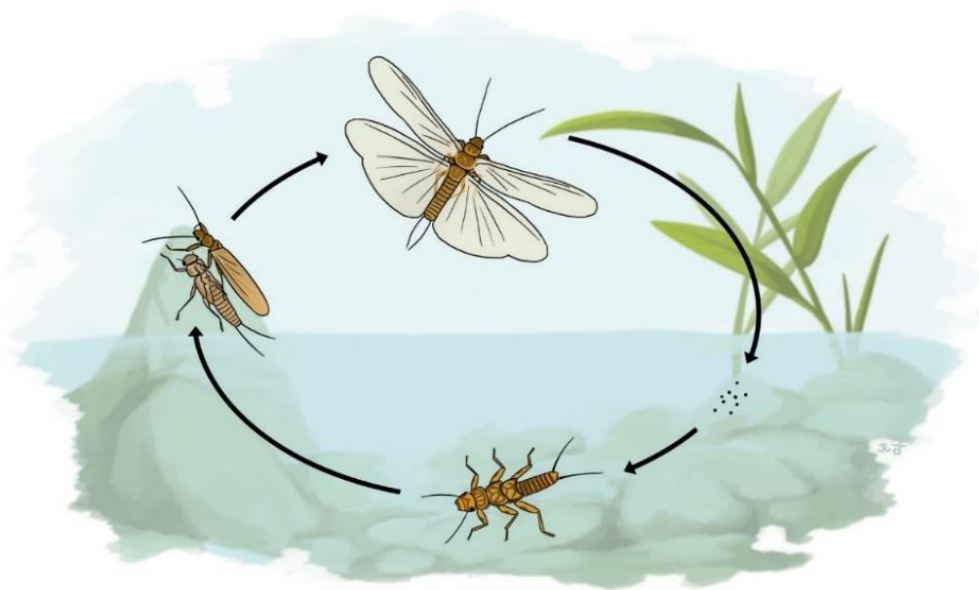
vyžadují stabilnější prostředí. To samé platí pro druhy s cyklem semivoltinním (Graf et al. 2009).

Některé druhy však délku svého cyklu dokážou aktuálním podmínkám prostředí přizpůsobit. Např. u *Nemurella pictetii* může být cyklus jak nepravidelný a zdlouhavý (Petersen et al. 1999), tak i univoltinní či plurivoltinní (Lieske & Zwick 2007). Pro druh *Leuctra nigra* a *Leuctra albida* je typický spíše univoltinismus (Krno 1998), ale v chorvatské krasové oblasti byl zaznamenán i bivoltinismus. K emergenci tak může docházet i dvakrát do roka (Ridl et al. 2018).

2.3 Stádium dospělce

Terestrické stádium je podstatně kratší než larvální. Běžná doba trvání je 1–4 týdny (Bouchard 2004). Dospělci pošvatek jsou známí svojí omezenou schopností disperze. Špatně létají, proto se zpravidla zdržují v blízkosti toku, ze kterého emergovali (Giller & Malmqvist 1998). O něco více se vzdalují samci, kteří na rozdíl od samic nemají příliš důvodů poblíž toku setrvávat. Zatímco samice se nejprve vzdálí, aby načerpaly energii z potravy. Následně se spáří, a poté se navrací zpět k toku za jediným účelem – naklást do něj oplozená vajíčka (Petersen et al. 1999).

Disperze od potoka většinou nebývá větší než 11 m (Briers et al. 2002). Ačkoliv byly zjištěny i případy, kdy se dospělci výjimečně vzdálili až na 51 m (Petersen et al. 1999). Přesto se stále jedná o poměrně krátkou vzdálenost na to, aby se druh nějak významně rozšířil. Pro lepší vzletnutí si také musí často pomáhat pohybem nohou (tzv. „surface skimming“). Dospělci čeledi Leuctridae si pomáhají zadním párem nohou, který se lehce dotýká hladiny, zatímco u čeledi Nemouridae je nutné zapojení všech tří párů končetin. Byla také zjištěna souvislost mezi schopností letu a ročním obdobím. Např. zástupci čeledi Leuctridae létají v teplejších měsících lépe než při nízkých teplotách (Marden et al. 2000).



Obrázek 6: Schéma životního cyklu pošvatek (autor: Jana Růžičková 2015).

2.4 Rozmnožování

Před samotným pářením se samci snaží upoutat samici tím, že tlučou abdomenem o nějaký blízký předmět např. o kousek dřeva nebo o samotný substrát („drumming“). Každý druh provádí tento rituál trochu odlišně, proto samice tento signál vyšle na oplátku a partnera svého druhu snadno vyhledá. Samotné páření probíhá na nějakém vhodném substrátu, např. kameni (Giller & Malmqvist 1998).

Někdy může být samice při kopulaci obklopena více samci najednou. Tento shluk více pošvatek se nazývá „mating balls“ (Tierno de Figueroa et al. 2006). Oplodněná vajíčka následně samice odkládá na vodní hladinu nebo na kameny vyčnívající z vody, případně je vypouští do vody za letu. Ojediněle se může samice při kladení vajíček dokonce ponořit pod vodu (Lellák et al. 1982).

3 FAKTORY PROSTŘEDÍ

3.1 Množství rozpuštěného kyslíku

Jedním z klíčových faktorů, které ovlivňují průběh životního cyklu pošvatek, je množství rozpuštěného kyslíku ve vodě. Aby mohly tyto živočichové v toku žít, neměla by tato hodnota příliš klesat pod 7–8 mg·l⁻¹ (Lellák et al. 1982). Z tohoto důvodu preferují pošvatky chladnější vody, kde se kyslík lépe rozpouští. Nasycení vody kyslíkem se však v průběhu roku liší s měnící se teplotou vody. Proto jsou např. v létě vlivem sníženého množství rozpuštěného kyslíku horší podmínky pro přežívání řady druhů. Nicméně, vůči těmto podmínkám je odolná např. *Leuctra digitata*, která bývá právě v letních měsících v tocích přítomna (Timm 1997).

Nároky na množství kyslíku se mezi druhy liší. Např. *Nemoura cinerea* je poměrně tolerantní druh z čeledi Nemouridae, který se příležitostně nachází i ve stojatých vodách. Zde však může docházet k úplné anoxii. V takovém případě larva po 10 minutách upadá do bezvědomí a zpravidla nepřežije (Nagell & Fagerström 1978). U *Leuctra hippopus* byla dokonce zjištěna schopnost částečné regulace spotřeby kyslíku při jeho náhlém poklesu v důsledku zvýšení teploty vody (Rotvit & Jackobsen 2013).

Obsah kyslíku kolísá i během roku. Na podzim jsou např. kyslíkové podmínky znevýhodněny zpomalením průtoku, což má za následek pouze 55% saturaci toku kyslíkem (Krno 1998). Většina druhů čeledi Nemouridae i Leuctridae proto emergenci v těchto měsících nezažijí. Před metamorfózou v dospělce se totiž zvyšuje metabolismus, s čímž se pojí i zvýšené nároky na spotřebu kyslíku až o 30 % (Nagell & Larshammar 1981).

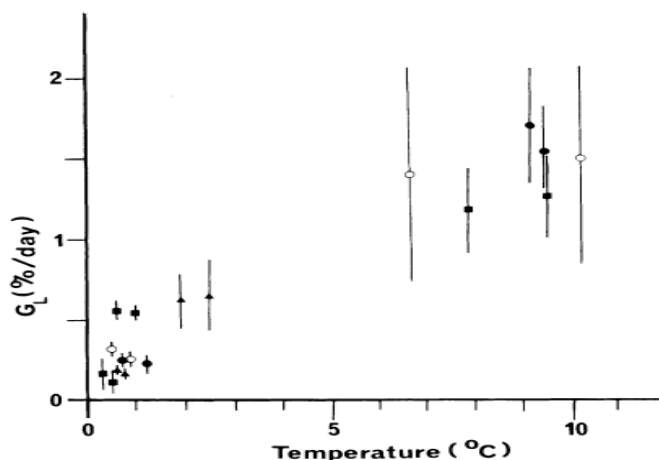
Spotřeba kyslíku u pošvatek se také odvíjí od pohlaví a velikosti těla. Larvy větší velikosti mají relativně menší povrch těla, proto si na jeho příjem kladou nižší nároky než larvy menší. Z tohoto důvodu spotřebují více kyslíku samci, kteří bývají menší než samice. Množství potřebného kyslíku závisí i na charakteru toku, ve kterém larva žije. Např. pošvatky nucené k aktivnějšímu pohybu kvůli intenzivnějšímu proudění vody budou mít i vyšší spotřebu O₂ a rychlejší metabolismus než druhy nacházející se v pomaleji tekoucích vodách (Knight & Gaufrin 1966). V těchto vysoce proudivých úsecích (steps) bývá díky turbulentnímu proudění alespoň 70% nasycení kyslíkem. Nalezneme zde podstatně vyšší zastoupení čeledi Nemouridae, než v méně proudivých úsecích (pools), kde je nasycení přibližně o 10 % nižší (O'Dowd & Chin 2016). Nároky na kyslík také stoupají v nižších, pomaleji tekoucích úsecích řek (Lillehammer & Brittain 1987).

3.2 Teplota vody a vzduchu

Růst larev

Konkrétní teplota vody rozhoduje o rychlosti růstu. Zpravidla platí, že vyšší teplota vody rychlost růstu urychluje (Obrázek 7). To souvisí mimo jiné i s nadmořskou výškou. V práci Minshall (1969) byla porovnána rychlost vývoje u druhů *Leuctra hippopus*, *Leuctra inermis* a *Protonemura meyeri* v nadmořských výškách 260 a 640 m n. m. Z níže položených toků všechny larvy vymizely dříve, což naznačuje, že k emergenci dochází dříve v nížinách, kde

emergenci urychluje vyšší teplota vody. U *Nemurella pictetii* a *Leuctra nigra* bylo dokonce pozorováno, že při vyšší teplotě vody dokázaly larvy rychleji vyhledat a přijmout potravu (Henderson et al. 1990).



Obrázek 7: Porovnání denní rychlosti růstu larev u *Nemoura avicularis* (▲) a *Nemoura cinerea* (○) v závislosti na teplotě (zdroj: Brittain 1983; upraveno: Šmidová 2023).

Emergence

Teplota hraje důležitou roli i při načasování emergence. Zvláště u druhů obývajících vody s kolísáním teplot je tento faktor považován za nejdůležitější (Ivković et al. 2013). Teplota, při jejímž dosažení započne emergence, se mezi zástupci Nemouridae a Leuctridae příliš neliší. U *Nemoura avicularis* a *Leuctra nigra* probíhá přeměna v dospělé na přelomu jara a léta, kdy teplota vody dosahuje 7 °C (Sættem & Brittain 1985; Thomsen & Friberg 2002). Podobný průběh byl zjištěn i u *Nemurella pictetii*, kdy se emergence spouští při teplotě 8 °C (Wolf & Zwick 1989). Překročení 7 °C se tedy zdá být klíčovou hodnotou pro spuštění emergence u více druhů. Saltveit et al. (1994) zaznamenali v Norsku v řece Surna rapidní snížení červnové početnosti larev druhů *Amphinemura sulcicollis*, *Leuctra fusca* a *Leuctra hippopus* za pouhý měsíc, během něhož se teplota nižší než 7 °C za tuto dobu zvýšila na 8–9 °C.

Změny v teplotách vzduchu mohou rovněž ovlivnit následnou emergence. Elliott (1967) zaznamenal meziročně pomalejší růst, a tedy i pozdější nástup emergence u *Protonemura meyeri*, *Amphinemura sulcicollis*, *Leuctra inermis* a *Leuctra hippopus* v porovnání s jiným rokem. Zpomalenému vývoji předcházela zima doprovázená poklesem teplot až k –10 °C.

Líhnutí larev

Teplota vody zároveň ovlivňuje rychlost a úspěšnost líhnutí larev. Nejen mezi čeleděmi, ale také mezi jednotlivými druhy jsou často patrné rozdíly v optimální teplotě. U čeledi Leuctridae i Nemouridae však platí, že při teplotě 5–15 °C je zaručena 50% úspěšnost vylíhnutí vajíček (Elliott 1987; Elliott 1988). Optimální teplota pro vylíhnutí larev se odvíjí především od ekologie druhu. Co se týče čeledi Nemouridae, druh *Protonemura intricata* má 60–100% úspěšnost vylíhnutí při teplotě 2–18 °C (Marten & Zwick 1989). Některé druhy jsou však striktně odkázané na mnohem užší rozpětí teplot. Např. pro líhnutí

larev stenotermního druhu *Amphinemura standfussi* optimální teplota nepřevyšuje 4,7 °C. O něco nižší nároky mají horské druhy *Protonemura montana* a *Nemoura erratica*, kde teplota nesmí být vyšší než 7 °C (Elliott 1988).

Z čeledi Leuctridae má pro líhnutí vajíček poměrně úzkou valenci druh *Leuctra geniculata*, který potřebuje dosáhnout teploty vody v rozmezí 6,6–6,7 °C. U *Leuctra fusca*, *Leuctra hippopus* a *Leuctra moselyi* je tolerance nepatrně vyšší – k líhnutí dochází při 8,5–8,7 °C. (Elliott 1987). Naproti tomu u *Amphinemura sulcicollis*, *Nemoura avicularis*, *Nemoura cinerea*, *Nemurella pictetii* nebo *Protonemura meyeri* z čeledi Nemouridae probíhá líhnutí nejlépe při 8,7–9,5 °C (Elliott 1988).

Obě čeledi jsou rovněž zastoupeny druhy s širším optimem teploty pro líhnutí. Vajíčka *Nemurella pictetii* se můžou líhnout cca 21 dní při jakékoliv teplotě mezi 8–17 °C (Wolf & Zwick 1989). U některých druhů mohou být přítomny dokonce dvě optima teplot. Např. u druhů *Nemoura arctica* a *Leuctra nigra* byla zjištěna ideální teplota pro líhnutí při 4 °C nebo 16–20 °C (Lillehammer et al. 1989).

3.3 Sluneční záření a klima

Při emergenci hmyzu, zejména ve vodách, kde se teplota příliš nemění, hraje dostupná intenzita světla zásadní roli (Ivković et al. 2013). Velmi tomu přispívají i aktuální klimatické podmínky. Např. u *Nemoura avicularis* probíhá metaforfóza nejlépe za minimální oblačnosti (Sættem & Brittain 1985). Různá intenzita dopadajících paprsků světla významně ovlivňuje tepelný režim vod. To se následně odráží i na rychlosti vývoje larev. Příkladem může být porovnání délky životního cyklu u *Nemoura cinerea* v odlesněné a neodlesněné oblasti, kde Beracko et al. (2016) zaznamenali v případě odlesněné plochy zpožděné líhnutí larev i nástup emergence. Tepelný režim toku je při nízkém průtoku ovlivněn světelným zářením o to více (Maiolini & Lencioni 2001).

Období zrychleného růstu a následná emergence jsou závislé na fotoperiodě. Často se průběh emergence odvíjí právě od délky dne. Proto např. larvy *Protonemura intricata* intenzivně rostou a emergují na přelomu jara a léta. Naopak jejich vývoj bývá zpomalen v zimních měsících se zkracováním dne (Kozáčková et al. 2009). Podobná situace nastává i u *Leuctra prima* z čeledi Leuctridae (Bottová et al. 2013).

3.4 Pobřežní vegetace

Množství světla, které následně ovlivní teplotní režim vod, se odvíjí od charakteru pobřežní vegetace a intenzitě zastínění. Ta hraje významnou roli v přísunu organického materiálu do vody, zejména v podobě listů a jehličí z okolních stromů. Tento přísun bývá nejvyšší na přelomu podzimu a zimy, kdy dochází k intenzivnímu opadu (Pretty et al. 2005).

Zásahy do pobřežní vegetace v podobě odlesňování mají všeobecně negativní vliv na vodní bezobratlé a pošvatky nejsou výjimkou. Přírozené biotopy v podobě lesních toků jsou pro tyto larvy mnohem příznivějším prostředím než uměle vytvořené louky. Při odlesnění se totiž značně snižuje zastínění toku, proto se vlivem větší intenzity slunečního záření zvýší i teplota vody a primární produkce. To s sebou nese následky v podobě snížení sekundární

produkce i celkové diverzity pošvatek (Beracko et al. 2016). Proto je např. v karpatských tocích nutné udržet minimálně 54 % lesní vegetace, aby diverzita pošvatek neklesala (Törnblom et al. 2011).

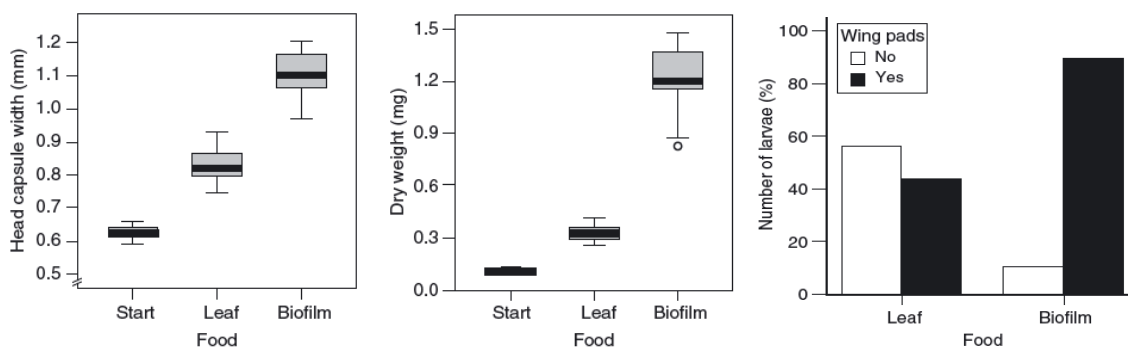
Ani vysazené monokulturové smrkové porosty nebývají pro larvální růst příliš příznivé. Napadané jehličí, které tak tvoří hlavní zdroj organické hmoty, v takovém toku představuje chudší zdroj potravy, protože je v něm zastoupen menší podíl dusíku než v listech opadavých stromů, např. olše (Thomsen & Friberg 2002). Čeled' Leuctridae se zdá být na tyto přeměny přirozené krajiny citlivější než čeled' Nemouridae, kterou můžeme hojně naléznout i v odlesněných oblastech (Beracko et al. 2021).

3.5 Potrava

Velká část potravy se do toku dostává právě z pobřežní vegetace. Např. potrava *Nemurella pictetii* se skládá z více než 70 % z napadaného listí (Henderson et al. 1990). Podobným příkladem jsou *Leuctra inermis* a *Amphinemura sulcicollis*, u nichž bylo zjištěno, že se více zdržují v místech, kde je více nahromaděného rostlinného detritu, než na místech jiných (Egglishaw 1964). Příznivým zdrojem potravy pro růst larev obou čeledí se ukázal být i biofilm, řasy, případně anorganická hmota (Ledger & Hildrew 2001).

Výběr potravy bývá úzce spjat s fází životního cyklu, tedy i s velikostí těla. U *Leuctra nigra* můžeme např. pozorovat větší preferenci hrubších částic v podobě listí v zimě, kdy u tohoto druhu dochází ke zrychlenému růstu. Naproti tomu čerstvě vylíhnuté larvy s menší velikostí těla požívají jemnější části detritu (Henderson et al. 1990). Tohoto zdroje potravy je však v zimě málo, proto jsou menší larvy vystaveny riziku zpomalení růstu, poněvadž dostupnější zdroj v podobě napadaného listí ještě nedokážou zpracovat (Hildrew et al. 1980). Podobná potravní strategie byla pozorována i u zástupců rodu *Nemoura* z čeledi Nemouridae (López-Rodríguez et al. 2010).

Preference potravního zdroje se také liší během roku. U čeledi Nemouridae bylo zjištěno, že v jarních měsících jsou více upřednostňovány řasy a biofilm. Naopak v létě a na podzim se larvy živí převážně jemnými částmi detritu (Ledger & Hildrew 2000). Často o rychlosti růstu nerozhoduje pouze množství přijaté potravy, nýbrž jeho kvalita. Ledger & Hildrew (2001) pozorovali, že larvy *Leuctra nigra* v kyselejších toku více preferovaly řasy, přestože byly zastoupeny v menším množství než pošvatkami preferovanější detrit. To napovídá o horší stravitelnosti detritu v těchto podmínkách. Příjem potravního zdroje takto snížené kvality následně vede i ke zpomalení či zastavení růstu larev (Pretty et al. 2005). Např. menší larvy *Nemoura avicularis* při nedostatečném přísunu snadno zpracovatelné potravy nedokážou přejít z prvního instaru do druhého a hynou do tří dnů (Brittain 1973). Larvy proto radši vynaloží více energie k vyhledání co nejkvalitnějšího zdroje. U čeledi Nemouridae, která zahrnuje poměrně pohyblivé druhy, to nebývá problém. Např. *Nemurella pictetii* je schopna za poměrně krátkou dobu vyhledat vhodný kvalitní zdroj potravy. Když místo detritu vyhledá výživnější variantu v podobě biofilmu, larvy lépe rostou (Obrázek 8; Lieske & Zwick 2007).



Obrázek 8: Porovnání šířky hlavové kapsuly – vlevo, hmotnosti – uprostřed a přítomnosti křídelních pochev – vpravo u larev *Nemurella pictetii* v závislosti na přijímaném zdroji potravy (zdroj: Lieske & Zwick 2007).

3.6 pH vody

Přítomné pH vody ovlivňuje jednak kvalitu potravy, a jednak koncentrace jiných látek v toku. Ke snižování pH dochází nejčastěji prostřednictvím kyselých dešťů. Okyselování vody bývá častěji chápáno jako jev spíše s nepříznivými účinky na vývoj vodních bezobratlých. S kyselými toky jsou např. spjaty vyšší koncentrace kovů, především hliníku (Horecký et al. 2005). Při neutrálním pH může být jeho přibližná koncentrace jen okolo $46 \mu\text{g} \cdot \text{l}^{-1}$, avšak při pH 4,5 se může koncentrace hliníku dostat až na hodnotu $740 \mu\text{g} \cdot \text{l}^{-1}$ (Thomsen & Frieberg 2002).

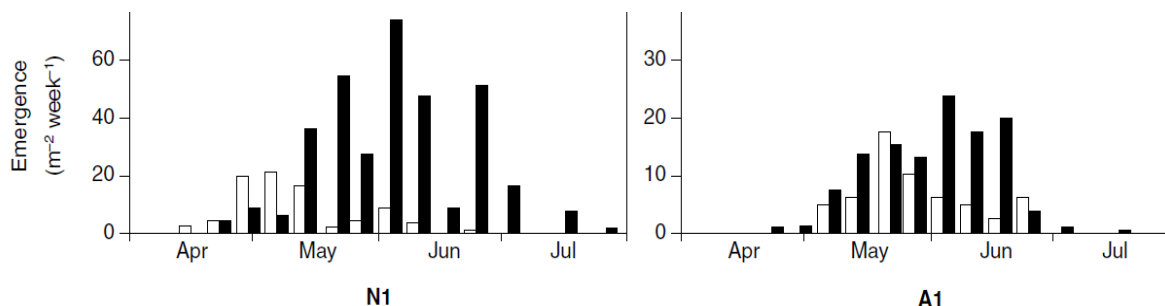
Život v kyselejších vodách však s sebou nese i jisté výhody, proto některé druhy pošvatek nižší pH tolerují. V těchto podmínkách je zastoupeno podstatně méně konkurenčních druhů, např. jepic nebo vodních plžů, kteří při sníženém pH hůře přežívají (Ledger & Hildrew 2001). Další výhodou pro takto tolerantní druhy pošvatek je absence jejich častých predátorů, např. pstruhů. Pošvatkám je tak umožněno vyhledávat potravu i na svrchní straně kamenů, kde by např. v pH neutrálním toku byly snadno vystaveny predaci (Ledger & Hildrew 2000).

Hodnota pH zde někdy může klesnout až 3,5–5. V takto kyselých vodách mezi nejproduktivnější druhy pošvatek patří např. *Leuctra hippopus* a *Nemoura cinerea* (Pretty et al. 2005). Toto rozmezí však neplatí striktně pro všechny druhy. Např. *Amphinemura sulcicollis* se může hojněji vyskytovat v lehce kyselých vodách s pH mezi 5–5,6. Při pH nižším či vyšším však četnost tohoto druhu opět klesá (Lepori et al. 2003). Naopak s druhem *Protonemura auberti* z čeledi Nemouridae se v kyselých vodách, kvůli jeho nižší toleranci, téměř nesetkáme (Krnó 1998).

Různé pH také rozhoduje o dostupnosti potravních zdrojů. V kyselejších tocích bývá dominantním zdrojem detrit, zatímco toky s neutrálním pH jsou více zastoupeny řasami. (Ledger & Hildrew 2001). Nízké pH má také nepříznivý účinek na kvalitu potravy, což se následně projeví i na růstu larev. Thomsen & Frieberg (2002) zjistili, že larvy tolerantního druhu *Leuctra nigra* rostly pomaleji v toku při pH 4,5 než v pH neutrálním. Listy v kyselém toku se nacházely v nižším stupni rozkladu, a tudíž měly pro larvy nižší výživovou hodnotu. Přestože v kyselejších tocích sekundární produkce pošvatek převyšuje produkci ostatních druhů, stále je zde nižší, než by byla v pH neutrálním toku (Pretty et al. 2005). Proto

i následná emergence je zde oproti neutrální vodě spuštěna později. Stejně tak počet emergujících dospělců je při nízkém pH nižší (Obrázek 9; Thomsen & Friberg 2002).

Je pravděpodobné, že život pošvatek neovlivňuje samotné pH, ale souhra více faktorů zároveň. Törnblom et al. (2011) ve svém výzkumu pozorovali, že se bohatost i četnost pošvatek snižovala se zvyšujícím se pH vody. Naproti tomu Timm (1997) pozoroval u *Leuctra digitata* preferenci vyššího pH.



Obrázek 9: Porovnání průběhu emergence u *Leuctra nigra* v pH neutrálním – N1 a kyselém – A1 toku. Černé sloupce značí počet samic a bílé počet samců (zdroj: Thomsen & Friberg 2002).

3.7 Množství organických a anorganických látek

Kolísání během roku

O tom, zda se vybrané druhy pošvatek mohou vyskytovat v určitém vodním prostředí, rozhoduje z velké části množství rozpuštěných i nerozpuštěných látek organického či anorganického původu a míra znečištění. Koncentrace různých látek ve vodě přirozeně kolísají během roku. Pozitivní vliv na růst larev má konec vegetační sezóny, kdy se do vody dostává více organické hmoty, která je přirozeným zdrojem fosforu, což vede i ke zvýšené sekundární produkci pošvatek (Krno 1998). Vyšší přísun fosforu do vody je i po jarním roztání sněhu (Krno et al. 2006). Na přelomu jara a léta se zase s většími průtoky dostává do vody i vyšší množství dusičnanů (Krno 1998).

Množství rozpuštěných látek závisí i na vlastnostech geologického podloží. Zástupce čeledi Leucridae spíše najdeme v toku, kde je přítomno dno s menším obsahem fosfátů a silikátů a naopak je zde dostatek organických částic. Obecně tento typ substrátu disponuje větší druhovou bohatostí, než např. sopečné podloží, kde je větší zastoupení SiO₂ a PO₄³⁻ a naopak menší zastoupení organických látek (Beracko et al. 2021).

Zdroje znečištění

Pošvatky však zpravidla tolerují jen nízké koncentrace dusičnanů ve vodě (Zamora-Muñoz et al. 1993). Zejména v nižších polohách se můžeme často setkat s nepříznivě zvýšeným přísunem dusíku a fosforu do toků. Zdrojem takového znečištění bývají nejčastěji odpadní produkty z čistíren odpadních vod, případně živočišné výroby. Mnohem fatálnější důsledky než samotná eutrofizace má však drastický pokles kyslíku v těchto tocích. Dochází zde k většímu hromadění organické hmoty, která zároveň vyžaduje i vyšší množství kyslíku pro průběh rozkladných procesů (Friberg et al. 2010).

K dalším kontaminačním zdrojům, které znemožňují pošvatkám ve vodě trvale přetrvávat, patří pesticidy. Např. dosažení koncentrace v rozmezí 463–878 ng·l⁻¹ těchto látek se ukázalo především pro čeled' Nemouridae letální (Let et al. 2022). Takto člověkem narušované prostředí nemůže vést ke správné synchronizaci emergence (Quadroni et al. 2017). Proto druhy pošvatek se v řekách drží spíše v horních úsecích, kde voda dosahuje jednak nižších teplot, a jednak podstatně nižších koncentrací dusíku (cca 5x) a fosforu (cca 16x), poněvadž je zde menší ovlivnění člověkem (Lillehammer & Brittain 1987).

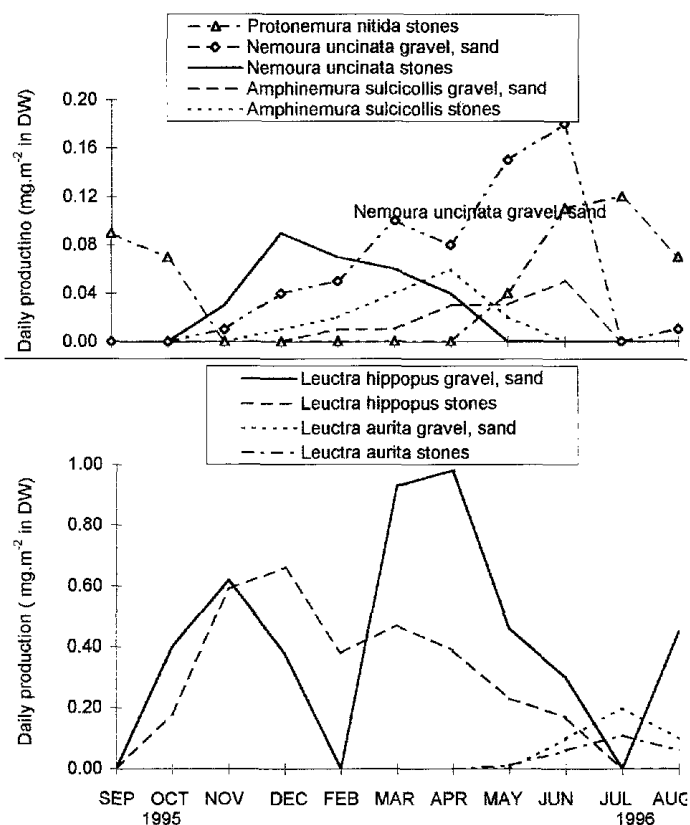
Kovy

Některé látky dosahují ve vodách takových koncentrací, že jsou larvy významně znevýhodněny v rychlosti růstu nebo vůbec nepřežijí. Nepříznivý účinek má bezesporu přítomnost těžkých kovů ve vodě. Zvýšené koncentrace olova, kadmia nebo zinku jsou toxické zejména pro rody *Amphinemura*, *Protonemura* a *Nemoura* (Nemouridae). Let et al. (2022) zaznamenali úplnou absenci těchto rodů (kromě *A. sulcicollis*) v jejich přirozeném habitatu při naměření koncentrací 530–1200 µg·l⁻¹ pro zinek, 53–64 µg·l⁻¹ pro olovo a 3,80–7,90 µg·l⁻¹ pro kadmium. U zinku bylo také zjištěno, že jsou jeho koncentrace nejvyšší při nejnižších průtocích (Armitage et al. 2007). Nicméně, zástupci čeledi Leuctridae se vůči vystavení těmto koncentracím ukázali poněkud tolerantnější, zejména druhy *Leuctra fusca* a *Leuctra geniculata*. Snížená početnost čeledi Leuctridae i Nemouridae byla prokázána i při zvyšujících se koncentracích mědi (Hirst et al. 2002).

3.8 Struktura dna a proudění vody

Dostatečné okysličení toku a udržování příznivé teploty je zajištěno jednosměrným prouděním vody. Jeho rychlost se odvíjí od struktury dna, výšky hladiny a množství přítomných látek. Vysoká proudivost horských potoků, kde voda dosahuje rychlosti až několika m·s⁻¹, činí z těchto biotopů nejvhodnější prostředí pro život pošvatek. V tocích se zpravidla střídají vysoce proudivé, peřejnaté úseky (riffles) a méně proudivé (pools; Lellák & Kubíček 1991). Dno v úsecích se slabším prouděním bývá tvořeno převážně šterkem a menšími kameny, zatímco struktura vysoce proudivých úseků disponuje především balvany a většími kameny (O'Dowd & Chin 2016).

Pošvatky jsou díky své morfologii těla podmínkám vysoce proudivých úseků, kde může rychlost proudění dosahovat okolo 0,5 m·s⁻¹, velmi dobře přizpůsobeny. Díky podstatně lepším podmínkám pro úspěšný růst se právě v těchto úsecích, kde balvany představují stabilnější substrát než např. šterk, nachází více druhů (Timm et al. 2011; O'Dowd & Chin 2016). Výjimkou je např. druh *Amphinemura standfussi* z čeledi Nemouridae, který preferuje spíše toky, kde je přítomen šterkový substrát (Krno 1998). Preference na určitý substrát se však může u larev v průběhu roku měnit (Obrázek 10).



Obrázek 10: Preference charakteru dna v průběhu roku a jeho vliv na sekundární produkci u zástupců čeledi Nemouridae – nahoře a Leuctridae – dole (zdroj: Krno 2000; upraveno: Šmídová 2023).

Preference rychlosti proudění vody rovněž není jednotná v rámci všech druhů čeledi. U některých zástupců rodu *Protonemura* (*P. praecox*, *P. auberti* a *P. intricata*) bylo zjištěno, že se jejich početnost zvyšuje v úsecích s rychlejším prouděním (Ridl et al. 2018). Když je trvale dobrý průtok, je zajištěn i dostatečný odnos sedimentů, které by se jinak zachytávaly na kamenech a snižovaly tím kvalitu potravy. *Nemurella pictetii*, *Nemoura cinerea* a *Leuctra nigra* však preferují spíše slabší proudění vody. Naproti tomu, zástupci rodu *Amphinemura* jsou hojněji zastoupeni v úsecích se středním až silným prouděním. Naopak u *Nemoura avicularis* nebo *Protonemura meyeri* nemají změny v proudění zásadní vliv na jejich početnost (Malmqvist 1993).

Rychlost proudění vody se rovněž mění během roku. Např. v zimě dochází ke snížení průtoku, kdy hodnota může klesnout až na $0,2 \text{ m}^3 \cdot \text{s}^{-1}$ (Müller & Mendl 1979). K významným změnám charakteru toku přispívá i činnost člověka. Tyto změny bývají často zapříčiněny prostřednictvím vodních elektráren, které způsobují výkyvy ve výšce vodní hladiny a rychlosti proudu (Lellák & Kubíček 1991). Okolo 2 % evropských poštavek je těmito změnami v proudu ohroženo (Tierno de Figueroa et al. 2010). I krátkodobé zpomalení proudu a s tím spojená vyšší sedimentace jemných částic, zejména v nížinách, je dalším stresovým faktorem (Graeber et al. 2017).

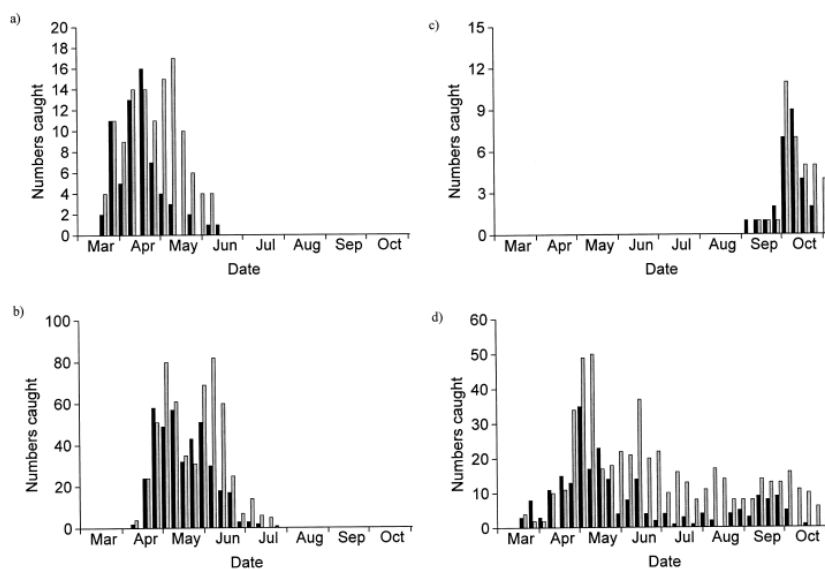
Larvy proto musí aktuálním podmínkám přizpůsobit délku a průběh svého vývoje. Např. *Amphinemura sulcicollis* dokončí larvální vývoj mezi podzimem a jarem, kdy uměle vyvolané výkyvy v teplotách nejsou příliš velké, a tudíž nedochází k významnému negativnímu ovlivnění růstu (Cereghino & Lavandier 1998). Negativní dopad má i přerušování proudu vlivem letního vysychání, což s sebou nese následky v podobě

zvýšeného usazování sedimentu. K tomu se váže i snížení kvality a dostupnosti hrubých částic detritu, které představují významný zdroj potravy řady druhů. Z čeledi Nemouridae tím bývá velmi zasažen rod *Protonemura* (Piano et al. 2020).

3.9 Kompetice a predace

Mezidruhová a vnitrodruhová kompetice

I velmi příbuzné druhy se často odlišují délkou životního cyklu, obdobím intenzivního růstu, dobou nástupu emergence a teplotou potřebnou k vylíhnutí z vajíček. Je to důležité z hlediska omezení mezidruhové kompetice larev, která by jinak zamezila rovnoměrnému rozdělení dostupných zdrojů (Elliott 1987; Elliott 1988). Z čeledi Nemouridae mají poměrně podobnou niku *Nemoura cinerea* a *Nemoura avicularis*. Oba druhy se mohou kromě tekoucích vod vyskytovat i v podhorských jezerech, kde vyhledávají stejné zdroje potravy, tudíž i obdobně rychle rostou. Liší se však doba jejich zrychleného růstu a nástupu emergence. *Nemoura avicularis* roste nejintenzivněji na podzim a v červnu emerguje. V tuto dobu u *Nemoura cinerea* teprve dochází ke zrychlení růstu (Brittain 1983). Podobnou situaci můžeme pozorovat i mezi druhy *Leuctra fusca*, *Leuctra hippopus* a *Leuctra nigra* z čeledi Leuctridae. Všechny druhy mají unimodální životní cyklus (Krno 1998). Nicméně u *Leuctra fusca* k intenzivnímu růstu dochází v červenci a emergence bývá ukončena na podzim (Obrázek 11). K intenzivnímu růstu *Leuctra hippopus* však dochází až v zimních měsících (Ulfstrand 1968).



Obrázek 11: Porovnání průběhu emergence během roku mezi druhy: a) *Leuctra hippopus*, b) *Leuctra nigra*, c) *Leuctra fusca* a d) *Nemurella pictetii*. Černé sloupce znázorňují podíl samců a šedé podíl samic odchycených v emergenčních pastech (zdroj: Petersen et al. 1999; upraveno: Šmídová 2023).

Někdy přesto dochází u více druhů, které se nachází ve stejném instaru nebo dosahují stejné velikosti, k překryvu nik a kompetice o zdroje je během larválního vývoje nevyhnutelná (Krno 1998). Z čeledi Nemouridae mají např. *Amphinemura sulcicollis* společně s *Nemurella pictetii* krátkou inkubační dobu a podobné načasování emergence. Za těchto okolností bývá konkurenčně silnější *Amphinemura sulcicollis*. Podobně si konkurují

také larvy druhů *Protonemura meyeri*, *Protonemura praecox* a *Nemoura cambrica*, kde bývá nejvíce dominantní právě *Protonemura meyeri* (Elliott 1988).

Kromě mezidruhové kompetice může rychlost larválního růstu zpomalovat i kompetice vnitrodruhová. Lieske & Zwick (2008) porovnávali rychlost růstu u larev *Nemurella pictetii*, kde nejprve sledovali potravní chování menší skupiny jedinců, jejichž počet v experimentu byl přepočítán na množství 400 larev na m² v přírodních podmínkách. To bylo porovnáno se skupinou s podstatně vyšší hustotou – v přepočtu na 2100 jedinců na m². Protože se pro druhou skupinu takto mnohonásobně zvýšila konkurence – snížil se prostor a množství potravy na jednotlivce, byl pozorován i pomalejší růst a zvýšená agresivita.

Predace

Přítomnost predátorů představuje pro larvy pošvatek další stresový faktor, který jejich růst zpomaluje. Tím, že jsou tyto herbivorní čeledi nuceny predátorům unikat, musí vynaložit větší množství energie k vyhledání úkrytu, čímž jsou omezeny ve vyhledání a příjmu většího množství potravy. Nemouridae bývají častou kořistí karnivorních druhů pošvatek, mezi které patří např. *Dinocras cephalotes* z čeledi Perlidae. Malmqvist (1993) pozoroval u *Nemoura avicularis* skoro o polovinu vyšší podíl jedinců s poničenými tykadly v přítomnosti predátorů, než při jejich absenci.

4 VÝZKUMNÝ PROJEKT RITRODAT

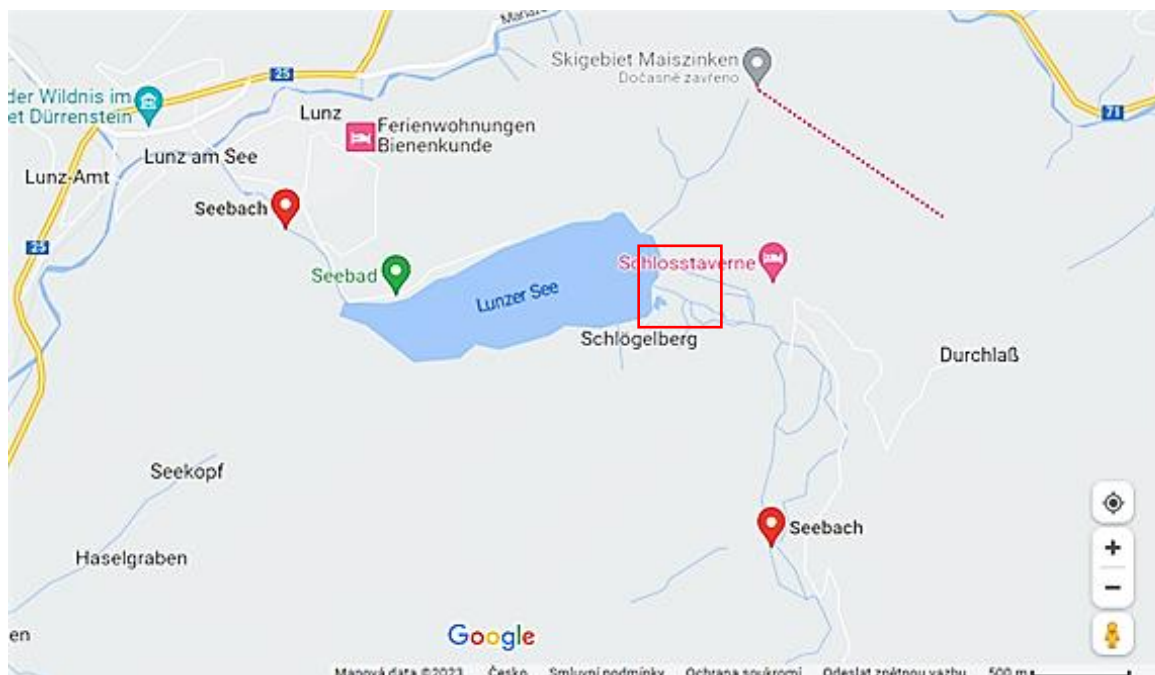
4.1 Historie a cíl výzkumu

Téma bakalářské práce volně navazuje na dlouholetý výzkum v rámci projektu RITRODAT, který byl realizován na Biologické stanici Rakouské akademie věd. Cílem tohoto projektu bylo objasnit strukturu a dílčí funkce ekosystému vodních toků za využití znalostí z hydrologie, chemie, sedimentologie a poznatků o interakcích mezi přítomnými organismy. Už samotný název projektu, se kterým přišel H. Malicky, napovídá o směřování zájmu na horní úseky toků, kde převažuje šterkové dno. Pro studium tak musely být vyvinuty i vhodné metody, jejichž testování intenzivně probíhalo v prvních 10 letech výzkumu (Wagner & Leichtfried 2003).

Výzkum probíhal v letech 1977–2003 v rakouské obci Lunz am See. S myšlenkou projektu přišel prof. Gernot Bretschko v roce 1977, kdy převzal vedení Biologické stanice v Lunzu. Od té doby se upustilo od tradiční jezerní limnologie a pozornost byla zaměřena více na vodní toky. Bretschko myšlenku výzkumu vnášel do povědomí společnosti prostřednictvím limnologických školení. Podílel se rovněž na vedení mnoha studentských závěrečných prací. Z projektu vzešlo více než 200 vědeckých publikací a biologická stanice se tak stala velmi významou a mezinárodně uznávanou institucí, která navázala na řadu spoluprací, např. s asijskými nebo africkými výzkumníky. Bretschko se však úplného ukončení projektu nedožil – zemřel v roce 2002 ve věku 64 let. Biologická stanice v Lunzu byla následně o rok později uzavřena (Wagner & Leichtfried 2003).

4.2 Lokalita

Lokalita s cílovým potokem Oberer Seebach se nachází v rakouské obci Lunz am See (47° 15 'N, 15° 04 'O; Obrázek 12). Místo, které se nachází ve výšce 600 m n. m., je vzdáleno asi 100 km jihozápadně od Vídně. Potok tvoří spojovník mezi jezery Mittersee a Lunzer Untersee. Tok disponuje vápencovým podložím a je obklopen převážně lesní pobřežní vegetací. Dominantními stromy jsou *Picea abies*, *Fagus sylvatica* a *Larix decidua*. Díky vysokému zastínění okolní vegetací je v toku potlačena primární produkce. V samotném toku je úplná absence vyšších rostlin, avšak menší zastoupení mechů a řas je zde přítomno. Organismy tak musí přijímat potravu převážně z allochtonních zdrojů. Co se týče živočichů, bylo v potoce zaznamenáno celkem 569 druhů bezobratlých a pouze šest druhů ryb, z nichž jsou nejvíce zastoupeny druhy *Cottus gobio* a *Salmo trutta fario*. Oblast je využívána pouze pro lesnictví. Vzhledem k absenci zemědělství není lokalita příliš zasažena lidskou činností (Wagner & Leichtfried 2003).



Obrázek 12: Mapa s vyznačenou lokalitou (zdroj: Google maps; upraveno: Šmídová 2023).

Oberer Seebach si i v létě udržuje poměrně nízkou teplotu vody díky podzemním pramenům, které ústí do Mittersee, na nějž je potok napojen. V zimě je naopak teplota relativně teplá vůči teplotě vzduchu. Průměrná roční teplota vzduchu se v období sběru dat pohybovala okolo 6,6 °C a teplota vody kolísala mezi 6,5–10,5 °C. Zaznamenané průměrné hodnoty pro srážky byly přibližně 1515 mm a průměrný povrchový odtok s hodnotou 0,82 m³·s⁻¹. Průměrná hodnota průtoku, který zde velmi kolísá, se pohybuje okolo 820 l·s⁻¹. Pro výzkum byl vybrán 100 m dlouhý úsek potoka, který je vzdálen asi 500 m od biologické stanice (Obrázek 13; Wagner & Leichtfried 2003).



Obrázek 13: Potok Oberer Seebach – vlevo a Biologická stanice v Lunzu – vpravo (zdroj: Wagner & Leichtfried 2003).

4.3 Výzkumné metody

Všechny metody užívané během projektu RITRODAT byly zprostředkovány výzkumnou skupinou na Biologické stanici v Lunzu. Využívalo se běžně dostupných materiálů v podobě vodovodních a kanalizačních trubek, čímž se následně inspirovala řada vědců v Rakousku

i ve světě. Základním prvkem byl ocelový kabelový rošt v podobě sítě, která funguje na principu souřadnicového systému. Ten usnadňuje zaznamenávání přesné polohy a případných změn topografie a morfologie sedimentů. Dále byl využíván měřicí můstek, který byl důležitý pro záznam základních proměnných toku jako např. výška hladiny nebo teplota vody a vzduchu. Před mostem bylo nataženo ocelové lano, které při zasažení větším předmětem, např. při povodních, aktivuje elektromotory a celý most zvednou výš. Podle potřeby bylo možné s mostem manipulovat. V letech 1979–2002 byla součástí mostu i kamera Super-8, pomocí níž mohly být zaznamenány topografické změny.

Průtok byl měřen pomocí třídílného úletového lapače složeného ze tří sítí s kruhovým vtokovým otvorem o průměru 8 cm. Při odběru vzorků byl průtok měřen vertikálně vestavěnou vrtulí. K odběru celého vertikálního vodního sloupce byl používán skříňkový driftný vzorkovač. Měřením výšky hladiny pomocí hladinoměru se daly získané údaje převést na hodnoty průtoku.

Odběry sedimentu byly uskutečňovány pomocí sond, které byly instalovány v podobě vyořovací nálevky. Ty jsou poměrně náchylné k poničení během povodní, proto bývaly často obměňovány. Vlastnosti sedimentů byly studovány pomocí Müllerovy metody (1964). Výzkum se zaměřoval i na analýzu částic organického materiálu (POM) a kolonizaci sedimentů organismy.

Odhad distribuce makrozoobentosu byl prováděn metodou freezing core (Obrázek 14) Metoda, která spočívá ve zmrazení sedimentu kolem ocelové trubky tekutým dusíkem. Do sedimentu se zanoří ocelová trubka a je ponechána po dobu tří dnů k rekolonizaci narušeného sedimentu bentickými živočichy. Ti jsou následně vystaveni el. napětí o 650 V. Přitom probíhá odchyt paralyzovaných bezobratlých na povrchu dna kolem instalované trubky za použití vzorkovače Lunz (s velikostí ok 100 μm ; Obrázek 14). Následně je trubice naplněna kapalným dusíkem při teplotě $-196\text{ }^{\circ}\text{C}$ a sediment s intersticiální vodou kolem trubice je zmrazen. Zmrzlý sediment se následně vytáhne pomocí kladky na masivní trojnožce. Tato metoda je rovněž vhodná pro chemickou analýzu, případně pro vzorkování sedimentů.



Obrázek 14: Metoda freezing core – vlevo a vzorkovač Lunz – vpravo (zdroj: Wagner & Leichtfried 2003; upraveno: Šmídová 2023).

Emergenční pasti

Odchyt dospělců vodního hmyzu byl uskutečňován pomocí emergenčních pastí (Obrázek 15). Ty jsou trychtýřovitého tvaru a skládají se z nálevky ze síťoviny. Robustní, pevná konstrukce zajišťuje pasti odolnost vůči nepředvídatelným nepříznivým podmínkám (Davies 1984). Pasti mají otevřené dno, čímž je umožněno snadné vlétnutí živočichů. Hmyz, je následně zachycen v průhledném kelímku na horní straně pasti, kde je usmrcen etylenglykolem.

Všem odebraným biologickým vzorkům byly posléze přiděleny údaje s informacemi o odběru (datum, číslo pasti apod.). Za 25 let byly takto odebrány tisíce vzorků vodního hmyzu, nicméně tento materiál nebyl zatím kompletně zpracován a vyhodnocen. Jedná se však o unikátní soubor vzorků včetně zaznamenaných významných proměnných v průběhu let, který nikde jinde ve světě nemá obdoby (Wagner & Leichtfried 2003).



Obrázek 15: Emergenční past instalovaná v potoce Oberer Seebach (zdroj: Wagner & Leichtfried 2003; upraveno: Šmídová 2023).

4.4 Fixace a laboratorní zpracování vzorků

Biologický materiál zachycený v emergenčních pastech byl fixován ve 4% formaldehydu, umístěn do uzavíratelných nádob a následně byl převeden do 70% etanolu. Vzorky vodního hmyzu s příslušnými informacemi o odchytu byly převezeny na Katedru zoologie PřF UP v Olomouci. Postupně dochází k jejich zpracování studenty v rámci řešení bakalářských a diplomových prací. Vzorky jsou průběžně doplňovány 70% ethanolem, který je chrání před vyschnutím. S pomocí binokulární lupy studenti následně provádí determinaci na nejnížší možnou taxonomickou úroveň. V případě určování až na úroveň druhu jsou pozorovány znaky na kopulačních orgánech, které jednotlivé druhy odlišují.

4.5 Druhy zaznamenané na lokalitě

Na lokalitě bylo během výzkumu v larválním stádiu zaznamenáno celkem šest čeledí pošvatek (Capniidae, Leuctridae, Nemouridae, Perlidae, Perlodidae a Taeniopterygidae).

Nejvíce zaznamenaných druhů spadá právě do čeledí Leuctridae a Nemouridae (Tabulka 1; Wagner & Leichtfried 2003).

Tabulka 1: Přehled druhů pošvatek z čeledi Leuctridae a Nemouridae zaznamenaných v larválním stádiu v potoce Oberer Seebach.

TAXON	
Leuctridae	Nemouridae
<i>Leuctra albida</i>	<i>Amphinemura sulcicollis</i>
<i>L. armata</i>	<i>A. standfussi</i>
<i>L. aurita</i>	<i>A. triangularis</i>
<i>L. braueri</i>	<i>Nemoura cinerea</i>
<i>L. cingulata</i>	<i>N. flexulosa</i>
<i>L. fusca</i>	<i>N. marginata</i>
<i>L. hexacantha</i>	<i>N. minima</i>
<i>L. hippopus</i>	<i>N. mortoni</i>
<i>L. inermis</i>	<i>N. sinuata</i>
<i>L. major</i>	<i>Nemurella</i> sp.
<i>L. mortoni</i>	<i>Protonemura auberti</i>
<i>L. moselyi</i>	<i>P. brevistyla</i>
<i>L. nigra</i>	<i>P. intricata</i>
<i>L. prima</i>	<i>P. lateralis</i>
<i>L. rosinae</i>	<i>P. nimborella</i>
	<i>P. nitida</i>

5 ZÁVĚR

Formou literární rešerše jsem shrnula dosavadní poznatky o životních cyklech vybraných evropských druhů pošvatek z čeledi Leuctridae a Nemouridae. Přiblížila jsem podmínky jejich životního prostředí, které zahrnuje řadu specifických vlastností, jež se významně podílí na vývoji vajíček, růstu larev a nástupu emergence. Došla jsem k závěru, že teplota vody, množství kyslíku, pH, proudění vody a potravní zdroje mají na larvální vývoj nejvýznamnější vliv.

Výše zmíněné faktory spolu úzce souvisí a často je velmi obtížné určit, který z nich je ten stěžejní. Nutné je však podotknout, že citované práce jsou z velké většiny prováděny v laboratorních podmínkách, čímž jsou sice eliminovány rušivé proměnné, které by mohly zkreslovat výsledky. Nicméně, následně vyvozené závěry nemusí s jistotou odpovídat skutečnosti. Je však patrné, že proudění, teplota a pH vody přímo či nepřímo ovlivňují následné vlastnosti ostatních faktorů. Teplota a proudění vody např. předurčuje množství rozpuštěného kyslíku. Nízké pH se zase ukázalo jako faktor zpomalující růst, protože znevýhodňuje kvalitu potravy a je spjato se zvýšenými koncentracemi toxického hliníku. Přesto se určité druhy ukázaly být poněkud tolerantní vůči kyselejšímu prostředí, což může být výhodné z hlediska snížené konkurence jiných, citlivějších živočichů vůči acidifikaci.

Ukázalo se, že obě čeledi mají podobné nároky na životní prostředí. Nicméně, najdou se menší či větší rozdíly, ať už u jednotlivých druhů v rámci čeledi, případně mezi oběma čeleděmi. Patrná jsou např. rozdílná období vývoje larev a nástupu emergence za účelem omezení přílišné konkurence o zdroje. Významné mezidruhové rozdíly jsou např. v preferenci teploty pro vývoj a líhnutí larev.

Přestože u obou čeledí převažují druhy s úzkou valencí, najdeme zde i druhy poměrně euryvalentní. Z čeledi Leuctridae se to týká především druhu *Leuctra fusca* a z čeledi Nemouridae se jedná o druhy *Nemoura cinerea* a *Nemurella pictetii*, které jsou mnohem odolnější vůči nižší kvalitě vod v porovnání se zbytkem zástupců. Z výše uvedených informací tedy vyplývá, že jsou pošvatky jednou z nejvhodnějších bioindikačních skupin vodních živočichů.

Do této práce jsem zahrnula i popis zájmové lokality a přiblížila význam dlouholetého výzkumu v rakouském Lunzu. Popsala jsem výzkumné metody včetně mechanismu emergenčních pastí, využívaných pro odchyt vodního hmyzu. Do práce jsem rovněž zahrnula přehled druhů z čeledi Leuctridae a Nemouridae, které byly na dané lokalitě během výzkumu zaznamenány. V neposlední řadě jsem popsala postup při následném laboratorním zpracování odchyceného biologického materiálu.

Bohužel se současná literatura nezabývá podrobně cykly všech druhů, které se na dané lokalitě vyskytují, případně je informací o těchto druzích málo. Častěji se v dostupných pracích pojednává spíše o druzích pošvatek vyskytujících se mimo Evropu nebo o pošvatkách či vodním hmyzu obecně.

LITERATURA

- Armitage, P. D., Bowes, M. J. & Vincent, H. M. (2007): Long-term changes in macroinvertebrate communities of a heavy metal polluted stream: the river Nent (Cumbria, UK) after 28 years. *River research and applications*, 23(9), 997–1015.
- Beracko, P., Krno, I. & Lánčzos, T. (2021): Key environmental drivers structuring stonefly assemblages in the mid-sized streams on the southern slope of the Western Carpathians. *Ecohydrology & Hydrobiology*, 21(1), 164–176.
- Beracko, P., Kušnírová, A., Partlová, M. & Ciceková, J. (2016): Community structure, life histories and secondary production of stoneflies in two small mountain streams with different degree of forest cover. *Journal of Limnology*, 75(1), 169–179.
- Bo, T., Fenoglio, S., López-Rodríguez, M. J. & Tierno de Figueroa, J. M. (2009): Phenology of Adult Stoneflies (Plecoptera) of the Curone Stream (Northern Apennines, Italy). *Journal of Freshwater Ecology*, 24(2), 279–283.
- Bojková, J., Kroča, J., Helesic, J. & Soldán, T. (2017): Plecoptera (pošvatky): In *Červený seznam ohrožených druhů České republiky. Bezobratlí (Red List of threatened species of the Czech Republic. Invertebrates)*. (pp 123–125), Agentura ochrany přírody a krajiny ČR, Praha.
- Bottová, K., Derka, T., Beracko, P. & Tierno de Figueroa, J. M. (2013): Life cycle, feeding and secondary production of Plecoptera community in a constant temperature stream in Central Europe. *Limnologica*, 43(1), 27–33.
- Bouchard, Jr, R. (2004): Guide to aquatic macroinvertebrates of the upper midwest waters. Water Resources Center, University of Minnesota, St. Paul, MN, 208 pp.
- Briers, R. A., Cariss, H. M. & Gee, J. H. (2002): Dispersal of adult stoneflies (Plecoptera) from upland streams draining catchments with contrasting land-use. *Archiv Für Hydrobiologie*, 155(4), 627–644.
- Brittain, J. E. (1973): The biology and life cycle of *Nemoura avicularis* Morton (Plecoptera). *Freshwater Biology*, 3(2), 199–210.
- Brittain, J. E. (1983): The influence of temperature on nymphal growth rates in mountain stoneflies (Plecoptera). *Ecology*, 64(3), 440–446.
- Capinera, J. L. (2008): Encyclopedia of entomology. Springer Netherlands, 4346 pp.
- Cereghino, R. & Lavandier, P. (1998): Influence of hydropeaking on the distribution and larval development of the Plecoptera from a mountain stream. *Regulated Rivers: Research & Management: An International Journal Devoted to River Research and Management*, 14(3), 297–309.
- Costello, M. J. (1988): A Review of the Distribution of Stoneflies (Insecta, Plecoptera) in Ireland. *Proceedings of the Royal Irish Academy. Section B: Biological, Geological, and Chemical Science*, 88B, 1–22.

- Costello, M. J., McCarthy, T. K. & O'Farrell, M. M. (1984): The stoneflies (Plecoptera) of the Corrib catchment area, Ireland. *Annls Limnol*, 20(1–2), 25–34.
- Davies, I. J. (1984): Sampling aquatic insect emergence. *A manual on methods for the assessment of secondary productivity in fresh waters. IBP handbook*, 17, 161–227.
- DeWalt, R. E. & Ower, G. D. (2019): Ecosystem Services, Global Diversity, and Rate of Stonefly Species Descriptions (Insecta: Plecoptera). *Insects*, 10(4), 99.
- DeWalt, R. E., Resh, V. H. & Hilsenhoff, W. L. (2010): Diversity and classification of insects and Collembola. In *Ecology and classification of North American freshwater invertebrates* (pp. 587–657). Academic Press.
- Egglshaw, H. J. (1964): The Distributional Relationship between the Bottom Fauna and Plant Detritus in Streams. *Journal of Animal Ecology*, 33(3), 463–476.
- Elliott, J. M. (1967): The Life Histories and Drifting of the Plecoptera and Ephemeroptera in a Dartmoor Stream. *Journal of Animal Ecology*, 36(2), 343–362.
- Elliott, J. M. (1987): Egg Hatching and Resource Partitioning in Stoneflies: The Six British *Leuctra* spp. (Plecoptera: Leuctridae). *Journal of Animal Ecology*, 56, 415–426.
- Elliott, J. M. (1988): Egg Hatching and Resource Partitioning in Stoneflies (Plecoptera): Ten British Species in the Family Nemouridae. *Journal of Animal Ecology*, 57(1), 201–215.
- Elliott, J. M. (2009): Inter- and intra-specific differences in the number of larval instars in British populations of 24 species of stoneflies (Plecoptera). *Freshwater Biology*, 54(6), 1271–1284.
- Flannagan, J. F. & Cobb, D. G. (1991): Emergence of stoneflies (Plecoptera) from the Roseau river, Manitoba. *American Midland Naturalist*, 125(1), 47–54.
- Fochetti, R. (2020): Endemism in the Italian stonefly-fauna (Plecoptera). *Zootaxa*, 4722(4), 381–388.
- Fochetti, R. (2022): Diversity, Threats, Decline and Conservation of European Stoneflies (Plecoptera, Insecta). *Imperiled: The Encyclopedia of Conservation: Elsevier* 462–470.
- Fochetti, R. & Tierno de Figueroa, J. M. (2008): Global diversity of stoneflies (Plecoptera; Insecta) in freshwater. *Hydrobiologia*, 595, 365–377.
- Friberg, N., Skriver, J., Larsen, S. E., Pedersen, M. L. & Buffagni, A. (2010): Stream macroinvertebrate occurrence along gradients in organic pollution and eutrophication. *Freshwater Biology*, 55(7), 1405–1419.
- Giller, P. S. & Malmqvist, B. (1998): *The biology of streams and rivers*. Oxford: Oxford University Press, 296 pp.
- Graeber, D., Jensen, T. M., Rasmussen, J. J., Riis, T., Wiberg-Larsen, P. & Baattrup-Pedersen, A. (2017): Multiple stress response of lowland stream benthic macroinvertebrates depends on habitat type. *The Science of the total environment*, 599–600, 1517–1523.

- Graf, W. (2005): *Leuctra astridae*, a New Species of Plecoptera from the Austrian Alps. *Illiesia*, 1(8), 47–51.
- Graf, W., Lorenz, A. W., Tierno de Figueroa, J. M., Lücke, S., López-Rodríguez, M. J. & Davies, C. (2009): Distribution and ecological preferences of European freshwater organisms. Volume 2, Plecoptera. Sofia: Pensoft, 262 pp.
- Henderson, J., Hildrew, A. G. & Townsend, C. R. (1990): Detritivorous stoneflies of an iron-rich stream: food and feeding. In *Mayflies and stoneflies: life histories and biology* (pp. 249–254). Springer, Dordrecht.
- Hershkovitz, Y., Dahm, V., Lorenz, A. W. & Hering, D. (2015): A multi-trait approach for the identification and protection of European freshwater species that are potentially vulnerable to the impacts of climate change. *Ecological Indicators*, 50, 150–160.
- Hildrew, A. G., Townsend, C. R. & Henderson, J. (1980): Interactions between Larval Size, Microdistribution and Substrate in the Stoneflies of an Iron-Rich Stream. *Oikos*, 35(3), 387–396.
- Hirst, H., Jüttner, I. & Ormerod, S. J. (2002): Comparing the responses of diatoms and macro-invertebrates to metals in upland streams of Wales and Cornwall. *Freshwater Biology*, 47(9), 1752–1765.
- Horecký, J., Stuchlík, E., Chvojka, P., Hardekopf, D. W., Mihaljevič, M. & Špaček, J. (2006): Macroinvertebrate community and chemistry of the most atmospherically acidified streams in the Czech Republic. *Water, air, and soil pollution*, 173, 261–272.
- Hynes, H. B. N. (1970): The ecology of stream insects. *Annual review of entomology*, 15(1), 25–42.
- Ivković, M., Miliša, M., Previšić, A., Popijač, A. & Mihaljević, Z. (2013): Environmental control of emergence patterns: Case study of changes in hourly and daily emergence of aquatic insects at constant and variable water temperatures. *International Review of Hydrobiology*. 98(2), 104–115.
- Kjær, C., Sørensen, P. B., Wiberg-Larsen, P., Bak, J., Bruus, M., Strandberg, B., Larsen, S. E., Rasmussen, J. J. & Strandberg, M. (2021): Vulnerability of Aquatic Insect Species to Insecticides, Depending on Their Flight Period and Adult Life Span. *Environmental Toxicology and Chemistry*, 40(6), 1778–1787.
- Knight, A. W. & Gaufin, A. R. (1966): Oxygen consumption of several species of stoneflies (Plecoptera). *Journal of Insect Physiology*, 12(3), 347–355.
- Kozáčeková, Z., Tierno de Figueroa, J. M., López-Rodríguez, M. J., Beracko, P. & Derka, T. (2009): Life History of a Population of *Protonemura intricata* Ris, 1902 (Insecta, Plecoptera) in a Constant Temperature Stream in Central Europe. *International Review of Hydrobiology*, 94(1), 57–66.
- Krno, I. (1998): Influence of abiotic and biotic factors on the life cycles and production of stoneflies (Plecoptera) in an acidified spring area. *Biologia*. 53(2), 195–204.

- Krno, I. (2000): Stoneflies (Plecoptera) in some volcanic mountain ranges of the West Carpathians (Slovakia) and the impact of human activities. *Limnologica*, 30(4), 341–350.
- Krno, I. (2004): Nemouridae (Plecoptera) of Slovakia: autecology and distribution, morphology of nymphs. *Entomological Problems*, 34(1–2), 125–138.
- Krno, I., Sporka, F., Štefková, E., Tirjaková, E., Bitušík, P., Bulánková, E., Lukáš, J., Illéšová, D., Derka, T., Tomajka, J. & Černý, J. (2006): Ecological study of a high-mountain stream ecosystem (Hincov potok, High Tatra Mountains, Slovakia). *Acta Societatis Zoologicae Bohemicae*, 69, 299–316.
- Ledger, M. E. & Hildrew, A. G. (2000): Herbivory in an acid stream. *Freshwater Biology*, 43(4), 545–556.
- Ledger, M. E. & Hildrew, A. G. (2001): Growth of an acid-tolerant stonefly on epilithic biofilms from streams of contrasting pH. *Freshwater Biology*, 46(11), 1457–1470.
- Lellák, J. & Kubíček, F. (1991): Hydrobiologie. Praha: Univerzita Karlova, 257 pp.
- Lellák, J., Kořínek, V., Fott, J., Kořínková, J. & Punčochář, P. (1982): Biologie vodních živočichů. Praha: Univerzita Karlova, 220 pp.
- Lepori, F., Barbieri, A. & Ormerod, S. J. (2003): Effects of episodic acidification on macroinvertebrate assemblages in Swiss Alpine streams. *Freshwater Biology*, 48(10), 1873–1885.
- Let, M., Černý, J., Nováková, P., Ložek, F. & Bláha, M. (2022): Effects of Trace Metals and Municipal Wastewater on the Ephemeroptera, Plecoptera and Trichoptera of a Stream Community. *Biology*, 11(5), 648.
- Lieske, R. & Zwick, P. (2007): Food preference, growth and maturation of *Nemurella pictetii* (Plecoptera: Nemouridae). *Freshwater Biology*, 52, 1187–1197.
- Lieske, R. & Zwick, P. (2008): Effects of intraspecific competition on the life cycle of the stonefly, *Nemurella pictetii* (Plecoptera: Nemouridae). *BMC ecology*, 8(1), 1–8.
- Lillehammer, A. (1985): Zoogeographical Studies on Fennoscandian Stoneflies (Plecoptera). *Journal of Biogeography*, 12(3), 209–221.
- Lillehammer, A. & Brittain, J. E. (1987): Longitudinal zonation of the benthic invertebrate fauna in the river Glomma, Eastern Norway. *Fauna Norvegica, Series A*, 8, 1–10.
- Lillehammer, A., Brittain, J., Saltveit, S. & Nielsen, P. S. (1989): Egg development, nymphal growth and life cycle strategies in Plecoptera. *Holarctic Ecology*, 12(2), 173–186.
- López-Rodríguez, M. J., Bo, T., Tierno de Figueroa, J. M & Fenoglio, S. (2010): Nymphal trophic behaviour of two Nemouridae species (Insecta, Plecoptera) in the Curone creek (northern Apennines, Italy). *Entomological Science*, 13(3), 288–292.
- López-Rodríguez, M. J., Tierno de Figueroa, J. M., Bo, T., Moggi, A. & Fenoglio, S. (2012): Living Apart Together: On the Biology of two Sympatric *Leuctra* Species (Plecoptera,

- Leuctridae) in an Apenninic Stream, Italy. *International Review of Hydrobiology*, 97(2), 117–123.
- Maiolini, B. & Lencioni, V. (2001): Longitudinal distribution of macroinvertebrate assemblages in a glacially influenced stream system in the Italian Alps. *Freshwater Biology*, 46(12), 1625–1639.
- Malmqvist, B. (1993): Interactions in stream leaf packs: effects of a stonefly predator on detritivores and organic matter processing. *Oikos*, 66(3), 454–462.
- Marden, J. H., O'Donnell, B. C., Thomas, M. A. & Bye, J. (2000): Surface-Skimming Stoneflies and Mayflies: The Taxonomic and Mechanical Diversity of Two-Dimensional Aerodynamic Locomotion. *Physiological and Biochemical Zoology*, 73(6), 751–764.
- Marten, M. & Zwick, P. R. (1989): The temperature dependence of embryonic and larval development in *Protonemura intricata* (Plecoptera: Nemouridae). *Freshwater Biology*, 22(1), 1–14.
- Martynov, A., Žiak, M. & Arkhipova, Kh. I. (2017): Stoneflies (Insecta, Plecoptera) of Eastern Ukraine: species list with data on distribution and habitat preferences. *Ukrainian Entomological Journal*, 13, 3–18.
- Minshall, B. G. W. (1969): The Plecoptera of a Headwater Stream (Gaitscale Gill, English Lake District). *Arch. Hydrobiol.*, 65, 494–514.
- Müller, K. & Mendl, H. (1979): The Importance of a Brackish Water Area for the Stonefly Colonization Cycle in a Coastal River. *Oikos*, 33(2), 272–277.
- Nagell, B. & Fagerström, T. (1978): Adaptations and resistance to anoxia in *Cloeon dipterum* (Ephemeroptera) and *Nemoura cinerea* (Plecoptera). *Oikos*, 30(1), 95–99.
- Nagell, B. & Larshammar, P. (1981): Critical oxygen demand in Plecoptera and Ephemeroptera nymphs as determined by two methods. *Oikos*, 36(1), 75–82.
- O'Dowd, A. P. & Chin, A. (2016): Do bio-physical attributes of steps and pools differ in high-gradient mountain streams? *Hydrobiologia*, 776(1), 67–83.
- Petersen, I., Winterbottom, J. H., Orton, S., Friberg, N., Hildrew, A. G., Spiers, D. C. & Gurney, W. S. C. (1999): Emergence and lateral dispersal of adult Plecoptera and Trichoptera from Broadstone Stream, U. K. *Freshwater Biology*, 42(3), 401–416.
- Piano, E., Doretto, A., Falasco, E., Gruppuso, L., Bona, F. & Fenoglio, S. (2020): Flow intermittency negatively affects three phylogenetically related shredder stoneflies by reducing CPOM availability in recently intermittent Alpine streams in SW-Italian Alps. *Hydrobiologia*, 847(19), 4049–4061.
- Pretty, J. L., Giberson, D. J. & Dobson, M. (2005): Resource dynamics and detritivore production in an acid stream. *Freshwater Biology*, 50(4), 578–591.

- Priyanka, G. L. & Prasad, G. (2014): Diversity of Aquatic Insects (Ephemeroptera, Plecoptera and Trichoptera) in Kallar Stream. *International Journal of Aquatic Biology*, 2, 493–499.
- Quadroni, S., Cross, G., Gentili, G. & Espa, P. (2017): Response of stream benthic macroinvertebrates to current water management in Alpine catchments massively developed for hydropower. *The Science of the total environment*, 609, 484–496.
- Ridl, A., Vilenica, M., Ivković, M., Popijač, A., Sivec, I., Miliša, M. & Mihaljević, Z. (2018): Environmental drivers influencing stonefly assemblages along a longitudinal gradient in karst lotic habitats. *Journal of Limnology*, 77(3), 412–427.
- Rotvit, L. & Jacobsen, D. (2013): Temperature increase and respiratory performance of macroinvertebrates with different tolerances to organic pollution. *Limnologica – Ecology and Management of Inland Waters*, 43(6), 510–515.
- Sættem, L. M. & Brittain, J. E. (1985): Life Cycles and Emergence of Ephemeroptera and Plecoptera from Myrkdalsvatn, an Oligotrophic Lake in Western Norway. *Aquatic Insects*, 7(4), 229–241.
- Saltveit, S. J., Bremnes, T. & Brittain, J. E. (1994): Effect of a changed temperature regime on the benthos of a norwegian regulated river. *Regulated Rivers: Research & Management*, 9(2), 93–102.
- Thomsen, A. G. & Friberg, N. (2002): Growth and emergence of the stonefly *Leuctra nigra* in coniferous forest streams with contrasting pH. *Freshwater Biology*, 47(6), 1159–1172.
- Tierno de Figueroa, J. M. & Sánchez-Ortega, A. (2000): Imaginal feeding of twelve Nemouroidean stonefly species (Insecta, Plecoptera). *Annals of the Entomological Society of America*, 93(2), 251–253.
- Tierno de Figueroa, J. M., Bo, T., López-Rodríguez, M. J. & Fenoglio, S. (2009): Life cycle of three stonefly species (Plecoptera) from an Apenninic stream (Italy) with the description of the nymph of *Nemoura hesperiae*. *Annales de la Société entomologique de France (N. S.)*, 45(3), 339–343.
- Tierno de Figueroa, J. M., López-Rodríguez, M. J., Lorenz, A. W., Graf, W., Schmidt-Kloiber, A. & Hering, D. (2010): Vulnerable taxa of European Plecoptera (Insecta) in the context of climate change. *Biodivers Conserv*, 19, 1269–1277.
- Tierno de Figueroa, J. M., Luzón-Ortega, J. M. & López-Rodríguez, M. J. (2006): Mating balls in stoneflies (Insecta, Plecoptera) = Las bolas de apareamiento en plecópteros (Insecta, Plecoptera). *Zoologica baetica*, 17, 93–96.
- Timm, H. (1997): Ephemeroptera and Plecoptera larvae as environmental indicators in running waters of Estonia. *Ephemeroptera & Plecoptera Biology-Ecology-Systematics*, 247–253.

- Timm, H., Käiro, K., Möls, T. & Virro, T. (2011): An index to assess hydromorphological quality of Estonian surface waters based on macroinvertebrate taxonomic composition. *Limnologica*, 41(4), 398–410.
- Timoner, P., Fasel, M., Ashraf Vaghefi, S. S., Marle, P., Castella, E., Moser, F. & Lehmann, A. (2021): Impacts of climate change on aquatic insects in temperate alpine regions: Complementary modeling approaches applied to Swiss rivers. *Global Change Biology*, 27(15), 3565–3581.
- Törnblom, J., Degerman, E. & Angelstam, P. (2011): Forest proportion as indicator of ecological integrity in streams using Plecoptera as a proxy. *Ecological Indicators*, 11(5), 1366–1374.
- Ulfstrand, S. (1968): Life cycles of benthic insects in Lapland streams (Ephemeroptera, Plecoptera, Trichoptera, Diptera Simuliidae). *Oikos*, 19, 167–190.
- Vinçon, G. & Ravizza, C. (2001): Leuctridae (Plecoptera) of the Pyrenees. *Annales de Limnologie - International Journal of Limnology*, 37(4), 293–322.
- Wagner, F. H. & Leichtfried, M. (2003): Endbericht des Langzeit-Forschungsprogramms RITRODAT. Mondsee: Institute for Limnology, Austrian Academy of Science, 132 pp.
- Wolf, B. & Zwick, P. (1989): Plurimodal emergence and plurivoltinism of Central European populations of *Nemurella pictetii* (Plecoptera: Nemouridae). *Oecologia*, 79(4), 431–438.
- Zamora-Muñoz, C., Sánchez-Ortega, A. & Alba-Tercedor, J. (1993): Physico-chemical factors that determine the distribution of mayflies and stoneflies in a high-mountain stream in southern Europe (Sierra Nevada, southern Spain). *Aquatic Insects*, 15(1), 11–20.
- Zwick, P. (2000): Phylogenetic System and Zoogeography of the Plecoptera. *Annual review of entomology*, 45(1), 709–46.
- Zwick, P. (2009): The Plecoptera – who are they? The problematic placement of stoneflies in the phylogenetic system of insects. *Aquatic Insects*, 31(1), 181–194.

Internetové zdroje:

Google maps [online; cit. 2023-04-14]: Dostupné z:

<https://www.google.com/maps/place/Seebach/@47.8586038,15.0313629,13.63z/data=!4m10!1m2!2m1!1sOberer+Seebach,+Rakousko!3m6!1s0x4772185394353713:0x43839d5bc63bb261!8m2!3d47.8566227!4d15.0362922!15sChhPYmVyZXIgaU2VIYmFjaCwgUmFrb3Vza2-SAQVyaXZlcuABAA!16s%2Fg%2F11bw89y1rf>