



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

Eliška Jansová

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

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

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

Olomouc 2011

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

ABSTRAKT

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

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

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

ABSTRACT

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

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

Prohlášení

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

V Olomouci, dne 10. 1. 2012

Podpis.....

Poděkování

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

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

Obsah

1	Úvod.....	8
2	Obecná charakteristika tekoucích vod.....	9
3	Proudění vody – klíčový fyzikální faktor.....	11
3.1	Typy proudění.....	11
3.2	Rychlost proudění vody.....	12
3.3	Vliv proudění na ekologické charakteristiky toky.....	12
3.3.1	Vliv proudění na strukturu a složení minerálního substrátu	14
3.3.2	Proudnice a tůň.....	15
4	Organický materiál v tocích	16
4.1	Původ organického materiálu	16
4.2	Rozdělení organického materiálu	17
4.3	Funkce POM.....	17
5	Submerzní vegetace - makrofyta.....	19
5.1	Vodní mechorosty.....	19
5.2	Význam submerzní vegetace v tocích	20
5.3	Význam submerzní vegetace pro zoobentos	22
5.4	Význam submerzní vegetace pro retenci POM	23
6	Zoobentos – společenstvo dna.....	24
6.1	Rozdělení.....	25
6.2	Adaptace zoobentosu na proudění vody.....	25
6.3	Vliv proudění vody na potravně funkční specializace zoobentosu	27
7	Závěr.....	30
8	Seznam literatury.....	31

1 Úvod

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

2 Obecná charakteristika tekoucích vod

Toky a povodí vytváří různě veliký říční systém (Matsuda 2004). Morfologická struktura jednotlivých toků je výsledkem geomorfologických procesů, hydrologické variability a přítomností vegetace. Mezi geomorfologické procesy řadíme například třídění sedimentů a erozi (Allan 2004). Eroze se projevuje například tím, že štěrk je strháván vodním proudem, drhne se na dně a tím odstraňuje usazeniny z koryta toku a navzájem se o sebe obrušuje. Tímto působením se tok prohlubuje, rozšiřuje a udává tak individuální tvar toku. Jak eroze postupuje, sklon koryta se stává menším a převládá sedimentace. Tyto faktory vytváří podél toku rozličné struktury, jako jsou proudnice, tůňe a různě veliké ostrůvky. Struktury vzniklé vlivem těchto procesů vytváří odlišné habitaty pro vodní biotu. Struktura toku je také závislá na oblasti, ve které se vyskytují. Většinou toky, které se vyskytují v oblastech s podobným reliéfem vykazují některé společné vlastnosti. Toky vyskytující se v horských oblastech obsahují skalnatý nebo štěrkový substrát. Hlavním důvodem je, že v horních tocích převládá eroze a odnos. Odlišný substrát obsahují nížinné toky, ten je složený ze štěrku, písku a bahna. Důvodem je převládající sedimentace. Tyto mechanismy dávají vznik různými typům tekoucích vod (Matsuda 2004).

Tekoucí vody vytváří heterotrofní a autotrofní prostředí. Heterotrofní části toku tvoří převážně prameny neboli horní úseky řek, jimiž toky začínají. Organismy jsou zde závislé na vstupu hrubých částic alochtonního organického materiálu z okolního prostředí. Prostředí je chudé na světlo a živiny, naopak teplota je stabilnější. Jako substrát zde dominuje hrubší sediment (Cummins 1975). Autotrofní části toku představují střední a dolní úseky řek, které jsou závislé na primární produkci řas a cévnatých rostlin. Vlivem této primární produkce řas a cévnatých rostlin jsou toky bohaté na kyslík. Navíc v těchto úsecích toků vlivem turbulentního proudění vody dochází k lepšímu provzdušňování vody (McCabe 2010). Prostředí je také bohaté na světlo, živiny a teplota vody kolísá (Cummins 1975). Ve středních úsecích toku jsou procesy eroze, odnosu a sedimentace vyrovnány, proto tento úsek vytváří přechod mezi hrubším a jemnějším substrátem. V dolních úsecích řek vlivem sedimentace převažuje jemný sediment (Cummins 1975). POM jsou zde udržované v suspenzi a představují hlavní zdroj potravy pro vodní biotu (McCabe 2010). Tato skladba vodního toku se rozlišuje podle hydrologických poměrů, délky sklonu toku, velikosti a charakteru toku přesněji na pramenné stružky, horské potoky, potoky, říčky, řeky a veletoky (Ambrožová 2003).

Existuje daleko více možností, jak lze toky v podélném profilu rozdělit. Jednou z možností jsou rybí pásma - pstruhové, lipanové, parmové a cejnové. Nebo na zóny a podzóny, z nichž první základní zónu představuje krenon, který se skládá z eukrenonu (z pramenu) tvořící přechodný biotop mezi podzemními a povrchovými vodami a z hypokrenonu (z pramenné stružky), kde je teplota vody ovlivňována pramenem. Druhá základní zóna se nazývá rhithron a je tvořena epirhithronem (pstruhové pásmo), kde je teplota vody méně ovlivňována pramenem, dno je kamenité a obsahuje hrubý organický materiál. Další úsek - metarhithron (pstruhové pásmo, říčka) vzniká spojením několika potoků. Hyporhithron (lipanové pásmo, říčka) vzniká po soutoku několika pstruhových říček, dno je zde stále kamenité. Třetí základní zóna se nazývá potamon a je tvořen epipotamonem (parmové pásmo, řeka), kde je dno a organický materiál jemnější, metapotamonem (cejnové pásmo, veletok) představující meandrující toky nížin a hypopotamonem. Zóny se mohou nazývat podle převažujících druhů jepic - ameletová, rhitrogenová, ecdyonurová, oligoneuriellová, ephoronová (Frič 1872; Illies & Botosaneanu 1963; Matsuda 2004; Zelinka 1953). Jednoduše se mohou dělit:

- Podle převahy vyskytujících se ryb na čtyři pásma s ohledem na spád a šířku toku.
- Podle tří základních zón a osmi podzón.
- Podle převažujících druhů jepic.
- Podle hydrologického hlediska od pramene po ústí se stoupající číselnou hodnotou.

Tok I. řádu neboli pramen je nejmenším tokem a je základem pro říční systém. Při soutoku s tokem se stejným řádem se číselná hodnota řádu toku zvyšuje. Toky I.-III. řádu představují horní úseky řek (prameny a potoky). Následující toky IV.-VI. řádu se rozdělují na několik ramen a představují střední úseky toku. Toky VII.-IX. řádu představují dolní úseky řek (veletoky). Tyto řády uvádějí celkovou délku, sklon a oblast toku. Pokud se stupnice řádu zvyšuje, průměrný sklon toku se snižuje a průměrná délka toku a počet povodí se zvyšují (Matsuda 2004). Menší tok dosahuje maximálně 100 m délky a velké řeky dosahují až několika set kilometrů (Allan & Castillo 2007).

3 Proudění vody – klíčový fyzikální faktor

Jedním z nejvýznamnějších faktorů tekoucích vod je trvalé jednosměrné proudění (Allan & Castillo 2007). Gore et al. (2001) uvedl, že na distribuci zoobentosu mají velký vliv hydraulické podmínky, především rychlost proudu, turbulence a substrát. Vliv hydraulických podmínek jako je hloubka vody a rychlost proudění na distribuci zoobentosu se liší mezi malými a velkými řekami (Jowett 2003). Tyto hydraulické podmínky přímo ovlivňují náklady zoobentosu na energii, která je nutná pro udržení se v turbulentním prostředí tekoucích vod a na získání potravy a kyslíku z vodního prostředí (Mérigoux & Dolédec 2004). U tekoucích vod se uplatňuje proudění tzv. spádem, které závisí na charakteru koryta, výškovém rozdílu vzdálených hladin, drsnosti stěn, členitosti a zakřivení celého toku (Lellák & Kubíček 1991). Vlivem proudění dochází k utřídění minerálního substrátu podél toku, transportu organického materiálu a zoobentosu (Grac et al. 2004).

3.1 Typy proudění

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

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

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

Hodnota Reynoldsova čísla se liší v různých úsecích toků a s rychlostí proudění vody. Obvykle nejvyšší hodnota je v peřejích. Nejnižší hodnota se nachází ve vodách se sníženým třením (Pastuchová et al. 2008). Podle této hodnoty se určuje množství zoobentosu, protože Reynoldsovo číslo udává rychlost proudění vody a odlišnou rychlost proudění vody upřednostňují různí bezobratlí. Taktéž podle Reynoldsova čísla určíme velikost částic minerálních zrn, které jsou ovlivňovány rychlostí proudění vody. (Jowett 2003). Také uvádí, do jaké míry ovlivňuje pohyb živočicha. Reynoldsovo číslo je ovlivňováno viskozitou vody (Lellák & Kubíček 1991).

Proudění se liší mezi přírodními a regulovanými vodními toky. Regulované vodní toky nejen zrychlují proudění, ale také snižují amplitudu ročního průtoku, mění teplotu a množství transportovaných částic. Regulované řeky ve spojení s různě vzdálenými přehradami regulují teplotu a průtokové režimy tak, aby umožňovaly přirozené procesy v podélném profilu řek (Stanford et al. 1996). Regulované řeky poskytují vhodná stanoviště pro zoobentos, protože obsahují bohaté zdroje potravy. Vyskytují se zde velké hustoty řas a mechů a způsobují velký rozvoj měkkýšů (Armitage 1976).

3.2 Rychlost proudění vody

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

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

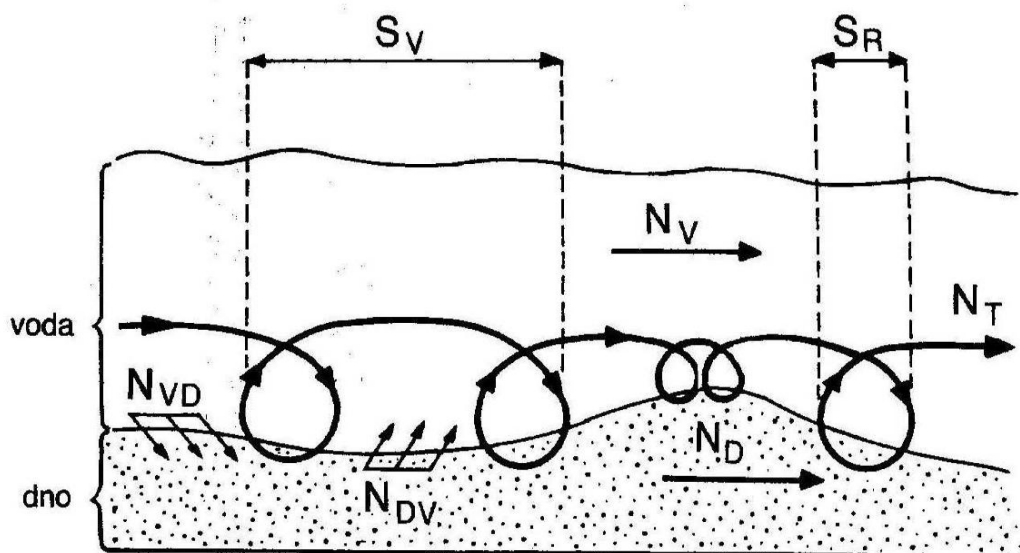
v = rychlost vody, c = rychlostní součinitel závislý na síle gravitace a tření, R = hydraulický poloměr znázorňující průtočný profil, I = spád.

Význam rychlosti proudění vody ve vodním ekosystému spočívá v tom, že kontroluje distribuci, složení a metabolismus vodních organismů (Dodds & Biggs 2002), také působí na koloběh látek a energie ve vodním ekosystému (Lellák & Kubíček 1991). Síla proudění má velký vliv na morfologii koryt a na celý vodní ekosystém (Cummins et al. 2005). Podle rychlosti proudění vody dochází k erozní a akumulární činnosti. V průběhu toku se rychlost proudění vody mění díky tření o sediment dna, rozloze dna, vlnitosti a přítomnosti překážek. Nejvyšší rychlost proudění vody je obvykle ve středu toku blízko povrchu, kde není stírána sedimentem dna a klesá směrem ke dnu a ke břehům (Allan & Castillo 2007). Rychlost proudění vody je ovlivňována charakterem dna, tvarem koryta a množstvím transportovaných částic (Lellák & Kubíček 1991).

3.3 Vliv proudění na ekologické charakteristiky toku

Proudění v tekoucích vodách ovlivňuje především transport částic či organismů. Tyto částice či organismy jsou transportovány pomocí tzv. kinetické síly. Tento proces se nazývá transportní fáze. Čím je rychlost proudu větší, tím má řeka větší kapacitu pro přepravu částic (Matsuda 2004). Transport látek je popsán teorií spirálního koloběhu látek (viz Obr. 2). Jednotlivé spirály jsou v průběhu podélného profilu odlišné a vzdálenost mezi nimi udává rychlost recyklace živin v závislosti na rychlosti toku a také udává stupeň zdržení živin v dané

části toku (Lellák & Kubíček 1991). Tyto spirály popisují proudem unášené látky, jejich vstup do sedimentů a organismů, využití těchto látek organismy a po čase i jejich následovné uvolnění do proudu nebo jejich výstup mimo vodní ekosystém nejen ve formě plynů, ale i organismů (Ambrožová 2003).



Obr. 1: Spirální koloběh tekoucích vod; S_V – vzdálenost mezi spirálami, S_R – délka obratu látkového cyklu, N_V – transport částic vodou, N_T – transport částic proudem, N_{VD} – sedimentace částic, N_{DV} – opětovné uvolnění částic do proudu, N_D – přesun částic v sedimentu

Částice či organismy se podle velikosti, hmotnosti a prostoru, ve kterém se vyskytují a jim jsou unášené, dělí na plaveniny (volně plovoucí proudem, kulovitěho tvaru) a na splaveniny (plovoucí po dně, protáhlého tvaru; Ambrožová 2003). V tocích v bezprostřední blízkosti těchto částic a organismů vlivem proudění vody vzniká hraniční vrstva (ang. *boundary layer*). Hraniční vrstva – neboli mezní vrstva vzniká v přední části předmětu, kde rychlost proudění vody klesá. Vlivem tohoto jevu se vytváří morfologické adaptace zde žijících živočichů jako je malá velikost těla a dorzoventrální zploštění. Tloušťka hraniční vrstvy závisí na rychlosti proudění vody. Většinou je 1 mm velká. Tloušťka se snižující se aktuální rychlostí proudění vody a stává se tenčí s přibližující se vzdáleností k povrchu vody. Klidová zóna se nachází až na konci daného předmětu, kde je rychlost vody nulová (Statzner & Holm 1982). V této zóně vznikají vhodné podmínky pro přísun látek a jejich sedimentaci a také pro zakořenění makrofyt (Lellák & Kubíček 1991).

3.3.1 Vliv proudění na strukturu a složení minerálního substrátu

Směrem po proudu se velikost částic zrn minerálního substrátu zmenšuje a rychlost proudu vody klesá se zmenšující se velikostí zrn tohoto substrátu (Allan 2007). Velikost, struktura a pórovitost patří mezi základní charakteristiky minerálního substrátu. Allan (2007) tento substrát rozdělil podle velikosti zrn na valouny (větší než 256 mm), velké kameny (128 – 256 mm), malé kameny (64 – 128 mm), štěrk (2 – 64 mm), písek (0,0625 – 2 mm) a bahno (menší 0,0625 mm). Stejně jako proudění i minerální substrát má významný vliv na distribuci zoobentosu a vytváří četné struktury na dně toků, které způsobují retenci organického materiálu (Rempel et al. 2000). Bourassa a Morin (1995) prokázali, že celková hustota makrozoobentosu se zvyšuje od jemných částic po hrubý štěrk. Větší denzita zoobentosu ve větších zrnech minerálního substrátu je především proto, že větší zrna minerálního substrátu jsou více stabilní v tekoucích vodách než menší zrna minerálního substrátu (Jowett 2003). Na dně tůň často dominují jemné částice (písek, bahno a jíl; Pastuchová et al. 2008), které nejsou natolik stabilní, aby zajistily odpovídající prostředí pro zoobentos (Brown & Brussock 1991). Jemné částice vyplňují volná místa na dnech tekoucích vod (Kefford et al. 2010). Weatherhead a James (2001) prokázali, že v jemnějším substrátu se často vyskytují máloštětinatci, pakomárovití, mlži a plži. Konkrétní preference jednotlivých druhů bezobratlých uvedla např. Dumnicka (2007). Zjistila, že písčový substrát upřednostňují máloštětinatci podčeledi Naidinae, zatímco pro zástupce podčeledi Tubificinae (*Limnodrilus udekemianus* a *Tubifex tubifex*) je typický bahnitý substrát. Písčité substráty je obecně druhově a početně nejchudší (Lellák & Kubíček 1991). Kamenné substráty se vyskytují v rychle tekoucích vodách (Pastuchová et al. 2008). Mezi kameny se často vyskytují velké prostory, kudy vede proud, který ovlivňuje výskyt organismů v tomto prostředí (Ambrožová 2003). Cattaneo et al. (2004) uvádí, že makrozoobentos obývající tento substrát se chrání před nízkou hladinou vod zahrabáním se do toho substrátu. Zoobentos rozdílně preferuje kamenitý substrát podle velikosti. Například Korte (2010) zjistil, že druhy z Himalájského potoka chrostíci (*Uenoa* sp., Brachycentridae), jepice (*Cincticostella* sp.) se převážně vyskytují na velkých kamenech a jepice (*Epeorus* sp., *Drunella* sp., *Rhithrogena* sp.) se nejčastěji vyskytují na oblázcích. Lellák a Kubíček (1991) uvedli, že na svrchní části kamenů se vyskytují nejčastěji jepice (*Baetis*), chrostíci (*Brachycentrus*, *Silo*), pakomáři, přísalka (*Blepharicera*), plži (*Ancylus*, *Lymnaea*). Spodní části obývají ploštěnky, pijavice a korýši (*Gammarus fossarum*, *Gammarus roeseli*), jepice (*Epeorus*, *Ephemerella*, *Ecdyonorus*). Nejen velikost minerálního substrátu ovlivňuje distribuci zoobentosu v tekoucích vodách, ale i jeho povrch. Casey & Clifford (1989)

uvedli, že mladí jedinci vodního hmyzu se častěji vyskytují na minerálním substrátu s hrubým povrchem. Tento hrubý povrch poskytuje mladým jedincům hmyzu ochranu proti spláchnutím proudem.

3.3.2 Proudnice a tůně

Proudění působí odlišně v úsecích vodního toku, které se dělí do dvou skupin: fluviatilní část s pomalu tekoucím proudem, klidnou hladinou vody, jemnějším substrátem (písek) a mírnějším sklonem (pools - tůně), a torrentilní část s rychle tekoucím, turbulentním proudem, hrubším substrátem (štěrk, skály apod) a strmějším sklonem (riffles - proudnice) (Brown & Brussock 1991; Jowett 1993; Fjellheim 1996). Tyto střídající se úseky jsou nejvýrazněji zastoupeny ve středním toku (Carter & Fend 2001). Tůně s listovým opadem a tůně vzniklé překážkou v toku řeky (*debris dam pools*) vytvářejí z hlediska vodní biodiverzity nejlepší habitat (Angradi 1996). Pasivní posun makrozoobentosu je v tůních na rozdíl od proudnic možný jen na kratší vzdálenosti (Kefford et al. 2010). Příčinou výskytu početného makrozoobentosu v tůních je jeho zavlčení z předchozího stanoviště – proudnice (Brown & Brussock 1991). Bezobratlí zde bývají často vystaveni větší predaci ze strany ryb než v proudnicích, a to zejména díky tomu, že v tůních je daleko méně úkrytů z nedostatku štěrkových substrátů (Brown & Brussock 1991). Proudnice a tůně poskytují různá stanoviště makrozoobentosu a každý autor uvádí rozdílné preference. Logan & Brooker (1983) uvádí, že celková denzita makrozoobentosu je většinou stejná jak v proudnici, tak i v tůni. Pouze několik málo druhů makrozoobentosu vykazuje preference jen pro jedno stanoviště. Např. pro tůně jsou typičtí klešťankovití (*Corixa*), naopak hustota jepic (Baetidae) a dvoukřídlých je vyšší v proudnicích než v tůních. Stejně tak pošvatky dávají přednost proudnicím před tůněmi. Vyskytují se i různé preference podle charakteru proudnice (rychlosti proudu, hloubka toku či typ substrátu). Některé taxony preferují střední až vyšší rychlost proudu bez ohledu na hloubku, jiné zase nízkou hladinu či vyšší rychlost proudu (Kobayashi & Kagaya 2009; Angradi 1996). Určitý vztah k hloubce byl zaznamenán u muchniček (*Simulium* sp.) v řece Shelligan Burn a muchniček (*Simulium* sp.) a jepic (*Rhithrogena semicolorata*) v řece Almond. V proudnicích se aktuální rychlost proudění zvyšuje se zvětšující se hloubkou, proto je zde zaznamenána větší denzita muchniček. Muchničky patří ke skupině filtrátorů, kteří se charakteristicky vyskytují v tocích s rychlým prouděním vody. Larvy *Rhithrogeny semicolorata* jsou známy tím, že migrují do větších hloubek před proměnou v subimago (Egglisshaw 1996). *Rhithrogena* má speciální přísavku na břišní straně. Přísavka snižuje riziko

jejího stržení do volného prostoru při případné erozi dna. Druhy zoobentosu jsou nejrozmanitější v 0.2 až 0.5 m (Rempel et al. 2000). Preference pro tůň nebo proudnice se také liší u aktivních a pasivních filtrátorů. Aktivní filtrátoři (např. jepice Ephemeridae) se vyskytují v pomalém proudu s nízkou turbulencí, např. při břehu nebo při různých překážkách ve vodě, zatímco pasivní filtrátoři (např. Hydropsychidae) dávají přednost stanovišti s rychlým proudem a jsou schopni odolat turbulentnímu proudění například v peřejích atd. (Pastuchová, et al. 2008). Jinou možností, která ovlivňuje početnost bezobratlých v proudnicích a tůňích je roční období. Podle Egglisshaw et al. (1969) je na jaře vyšší početnost jepic (*Ecdyonorus*) v tůňích a na podzim jejich vyšší četnost v proudnici. Armitage (1976) tento náález nepotvrdil, avšak zaznamenal značné rozdíly v distribuci velikostních tříd jepic v proudnici a v tůni: větší nymfy (*Baetis rhodani*, *B. scambus* a *Caenis rivulorum*) byly hojnější v tůňích, zatímco menší nymfy byly hojnější v proudnicích. Menší a pružné druhy zoobentosu jsou běžně zastoupeny ve stresovém prostředí, jako jsou proudnice. Musí být však tomuto prostředí značně přizpůsobené viz. Kapitola 6.2. Větší druhy zoobentosu se běžně vyskytují v pomalu tekoucích vodách a zejména v jemném sedimentu, do kterého se zahrabávají a vyhledávají FPOM či CPOM (Lamouroux et al. 2004).

4 Organický materiál v tocích

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

4.1 Původ organického materiálu

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

alochtonního organického materiálu, protože ve vodě vzniká autochtonní organický materiál (Vannote et al. 1980).

4.2 Rozdělení organického materiálu

Význam organického materiálu ve vodním ekosystému závisí na jeho velikosti. Organický materiál menší než 1 mm (FPOM – jemný organický materiál) slouží jako potrava pro makrozoobentos. Větší organický materiál (CPOM – hrubý organický materiál např. stonky rostlin, ponořené dřevo) slouží makrozoobentosu spíše jako podklad, než jako potrava (Allan 1995). Do toku se dostává z okolního prostředí jako opad vegetace a vytváří (POM) částice organického materiálu, z kterého vyluhováním může vzniknout rozpuštěný organický materiál (DOM; Six et al. 2002). Ten se do toku může také dostávat z podzemních vod nebo jinými přítoky povodí. Rozklad POM se liší mezi malými a velkými částicemi. Čím menší částice, tím rychlejší rozklad. Proto zde platí, že FPOM se rozkládá rychleji, než CPOM. Hlavním důvodem je velikost a také množství ligninu, který se vyskytuje v menším množství v FPOM. Přítomnost ligninu v organickém materiálu značně zhoršuje schopnost zoobentosu jej zpracovat (Tank et al. 2010). Množství bentického organického materiálu je nejvyšší v tekoucích vodách s nějakou překážkou, kde převládají hrubé částice organického materiálu (tzv. angl. *debris dam pools*). Podle velikosti částic organického materiálu lze usoudit, v jaké části toku se vyskytují. Obecně platí, že hrubé částice organického materiálu jsou častější v peřejích a v *plunge pools* (místa se stojatou vodou, např. voda pod vodopády), zatímco jemné organické částice se hromadí v oblastech s malým proudem a sklonem (Sand-Jensen 2003).

4.3 Funkce POM

Prostředí s organickým materiálem poskytuje pro makrozoobentos v tekoucích vodách potravu (Scealy et al. 2006) a je pro něj hlavním zdrojem energie (Hax & Golladay 1993). Na povrchu organického materiálu se často vyskytují mikrobiálními biofilmy (tenká vrstva mikroorganismů – bakterií, hub, řas a mikrometazoí) (Lock et al. 1984), které zlepšují nutriční kvalitu organického materiálu jako potravního zdroje bezobratlých konzumentů (Brown et al. 2003). Například extracelulární polysacharidy z bakterií představují značný zdroj živin pro muchničky (Tank et al. 2010). Rabeni & Minshall (1977) dospěli k závěru, že přítomnost organického materiálu je hlavním faktorem, který ovlivňuje distribuci zoobentosu. Kvalita organického materiálu z terestrické vegetace se snižuje s vysokou koncentrací CO₂

v atmosféře. Terestrické vegetaci rostoucí pod zvýšeným CO₂, která následně působí jako organický materiál v tekoucích vodách, se zvyšuje poměr C:N, množství fenolů a ligninu. Tyto vysoké hodnoty komplikují mikrobiální biomase rozklad organického materiálu. (Tank et al. 2010). Na hustotu a složení makrozoobentosu má vliv i sezónní dynamika organického materiálu (Grac et al. 2004). Na jaře dominuje FPOM a na podzim CPOM (Tank et al. 2010). Obecně platí, že čím více organického materiálu je na stanovišti k dispozici, tím větší je hustota makrozoobentosu (Rice et al. 2001). Weatherhead & James (2001) uvedli, že množství organického materiálu je důležité pro máloštětinatce a chrostíky. Za klíčový zdroj energie a živin pro zoobentos je považován převážně detritus (Wen, et al. 2010). Tento detritus se může dělit na zásobní a amorfní. Zásobní detritus se nachází v hlavním toku řeky a vytváří bohatý zdroj C. Amorfní detritus neboli transportní OM se nachází především v dolních tocích (Rosi-Marshall & Wallace 2002). Rabeni & Minshall (1977) dospěli k závěru, že detritus je hlavním faktorem, který ovlivňuje distribuci zoobentosu. V tekoucích vodách bývá detritus zachycován mezi kameny, na trsech mechů a řasách pokrývajících povrch kamenů (Egglisshaw 1969). Biomasa detritu je důležitá pro většinu skupin zoobentosu, jako jsou například pošvatky (*Leuctra inermis*, *Aphinemura sulcicollis*, *Isoperla gramatica*) a jepice (*Baetis rhodani*) v řece Shelligan Burn (Weatherhead & James 2001). Detritus zde působí jako hlavní faktor, který způsobuje zvýšenou distribuci zoobentosu těchto druhů. Distribuce jepic (*Rhitrogena semicolorata*, *Caenis rivulorum*), brouků (*Esolus parallelopipedus*, *Elmis maugeri*) a dvoukřídlých - březnic (*Clinocera* sp.) se taktéž výrazně zvyšovala v přítomnosti detritu (Egglisshaw 1996). Nejen detritus, ale i dřevo způsobuje vysokou hustotu zoobentosu a mikroorganismů (Hax & Golladay 1993; Reid et al. 2010). Dřevo a biofilm na dřevě (epixylon) představuje určitý zdroj potravy pro zoobentos, především v tocích, kde je listový opad vzácný. Tento zdroj jako potrava je závislý na stupni rozkladu a typu dřeva. Jako přímý zdroj potravy je využíván pouze zřídka. Zoobentos konzumuje ze dřeva především jeho biofilm. Epixylon je některými skupinami zoobentosu zpracováván efektivněji než biofilm listů, například pošvatkami. Celkově je zpracování organického materiálu druhově specifické pro zoobentos. Dřevo má i jiné funkce než jako potrava. Slouží jako vhodná struktura k retenci organického materiálu. Poskytuje značné množství refugií, vzhledem ke své stabilitě a pomalému rozkladnému procesu. S přítomností biofilmů je považován za bohatý zdroj C ve vodním ekosystému (Tank et al. 2010).

5 Submerzní vegetace - makrofyta

Submerzní vegetace jsou vodní rostliny zcela ponořené pod vodní hladinou. Jako emerzní vodní rostliny, jejichž některé části se nachází nad vodní hladinou. Mnoho vodních druhů fylogeneticky pochází ze suchozemských rostlin, které se později přizpůsobily k životu ve vodě. V tekoucí vodě má rychlost proudu významný vliv na druhovou rozmanitost makrofyt. Distribuce makrofyt je ovlivňována fyzikálními a chemickými vlastnostmi toku (Penuelas & Sabater 1987), čili částečně závisí na vodním driftu, kterým se rozptylují semena či fragmenty rostlin a také na endozoochorii (šíření semen trávícím traktem živočichů), především vodních ptáků.

Vodní rostliny jsou odlišné od suchozemských rostlin svou stavbou. Obvykle jsou špatně lignifikovány, protože voda chrání rostliny před gravitačním stresem. Obsahují speciální vzdušné pletivo zvané aerenchym, které slouží k provzdušňování kořene. Povrch listů je velký a má tenkou kutikulu, která zvyšuje kontakt s vodou a vázaným uhlíkem (Bornette & Puijalon 2009). Mezi submerzní vegetaci se často řadí cévnaté rostliny, mechorosty, lišejníky a řasy.

5.1 Vodní mechorosty

Vodní mechorosty jsou běžnou, ale často přehlíženou součástí vodního ekosystému. Pro svůj zdárný růst vyžadují velký a stabilní substrát přírodního nebo umělého původu (Biggs 1996), protože mají nízkou schopnost opětovné kolonizace po jeho narušení proudem (Englund 1991). Mechy tak v přírodě vytvářejí nerovnoměrná společenstva a přispívají k různorodosti podkladů (Brusven et al. 1990). Vytvářejí vhodný substrát pro perifyton a zoobentos (Englund 1991). V tekoucích vodách se vyskytují ve třech různých růstových formách a hustotách. Nejcharakterističtější forma je ta, kde se mech objevuje jako samostatný, mírně rozložený trs s dlouhými, volně plovoucími vláknitými „ocásky“. Druhá forma je v toku zastoupena jako hustý „koberec“ s mnoha složenými shluky. Třetí forma se vyskytuje v mělkých peřejích, kde jsou kratší mechová vlákna a substrát je nestabilní (Brusven et al. 1990). Podle množství zachyceného OM a velikosti povrchu mechu můžeme poznat o jak zhruba starý mech se jedná. Johnson (1978) zjistil, že na mladých výhoncích se nacházejí pouze rozsivky a bakterie. Starší části mechu mají větší povrch, díky kterému obsahují větší množství zachyceného OM (Englund 1991). Významným vodním mechem je pramenička (*Fontinalis* spp.). Zejména pak pramenička obecná (*Fontinalis antipyretica*), která netoleruje pohyb

substrátu a proměnlivou hladinu vody (Englund 1991). Vyskytuje se v místech, která jsou ponořena pod vodní hladinou po většinu vegetačního období, ale zároveň jsou dosti mělká pro produkci archegonií (Glime 1984). *Fontinalis* spp. převažuje zejména v lesních tocích (Johnson 1978).

5.2 Význam submerzní vegetace v tocích

Submerzní vegetace nepřímo ovlivňuje vodní ekosystém. Prostřednictvím fotosyntézy dodává rozpuštěný kyslík do vody, její listy a kořeny chrání proti erozi a také absorbují živiny, které mohou být znečišťujícími látkami vodních toků (Ohrel & Register 2006). Např. vodní mechorosty jsou charakterizovány jako významný faktor ovlivňující prostředí toku, t.j. primární produkci, redukcí rychlosti toku, filtrací a retencí detritu (Gregg & Rose 1982). Jejich pletivo obsahuje především C, N a P. Tyto látky jsou důležité pro růst rostlin (Sand-Jensen 1998). Každý druh submerzní vegetace má odlišný průměrný obsah živin. Například šípatka střelolistá má vyšší průměrný obsah živin než rdest hřebenitý (Schulz 2003). Vodní rostliny jsou schopny zachycovat N a P podél toku i ve velmi nízkých koncentracích. Vodní rostliny jsou schopny tento zachycený anorganický N a P přetransformovat na organický N a P a poté je opět uvolnit v rozpustné formě nebo ve formě částecek do vodního sloupce. Vysoké množství OM, N, a P se nachází především na povrchu daného sedimentu nebo uvnitř rostlin například hvězdoše (*Callitriche cophocarpa*) a vodního moru (*Elodea canadensis*). Obsah těchto látek se zvyšuje se zjemňujícím se sedimentem (Sand-Jensen 1998). Zachycování a retence těchto živin je ovlivňována 5-ti faktory. Růstová forma vodních rostlin, především jejich povrch a tloušťka. Pokud rostliny rostou v oblastech se sezónními změnami, tak jejich značný růst je především v létě, kdy je dostatek světla. Dále umístění živin uvnitř vodních rostlin a jejich přemísťování. Živiny se mohou nacházet extracelulárně jako zachycené částecčky nebo vázané v jejich stěně na specializovaných místech a intercelulární rozpustné nebo nerozpustné. Nedílnou součástí této skupiny je zdroj těchto živin, jako je substrát, vodní sloupec, atmosféra a také samostatné vodní rostliny. Poslední 5-tý faktor tvoří rychlost proudu (Bowden et al. 1990). Nejen vodní mechorosty, ale i perifyton a ostatní makrofyta mění rychlost proudění vody v tocích a ovlivňují pohyb rozpuštěných látek. Perifyton poskytuje daleko lepší útlum rychlosti proudění vody než makrofyta. Hodnota snížené rychlosti proudění vody prostřednictvím perifytonu je většinou stejná ve srovnání s hodnotou snížené rychlosti proudění vody prostřednictvím makrofyt, kde tato hodnota může být odlišná. Pravděpodobně vlivem odlišné morfologické stavby makrofyt a hustoty populací

makrofyt i perifytonu (Dodds & Biggs 2002). Tok vlivem snížené rychlosti proudění vody mění své prostředí na prostorově heterogenní (Sand-Jensen 1998). Podle Bowden et al. (1990) je perifyton daleko významnějším primárním producentem než vodní mechorosty a tvoří velice důležitý zdroj uhlíkového koloběhu.

Makrofyta často tvoří v klidných nížinných tocích monokultury. V hloubce, kde se vyskytují shluky, neboli masa makrofyt, tak rychlost proudění obecně klesá. Výrazné snížení rychlosti proudění poskytují druhy makrofyt, které mají listy s velkou listovou plochou. Daleko menší efekt poskytují druhy s hydrodynamickými páskovitými listy (Sand-Jensen & Mebus 1996). V důsledku tohoto procesu musí být snížená rychlost toku taková, aby nedocházelo k přebytečnému úniku uhlíku, akumulaci kyslíku a také aby byla optimální pro fotosyntézu a růst rostlin. V důsledku zvětšené rychlosti proudění vody dochází k útlumu fotosyntézy. Již rychlost proudění vody nad $1 \text{ cm}^{\text{s}^{-1}}$ způsobuje rostlinám ztrátu schopnosti fotosyntetizovat. Pokles fotosyntézy je způsoben především kvůli zvětšenému smykovému napětí. Rostliny se v tomto prostředí snadno unaví a lépe respirují, než fotosyntetizují. Rychlost proudění vody určuje mozaiku jejich pozice v toku, zároveň přispívá k tvorbě různých typů substrátů (Sand-Jensen & Mebus 1996). Podle stavby rostliny můžeme rozeznat, v jak rychlém proudění vody se vyskytují. Ty, které mají méně vyvinutý kořenový systém a keřový vzhled se vyskytují v pomalých proudech s FPOM (rychlost proudění vody $< 30 \text{ cm}^{\text{s}^{-1}}$). V tocích s rychlým prouděním vody ($> 60 \text{ cm}^{\text{s}^{-1}}$) a CPOM se vyskytují rostliny s dlouhými páskovitými listy. Nicméně vodní rostliny mají vysoce pružnou stavbu a jsou schopné se danému proudění vody přizpůsobit. V prostředí makrofyt při snížené rychlosti dochází k usazování jemného transportovaného sedimentu neboli sedimentaci (Sand-Jensen 1998). V tomto prostředí makrofyt se snižuje smykové napětí, které má významný vliv na ukládání OM (Schulz et al. 2003). Sand-Jensen (1998) zjistil, že druhy s větší listovou plochou, jako je např. *Callitriche cophocarpa*, *Eloдея canadensis*, zachycují větší množství sedimentu, který je bohatý na FPOM. Naopak zevar jednoduchý (*Sparganium emersum*) díky své stavbě listu (hydrodynamické páskovité listy) pouze nepodstatně ovlivňuje tok a sediment. Sedimentace nepříznivě ovlivňuje početnost a distribuci zoobentosu. Zejména proto, že dochází ke snížení chutnosti perifytonu a tedy i k omezení dostupnosti potravy, ke snížené schopnosti opětovného zachycení driftujícího zoobentosu, k jeho udušení a k zasypání původních stanovišť zoobentosu (Jowett 2003). Rostliny díky svému povrchu vytváří vhodný substrát např. pro rozsivky (Gregg & Rose 1982).

5.3 Význam submerzní vegetace pro zoobentos

Submerzní vegetace působí příznivě na distribuci zoobentosu. Specifické taxony zoobentosu mohou mít vztah jak s jednotlivými druhy rostlin, tak s celou skupinou podobných druhů rostlin (Rooke 1984). Tyto vztahy jsou ve sladkovodních ekosystémech četné a rozmanité a zahrnují i přímé použití rostlin jako potravy (Gregg & Rose 1982). Chutnost těchto vodních rostlin je u některých druhů zoobentosu snižována díky přítomnosti fenolických látek. Tyto látky se nachází i v mechu *F. antypiretica*, kde je výskyt těchto látek spojen se stresem rostliny (Bowden et al. 1990). Za hlavní zdroj potravy v horních tocích se považuje detritus až po toky V. řádu. V V. - VI. řádech převažují řasy jako hlavní zdroj potravy. Určitou výjimku tvoří řasy, zatím není známo do jaké míry je zoobentos schopen je trávit. Jako potravu je možné je využít až když uhynou a rozloží se. Je velice pravděpodobné, že mnoha druhům zoobentosu slouží zejména jako stanoviště (Egglishaw 1969). Za další vodní rostliny slouží jako úkryt před vodní turbulencí a dravci (Maurer & Brusven 1983), poskytují místo pro kladení vajíček (Berg 1950) a zdroj respiračního kyslíku (Berg 1949). Submerzní vegetace celkově zlepšuje kvalitu vody v tocích pro zoobentos (Thiebaut & Muller 2003) tím, že filtruje jemné částice organické hmoty, snižuje rychlost proudu a způsobuje usazování hrubých částic organické hmoty (Gregg & Rose 1982; Linhart et al. 2002a; Linhart et al. 2002b).

Rooke (1984), zjistil, že mnoho bezobratlých, kteří obývají mechorosty a makrofyta, je využívají především jako stanoviště, protože zvyšují strukturální složitost substrátu, snižují rychlost proudění vody, hromadí detritus (Bowden et al. 1999) a filtrují pevné částice organických látek z vody (Maurer & Brusven 1983). Takto vhodné stanoviště poskytuje mnoho místa pro vybudování lapacích sítí (Jacobsen 1993) a tím zvyšují početnost zejména sběračů a filtrátorů. V těchto vodách se pak zvyšuje i početnost dravých ryb, neboť zoobentos je pro ně důležitým zdrojem potravy (Brusven et al. 1990). V tocích s velkým sklonem, kde rychlost proudění vody je vysoká, vytváří makrofyta vhodné stanoviště pro zoobentos vyskytující se především v klidných tocích. Do této skupiny zoobentosu patří například máloštětinatci a někteří měkkýši (Doggs & Biggs 2002). Sullivan, et al. (2004) zjistili, že bentická společenstva zahrnující Ephemeroptera, Plecoptera a Trichoptera významně korelují s více stabilními stanovišti, která vykazují lepší geomorfologické stavy a lepší kvalitu stanoviště. Maurer & Brusven (1983) zjistili, že vyšší početnost makrozoobentosu se vyskytuje na mechorostech, než na minerálním substrátu. Taktéž Brusven et al. (1990) dokázali, že průměrná druhová bohatost je nejvyšší v mechorostech, což může být způsobeno

větším výskytem perifytonu na mechorostech (Bowden et al. 1999; Cattaneo, et al., 2004). Celková hustota zoobentosu v prostředí s mechem je obvykle 10 až 100 × vyšší než celková hustota na obnažených substrátech (Percival & Whitehead 1929). Jacobsen (1993) naopak zjistil, že chrostíci (*Hydropsyche pellucidula*, *H. siltalai*, *Polycentropus flavomaculatus*, *Neureclipsis bimaculata*), pakomáři (*Cricotopus* sp. a *Thienemannimyia* sp.) a jepice (*Leptophlebia marginata*) ve finských řekách upřednostňují na mechu jeho apikální části, protože je zde silný proud, který jim umožňuje a usnadňuje přesun prostřednictvím driftu na jiná stanoviště. Podle Lindegaard & Thorup (1975) se ve spodní části mechu vyskytují například máloštětinatci (*Eiseniella tetraedra*), pošvatky (*Leuctra hippopus*), bahnomilky (*Pedicia rivosa*, *Dicranota* spp.) a pakomáři (*Macropelopia notata*, *Trissopelopia longima*). Hoover & Richardson (2010) dokázali, že na mechu se častěji vyskytují muchničky a blešivci. Vuori et al. (1999) zase zjistili, že na mechu se nejčastěji vyskytují chrostíci, pakomáři a jepice. Cattaneo et al. (2004) pozorovali pozitivní vztah s mechem u brouků (*Promoresia*), chrostíků (*Hydroptila*) a hlístic.

5.4 Význam submerzní vegetace pro retenci POM

Retence POM je důležitá pro různé procesy, které působí v proudu. Transport a retence DOM a minerálních zrn se mezi sebou liší. Retence DOM, například P je závislá především na délce, výšce a celkové hustotě rostlin, neboť tyto látky jsou transportované v rozpustné formě. Proto dlouhá, vysoká rostlina či vysoká hustota rostlin působí velice efektivně pro retenci těchto látek (Sand-Jensen 1998). Hovarth (2004) zjistil, že makrofyta působí jako hlavní faktor způsobující retenci POM, což bylo potvrzeno velkou mírou kouskovačů nalezených na podkladu přilehlých k (vedle) rostlině (Vuori, et al., 1999). Hovarth (2004) tento jev uvedl na pokusu: CPOM byl transportován proudem a následně byl zadržen v prostředí s makrofyty, poté co makrofyta byla z toku odstraněna CPOM byl transportována dále po proudu. Vedle makrofyt jsou i jiné struktury, které způsobují retenci. Například *debris dams*, kousky dřeva, okraje koryta toku (Ehrman & Lamberti 1992), skála, balvany (Webster et al. 1994). *Debris dam* tvořený ze dřeva je v tocích nižších řádů hlavním činitelem způsobující retenci (Hovarth 2004), zejména retenci CPOM (Speaker et al. 1984). Dalším důležitým efektem *debris dam* je zvětšování šířky koryta. Faktory ovlivňující retenci jsou: bouře, hloubka vody, velikost toku a množství přítomných retenčních struktur. Webster et al. (1994) zjistili, že retence je vyšší v menších a v mělčích tocích. CPOM jsou lépe zachytávány a uchovávány a proto transport

CPOM probíhá pouze na krátké vzdálenosti (Webster et al. 1994; Hovarth 2004). Zachytávání POM je efektivnější v proudnicích, které vytváří hrubý substrát s různými překážkami. Na druhé straně tůň také vytváří efektivní struktury pro zachytávání POM. Vzhledem k pomalému proudění vody dochází k ukládání listového opadu a případně tak k dalšímu náhodnému zachytávání POM tímto listovým opadem. POM je s největší mírou zachytáván v dolních tocích, kde je rychlost proudění vody snižována a proudění vody téměř stálé. Největší množství zachyceného POM bývá obvykle od května do září. Tohle období představuje růstové období vegetace (Schulz 2003). Účinnost retence se zvyšuje s rostoucí složitostí a hrubostí daného substrátu. Koetsier & McArthur (2000) uvedli, že vyšší hustota rostlinné populace způsobuje lepší retenci CPOM, než nižší hustota rostlinné populace. Tento pozitivní efekt na retenci CPOM způsobuje nadměrné hromadění CPOM, které má za následek zvýšení hydrodynamického tlaku. Zvýšený hydrodynamický tlak způsobuje vodním rostlinám ohyb. Při ohybu vodních rostlin dochází k znovu rozpuštění CPOM a tak k opětovnému navrácení vodních rostlin do své původní polohy. Po retenci se POM stává dostupným pro vodní organismy. Například je důležitá pro kouskovače, kteří spotřebovávají CPOM až když je usazen v bentické části (Hovarth 2004). Retence představuje vstup a skladování potravy pro vodní biotu (Speaker et al. 1984).

6 Zoobentos – společenstvo dna

Vodní živočichové a rostliny obývající dna vod jsou definovány pojmem bentos. Tento bentos se dělí na fyto-bentos (rostlinné organismy) a zoobentos (živočichové). Sladkovodní bentické druhy se vyvíjely z mnoha kmenů po milióny let a dnes představují rozmanitou a bohatou faunu vodního ekosystému. Zoobentos rozdělujeme podle velikosti na makrozoobentos, který je větší než 1 mm. Meiobentos, který představuje bentická Metazoa a je velký od 30-60 μm do 0,5-1 mm (podle různých autorů) a mikro-bentos, který představuje organismy menší. Makrozoobentos ovlivňuje růst perifytou a zároveň udržuje nízkou hladinu jeho biomasy (Jowett 2003). Makrozoobentos také ovlivňuje koloběh živin, tím, že zpracovává či mechanicky uvolňuje detritus ze substrátu. Tento detritus se pak stává dostupným pro bakterie neboli destruenty, kteří ho zpracovávají na minerální látky. Tyto minerální látky pak dále putují tekoucími vodami a jsou využívány v kořenové výživě rostlin (makrofyta) a řas ke zvýšení primární produkce (Wallace & Webster 1996). Lamoroux et al. (2004) uvedli,

že vlastnosti zoobentosu, včetně maximální velikosti, tvaru těla, krmení, rozmnožování, délky života a způsobu připevnění k podkladu významně koreluje s vlastnostmi stanoviště

6.1 Rozdělení

Zoobentos v tekoucích vodách využívá různé typy potravy a proto se podle typu přijímané potravy dělí na detritivory (konzumují neživý organický materiál), karnivory (konzumují živé živočišné tkáně) a herbivory (konzumují cévnaté rostliny a pletiva řas; Williams & Feltmate 1992). Podle teorie říčního kontinua se zoobentos v podélném profilu toku dělí do několika funkčních skupin, které zahrnují drtiče (shredders), sběrače (collectors, gatherers), seškrabávače (scrapers) a predátory (predators) (Cummins 1974). Je možné do těchto skupin zařadit zoobentos, který spotřebovává kousky detritu. Tato skupina se nazývá detritus feeders nebo také deposit feeders (Ambrožová 2003).

Společenstva obývající dna tekoucích vod lze rozdělit také podle charakteru substrátu, který osídlují na lithoreofilní (kamení), psammoreofilní (písek), pelloreofilní (bahno), fytoeofilní (rostliny), atd. (Lellák & Kubiček 1991). Také je lze rozdělit podle ve vodě převládajícího životního cyklu na faunu temporální a permanentní. Fauna temporální neboli dočasná prodělává jen část svého životního cyklu ve vodním prostředí, patří sem např. larvální stádia pakomárů, chrostíků, jepic, pošvatek, vážek a dalších. Permanentní fauna neboli trvalá prodělává svůj celý životní cyklus ve vodním prostředí a patří sem např. měkkýši, pijavky, máloštětinatci.

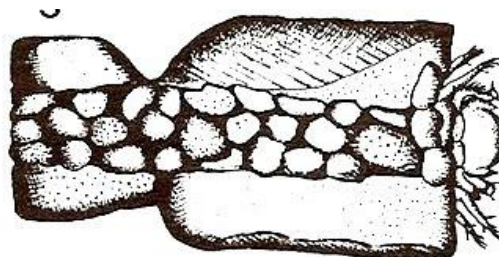
6.2 Adaptace zoobentosu na proudění vody

Většina vodních bezobratlých je k životu v tekoucích vodách přizpůsobena četnými morfologickými, fyziologickými, behaviorálními a potravními adaptacemi (Lellák & Kubiček 1991; Allan & Castillo 2007). Především živočichové žijící v rychle tekoucích vodách musí mít funkční adaptace, aby se udrželi v tomto prostředí. Zoobentos je v těchto vodách vystaven menší predaci ze strany ryb a dravých skupin zoobentosu (Hoover & Richardson 2010). Optimální rychlost proudění vody, ve které se zoobentos vyskytuje a kterou zoobentos snáší, je různá podle druhů. Například $50-120 \text{ cm}\cdot\text{s}^{-1}$ je optimální rychlost proudění vody pro muchničky (*Simulium ornatum*). Obecnými morfologickými adaptacemi jsou malá velikost těla a dorzoventrální zploštění těla (*Ecdyonorus*), které způsobuje snížené tření proudu o tělo

(Statzner & Holm 1982), a tak zoobentos může žít na povrchu substrátu, aniž by byl stržen proudem. Významná je i hydrodynamická stavba těla (Baetidae), která umožňuje snadný pohyb ve velkém proudu. Laterální zploštění těla například blešivců slouží k prolézání substrátu. Pro udržení v proudu slouží různé přísavky, viz Obr. 2 (přísalky, pijavice), drápky (proudomilné jepice), háčky (Polycentropidae, Ryacophilidae, pakomáři), přilnavé výrůstky, které se vyskytují na končetinách, hrudních segmentech, zadečkových člácích. Zajímavá je struktura přísavky u *Rhitrogena*, která je složena ze zvětšeného prvního páru žaber a úpravou dalších párů žaber na břišní straně. Přichycení k podkladu slouží také tvorba slizu, která je běžná u ploštěnek a plžů (*Ancylus*, *Lymnea*). Jiná forma přichycení je tvorba svazku byssových vláken u dospělce *Dreissena polymorpha*. Chrostíci si vytváří síťové konstrukce, které slouží nejen pro udržení se v proudu, ale také k zachytávání unášené potravy. Simuliidae, někteří Chironomidae si vytváří hedvábná vlákna (Lellák & Kubíček 1991; Williams & Feltmate 1992). Stavba různých zátěžových kamínků či dřivek, které zvyšují hmotnost těla, je také adaptací pro udržení se proudu viz Obr. 3 (chrostíci - *Anabolia*, *Silo*; Lellák & Kubíček 1991).



Obr. 2: Přísavky na břišní straně přísalky



Obr. 3: Schránka chrostíka (*Silo* sp.)

Významnou adaptací je potravní specializace, kde zoobentos využívá fyzikální vlastnosti proudu, aby získal svou potravu (Wallace & Webster 1996). Například některé jepice, muchničky a chrostíci využívají filtrovací techniky, aby zachytili proudem unášené potravní částice. Existují velmi jednoduché a složitější filtrovací techniky. Mezi jednodušší patří husté pásy štětín, tuhé řasinky, buď na nohách, nebo na ústech (Williams & Feltmate 1992). Tento způsob využívají pasivní filtrátoři, kteří pomocí těchto struktur zachycují a filtrují částičky. Složitější techniku v podobě filtračního aparátu využívají aktivní filtrátoři (Simuliidae) (Riisgard & Larsen 2010).

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

6.3 Vliv proudění vody na potravně funkční specializace zoobentosu

Rychlost proudění a také typ substrátu jsou primárními vlastnostmi životního prostředí zoobentosu (Korte 2010). Vztah mezi zoobentosem a substrátem je již řadu let studován (Jowett et al. 1991). Substrát působí jako hlavní stanoviště a primární útočiště pro bentické bezobratlé (Arunachalam et al. 1991) a ovlivňuje jejich výskyt a distribuci (Korte 2010). Obecně platí, že čím vhodnější substrát, tím větší biologická rozmanitost bezobratlých (Duan et al. 2009). Jakákoli forma nestabilního substrátu snižuje druhovou bohatost a početnost bezobratlých (Beisel et al. 1998). V prostředí s nestabilním substrátem se vyskytují především specializované druhy jepic, pošvatek a chrostíků. Nevhodnost tohoto substrátu je způsobena především vysokým hydraulickým stresem, vůči kterému musí tyto živočichové vynaložit vysoké množství energie, aby se v tomto prostředí udrželi. Vytváří tak struktury přizpůsobující se vysokému hydraulickému stresu viz. 6.2, nebo struktury, které jim umožňují se zahrabat. Jako poslední možností, jak odolat tomuto stresu je přesunout se na okraj říčních koryt, kde je hydraulický stres nejnižší. Oproti výše zmíněnému nestabilnímu prostředí, je prostředí se stabilním substrátem osídlováno například máloštětinatci a koryšši. Tato vysoká stabilita substrátu se vyskytuje především v homogenním prostředí. Vlivem vysoké stability substrátu dochází k vytváření vysokého množství refugií (Rempel et al. 2000; Reid et al.

2010). Na druhé straně heterogenní prostředí působí velice efektivně na distribuci a rozmanitost zoobentosu vlivem přítomnosti různých typů stanovišť s rozdílným sedimentem a rostlinnou vegetací (Sand-Jensen 1998). Homogenní prostředí se nachází především v dolních tocích a naopak v horních tocích se nachází heterogenní prostředí. Homogenní prostředí mohou osídlovat i některé druhy chrostíků, které mají nízké nároky na prostředí, ve kterém žijí (Reid et al. 2010). Mnohdy je složité odlišit, zda distribuci zoobentosu ovlivňuje především rychlost proudění vody nebo typ substrátu. Některé druhy zoobentosu se vyskytují na obou faktorech zároveň.

Proudění vody patří mezi fyzikální vlastnosti, které se mění v podélném profilu toku od pramene k ústí. Stejná rychlost proudění vody může působit na organismy tekoucích vod rozdílně vlivem rozdílné hloubky vody a charakteru dna toku (Statzner et al. 1988). Ovlivňuje rozmanitost a strukturu společenstev zoobentosu v podélném profilu toku. Podle Vannote et al. (1980) jsou říční společenstva uspořádána tak, aby byla co nejlépe přizpůsobena dané části toku a nedocházelo k přebytkům ztrátám energie. Společenstva vytváří specifické potravní strategie, které těmto ztrátám zabráňují a umožňují co nejefektivnější využití organického materiálu podél toku. Tento systém uspořádání se nazývá koncepce říční návaznosti. Speciální morfologicko – behaviorální přizpůsobení organismů v tekoucích vodách odráží typ a umístění zdrojů potravy v závislosti na velikosti toku (viz řady toků). Tento typ zdroje potravy je ovlivňován prouděním, poněvadž čím je rychlost proudu větší, tím je menší šance na uchycení organického materiálu a jeho následného zpracování z CPOM na FPOM. Zoobentos je k těmto zdrojům potravy a způsobu zpracování potravně a funkčně specializován. Početnost a dominance těchto potravně a funkčně specializovaných druhů je závislá na typu organického materiálu v podélném profilu toku a na stabilitě vodního ekosystému (Cummins et al. 2005). Všeobecně nejpočetnější je skupina sběračů (Rempel et al. 2000). Barquín & Russell (2004) uvedli, že taxony bezobratlých (kromě hmyzu) neboli permanentní fauna se vyskytují ve stejném množství jak u pramene, tak v hlavním toku řeky, ale taxony hmyzu jsou v hlavním toku řeky početnější než u pramene.

Nedílnou součástí zejména malých toků je tzv. *debris dam*, který ovlivňuje fyzikální vlastnosti toku a vodní ekosystém. Výskyt *debris dam* se se zvětšováním toku snižuje, neboť rychlost proudu se zvětšuje (Bilby & Likens 1980). Na druhou stranu může poskytovat vhodná refugia pro zoobentos před vysokým proudem (Ehrman & Lambert 1992). Na zoobentos působí několika procesy. Hromaděním CPOM, čímž působí jako vhodné stanoviště především pro drtiče a luhováním rozpuštěného organického materiálu. Hromadí nejen

CPOM, ale i FPOM. Z tohoto důvodu se zde nachází zoobentos, který je tomuto zpracování přizpůsoben a vytváří skupinu nazývanou drtiči a kouskovači (Bilby & Likens 1980). Konkrétní faktor jako je množství FPOM ovlivňuje početnost sběračů a množství CPOM početnost drtičů. Množství jednotlivých druhů drtičů se liší mezi proudnicemi a tůněmi. Uprostřed a po stranách tůní se množství jednotlivých druhů drtičů taktéž liší. Například drtiči pošvatky (*Nemoura* sp.) upřednostňují proudnice a tůně po stranách. Upřednostňují je kvůli tomu, že proudnice a někdy i okraje příležitostných tůní, kudy proudí voda, jsou bohaté na kyslík. V tůních se nejsou schopny vyrovnat s nedostatkem kyslíku. Larvy chrostíka (*Lepidostoma* sp.) jsou drtiči upřednostňují střed tůně. Mohou se vyrovnat s nedostatkem kyslíku i v lenticálním prostředí. Tito chrostíci se nejsou schopni zachytit či udržet v proudnicích vzhledem k jejich velkému poměru těla a absenci přichytných orgánů (Kobayashi & Kagaya 2009). Početnost filtrátorů ovlivňuje rychlost proudu a početnost predátorů ovlivňuje množství jejich kořisti. Barmuta (1988) tento předpoklad potvrdil svým nálezem, který studoval na mikrobentosu. Obecné rozložení těchto skupin ve vodním ekosystému je charakterizováno tak, že na začátku toku drtiči spotřebovávají hrubý organický materiál. Sběrači (collectors) filtrují jemný organický materiál z tekoucí vody a sběrači (gatherers) ho filtrují ze sedimentu. Se zvětšováním toku stoupá jejich zastoupení. Drtiči i sběrači jsou závislí na mikrobiální biomase a na jejich produktech. Seškrabávači kouskují řasy na povrchu organického materiálu a jsou soustředěni zejména ve středních úsecích toku (Vannote et al. 1980). Distribuce potravně a funkčních skupin zoobentosu se liší nejen podél toku, ale i s rostoucí hloubkou. Největší hustota těchto skupin je zaznamenána v hloubce 0.2-0.5 m, kde je nejnižší hydraulický stres (Rempel et al. 2000). Potravně - funkčně specializované druhy vytváří v podélném profilu toku určitou rovnováhu říčního ekosystému (Cummins et al. 2005). Délka potravního řetězce je zkracována přítomností predátorů jako jsou ryby a brodiví ptáci, zvýšeným výskytem disturbancí, sníženým množstvím řas (Wen et al. 2010).

Distribuce makrozoobentosu v závislosti na rychlosti proudění vody byla studována v řece Tees v severní Anglii. Jednotlivé druhy a čeledi byly zaznamenány v toku s odlišnou rychlostí proudění. V toku s malou rychlostí ($26 \text{ cm}\cdot\text{s}^{-1}$) byli nalezeni chrostíci (zejména Polycentropodidae) a měkkýši (*Ancylus fluviatilis*, *Lymnaea peregra*); v proudnici ($50-75 \text{ cm}\cdot\text{s}^{-1}$) převládali muchničky (Simuliidae), pakomáři (Orthocladiinae) a jepice (*Baetis rhodani*); ve střední rychlosti proudění ($20-60 \text{ cm}\cdot\text{s}^{-1}$) byly nejvíce zastoupeny jepice (*Caenis rivulorum* a *Baetis scambus*) (Armitage 1976).

7 Závěr

V této literární rešerši jsem se zabývala vlivem proudění na distribuci zoobentosu a na distribuci organického materiálu. Značnou pozornost jsem věnovala submerzní vegetaci a jejímu vlivu ve vodním ekosystému. Submerzní vegetace zvyšuje strukturální složitost substrátu, snižuje rychlost proudění vody, způsobuje retenci organického materiálu a filtruje pevné částice organických látek z vody.

Předložená bakalářská práce shromažďuje informace získané z dostupné publikované literatury a vyvozuje z nich obecné závěry. Tato literární rešerše slouží jako teoretický podklad pro následující výzkum řešící jednotlivé aspekty dané problematiky.

8 Seznam literatury

Allan, J. D. (1995): Stream ecology: structure and function of running waters. Chapman and Hall, London, UK.

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

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

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

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

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

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

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

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

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

Berg, C. O. (1949): Limnological relations of insect to plants of the genus *Potamogeton*. *Transactions of the American Microscopical Society* 68: 279-291.

- Berg, C. O. (1950):** Biology of certain aquatic caterpillars (Pyrililidae: *Nymphula* spp.) which feed on potamogonon. *Transaction of the America Microscopial Society* 69: 254-266.
- Biggs, B. J. F. (1996):** Hydraulic habitat of plants in streams. *Regulated Rivers: Research and Management* 12: 131-144.
- Bilby, R. E. & Likens, G. E. (1980):** Importance of organic debris dams in the structure and function of stream ecosystems. *Ecology* 61:1107-13
- Bornette, G. & Puijalon, S. (2009):** Macrophytes: Ecology of Aquatic Plants. In: eLS. John Wiley & Sons Ltd, Chichester <http://www.els.net>[doi:10.1002/9780470015902.a0020475]
- Bourassa, N. & Morin, A. (1995):** Relationships between size structure of invertebrate assemblages and trophy and substrate composition in streams. *Journal of the North American Benthological Society* 14: 393-403.
- Bowden, W. B., Arscott, D., Pappathanasi, D., Finlay, J., Glime, J. M., LaCroix, J., Liao, Ch.-L., Hershey, A., Lampella, T., Peterson, B., Wollheim, W., Slavik, K., Shelley, B. & Chesterton, M. B. (1999):** Roles of bryophytes in stream ecosystems. *Journal of the North American Benthological Society* 18: 151-184.
- Brown, A. V. & Brussock, P. P. (1991):** Comparison of benthic invertebrates between riffles and pools. *Hydrobiologia* 220: 99-108.
- Brown, R. J., Rundle, S. D. Hutchinson, T. H. Williams, T. D. & Jones, M. B. (2003):** Small-scale detritus-invertebrate interactions: influence of detrital biofilm composition on development and reproduction in a meiofaunal cocepod. *Archiv für Hydrobiologie* 157: 117-129.
- Brusven, M. A., Meehan, W. R. & Biggam, R. C. (1990):** The role of aquatic moss on community composition and drift of fish-food organisms. *Hydrobiologia* 196: 39-50.
- Carter, J. L. & Fend, S. V. (2001)** Inter-annual changes in the benthic community structure of riffles and pools in reaches of contrasting gradient. *Hydrobiologia* 459: 187-200.
- Cattaneo, A., Cloutier, L. & Méthot, G. (2004):** The response of invertebrates in moss and in gravel to water level fluctuations in a Québec stream. *Archiv für Hydrobiologie* 161: 21-43.

Cummins, K. W. (1974): Structure and function of Stream Ecosystem. *BioScience* 24: 631-641.

Cummins, K. W. (1975): The ecology of running waters; theory and practice. Proceedings, Sandusky River Basin Symposium. Tiffin, Ohio 277-293.

Cummins, K. W., Merritt, R. W. & Andrade, P. C. N. (2005): The use of invertebrate functional groups to characterize ecosystem attributes in selected streams and rivers in south Brazil. *Studies on Neotropical Fauna and Environment* 40: 69-89.

Dodds, W. K. & Biggs B. J. F (2002): Water velocity attenuation by stream periphyton and macrophytes in relation to growth form and architecture. *Journal of the North American Benthological Society* 21: 2–15.

Duan, X., Wang, Z. Xu, M. & Zhang, K. (2009): Effect of streambed sediment on benthic ecology. *International Journal of Sediment Research* 24: 325-338.

Dumnicka, E. (2007): Distribution of Oligochaeta in various littoral habitats in the anthropogenic reservoirs. *International Journal of Oceanography and Hydrobiology* 36: 13-19.

Egglishaw, H. J. (1969): The distribution of benthic invertebrates on substrata in fast-flowing streams. *Journal of Animal Ecology* 38: 13-33.

Ehrman, T. P. & Lamberti, G. A. (1992): Hydraulic and particulate matter retention in a 3rd-order Indiana stream. *Journal of the North American Benthological Society* 11(4): 341-349.

Englund, G. (1991): Effects of disturbance on stream moss and invertebrate community structure. *Journal of the North American Benthological Society* 10: 143-153.

Fjellheim, A. (1996): Distribution of benthic invertebrates in relation to stream flow characteristics in a Norwegian River. *Regulated Rivers: Research Management* 12 (2-3): 263-271.

Frič, A. (1872) Obratlovci země české. Seznam všech dosud v Čechách pozorovaných savců, ptaků, plazů, obojživelníků a ryb. *Archiv pro přírodovědecké prozkoumání Čech*. Praha 2: 1-148.

- Glime, J. M. (1984):** Physio-ecological factors relating to reproduction and phenology in *Fontinalis dalerica*. *The Bryologist* 87: 17-23.
- Gore, J. A., Layzer, J. B & Mead, J. (2001):** Macroinvertebrate instream flow studies after 20 years. A role in stream management and restoration. *Regulated Rivers: Research and Management* 17: 527-542.
- Grac, M. A. S., Pinto, P., Cortes, R., Coimbra, N., Oliveira, S., Morais, M., Carvalho, M. J. & Malo, J. (2004):** Factors affecting macroinvertebrate richness and diversity in Portuguese streams: a two-scale analysis. *International Review of Hydrobiology* 89: 151-164.
- Gregg, W. W. & Rose, F. L. (1982):** The effects of aquatic macrophytes on the stream microenvironment. *Aquatic Botany* 14: 309-324.
- Hax, C. L. & Golladay, S. W. (1993):** Macroinvertebrate colonization and biofilm development on leaves and wood in a boreal river. *Freshwater Biology* 29: 79-87.
- Hoover, T. M. & Richardson, J. S. (2010):** Does water velocity influence optimal escape behaviors in stream insects. *Behavioral Ecology* 21: 242-249.
- Horvath, T. G. (2004):** Retention of particulate matter by macrophytes in a first-order stream. *Aquatic botany* 78: 27-36.
- Illies J. & Botosaneanu L. (1963):** Problemes et methodes de la classification et de la zonation ecologique des eaux courantes, considerees surtout du point de vue faunistique. *Mitteilungen Internationale Vereinigung fuer Theoretische und Angewandte Limnologie* 12: 1-57.
- Jacobsen, D. (1993):** Trichopteran larvae as consumers of submerged angiosperms in running waters. *Oikos* 67: 379-383.
- Johnson, T. (1978):** Aquatic mosses and stream metabolism in a North Swedish river. *Verhandlungen des Internationalen Verein Limnologie* 120: 1471-1477.
- Jowett, I. G. (1993):** A method for objectively indentifying pool, run, and riffle habitats from physical measurements. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research* 27: 241-248.

- Jowett, I. G. (2003):** Hydraulic constraints on habitat suitability for benthic invertebrates in gravel-bed rivers. *River Research and Applications* 19: 459-507.
- Jowett, I. G., Richardson, J., Biggs, B. J., Hickey, Ch. W. & Quinn, J. M. (1991):** Microhabitat preferences of benthic invertebrates and the development of generalised *Deleatidium* spp. habitat suitability curves, applied to four New Zealand rivers. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research* 25: 187-199.
- Kefford, B. J., Zalizniak, L., Dunlop, J. E., Nuggeoda, D. & Choy, S. C. (2010):** How are macroinvertebrates of slow flowing lotic systems directly affected by suspended and deposited sediments? *Environmental Pollution* 158: 543-550.
- Kobayashi, S. & Kagaya, T. (2009):** Colonization of leaf patches at topographically different locations by insect shredders in a small mountain stream. *Limnology* 10(2): 143-147.
- Koetsier, P. & Vaun McArthur, J. (2000):** Organic matter retention by macrophyte beds in 2 southeastern USA, low-gradient, headwater streams. *Journal of the North American Benthological Society* 19(4): 633-647.
- Korte, T. (2010):** Current and substrate preferences of benthic invertebrates in the rivers of the Hindu Kush-Himalayan region as indicators of hydromorphological degradation. *Hydrobiologia* 651: 77-91.
- Lamoroux, N., Dolédec, S. & Gayraud, S. (2004):** Biological traits of stream macroinvertebrate communities: effects of microhabitat, reach, and basin filters. *Journal of the North American Benthological Society* 23: 449-466.
- Lellák, J. & Kubíček, F. (1991):** *Hydrobiologie*. Univerzita Karlova v Praze. Karolinum. Praha: 260.
- Lindgaard, C. & Thorup, J. (1975):** The invertebrate fauna of the moss carpet in the Danish spring Ravnkilde and its seasonal, vertical, and horizontal distribution. *Archiv für Hydrobiologie* 75: 109-139.
- Linhart, J., Fiurásková, M. & Uvíra, V. (2002)a:** Moss- and mineral substrata-dwelling meiobenthos in two different low-order streams. *Archiv für Hydrobiologie* 154: 543-560.

- Linhart, J., Vlčková, Š. & Uvíra, V. (2002)b:** Bryophytes as a special mesohabitat for meiofauna in a rip-rapped channel. *River Research and Applications* 18: 321-330,
- Lock, M. A., Wallace, R. R., Costertor, J. W., Ventullo, R. M. & Charlton, S. E. (1984):** River epilithion: toward a structural-functional model. *Oikos* 42: 10-22.
- Logan, P. & Brooker, M. P. (1983):** The macroinvertebrates faunas of riffles and pools. *Water Research* 17(3): 263-270.
- Matsuda, I. (2004):** River morphology and channel processes. In fresh surface water, [Ed. James C.I. Dooge], in *Encyclopedia of life support systems (EOLSS)*, UK, [<http://www.eolss.net>].
- Maurer, M. A. & Brusven, M. A. (1983):** Insect abundance and colonization rate in *Fontinalis neo-mexicana* (Bryophyta) in an Idaho Batholith stream, U.S.A. *Hydrobiologia* 98: 9-15.
- McCabe, D. J. (2010):** Rivers and Streams: Life in Flowing Water. *Nature Education Knowledge* 1(12):4
- Mérigoux, S. & Dolédec, S. (2004):** Hydraulic requirements of stream communities: a case study on invertebrates. *Freshwater Biology* 49: 600-613.
- Ohrel, R. L. & Register, K. M. (2006):** Volunteer estuary monitoring a methods manual. Second edition. US Environmental Protection Agency and The Ocean Conservancy. Washington: 396.
- Pastuchová, Z., Lehotský, M. & Grešková, A. (2008):** Influence of morphohydraulic habitat structure on invertebrate communities (Ephemeroptera, Plecoptera and Trichoptera). *Biologia* 63: 720-729.
- Penuelas, J. & Sabater, F. (1987):** Distribution of macrophytes in relation to environmental factors in the Ter River, N. E. Spain. *International Revue der gesamten Hydrobiologie* 72: 41-58.
- Percival, E. & Whitehead, H. (1929):** A quantitative study of the fauna of some types of stream-bed. *Journal of ecology* 17: 282-314.

- Rabeni, C. F. & Minshall, G. W. (1977):** Factors affecting microdistribution of stream benthic insect. *Oikos* 29: 33-43.
- Reid, H. E., Brierley, G. J. & Boothroyd, I. K. G. (2010):** Influence of bed heterogeneity and habitat type on macroinvertebrate uptake in peri-urban streams. *International Journal of Sediment Research* 25(3): 203-220.
- Rempel, L. L., Richardson, J. S. & Healey, M. C. (2000):** Macroinvertebrate community structure along gradients of hydraulic and sedimentary conditions in a large gravel-bed river. *Freshwater Biology* 45: 57-73.
- Rice, S. P., Greenwood, M. T. & Joyce, C. B. (2001):** Tributaries, sediment sources and the longitudinal organisation of macroinvertebrate fauna along river systems. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 58: 824-840.
- Riisgard, H. U. & Larsen, P. S. (2010):** Particle capture mechanisms in suspension-feeding. 593 invertebrates. *Marine Ecology Progress Series* 418: 255-293.
- Rooke, J. B. (1984):** The invertebrate fauna of four macrophytes in a lotic a lotic system. *Freshwater Biology* 14: 507-513.
- Rosi-Marshall, E. J. & Wallace, B. (2002):** Invertebrate food webs along a stream resource gradient. *Freshwater Biology* 47: 129-141.
- Sand, J. K. (1998):** Influence of submerged macrophytes on sediment composition and near-bed flow in lowland streams. *Freshwater Biology* 39: 663–679.
- Sand, J., K. (2003):** Drag and reconfiguration of freshwater macrophytes. *Freshwater Biology* 48: 271-283.
- Sand, J., K. & Mebus, J. R. (1996):** Fine-scale patterns of water velocity within macrophyte patches in streams. *Oikos* 76: 169-180.
- Scealy, J. A., Mika, S. J. & Boulton, A. J. (2006):** Aquatic macroinvertebrate communities on wood in Australian lowland river: experimental assessment of the interaction of habitat, substrate complexity and retained organic matter. *Marine and Freshwater Research* 58: 153-165.

- Schulz, M., Kozerski, H.-P., Pluntke, T. & Rinke, K. (2003):** The influence of macrophytes on sedimentation and nutrient retention in the lower River Spree (German). *Water Research* 37: 569-578.
- Six, J., Feller, C., Denef, K., Ogle, S.M., de Moraes Sa, J.C. & Albrecht, A. (2002):** Soil organic matter, biota and aggregation in temperate and tropical soils—effects of no-tillage. *Agronomie* 22: 755–775.
- Speaker, R., Moore, K. & Gregory, S. (1984):** Analysis of the process of retention of organic matter in stream ecosystems. *Verhandlungen des Internationalen Verein Limnologie* 22(3) 1835-1841.
- Stanford, J. A., Ward, J. V., Liss, J. W., Frisell, Ch. A., Williams, R. N., Lichatowich, J. A. & Coutant, Ch. C. (1996):** A general protocol for restoration of regulated rivers. *Regulated Rivers: Research and Management* 12: 391-413.
- Statzner, B. & Holm, T. F. (1982):** Morphological adaptations of benthic invertebrates to stream flow – an old question studied by means of a new technique (Laser doppler anemometry). *Oecologia* 53: 290-292.
- Swift, M.J., Heal, O.W. & Anderson, J.M. (1979):** Decomposition in Terrestrial Ecosystems. University of California Press, Berkeley, CA: 372.
- Tank, J. L., Rosi-Marshall, E. J., Griffiths, N. A., Entekin, S. A. & Stephen, M. L. (2010):** A review of allochthonous organic matter dynamics and metabolism in streams. *Journal of the North American Benthological Society* 29: 118-146
- Thiebaut, G. & Muller, S. (2003):** Linking phosphorus pools of water, sediment and macrophytes in running waters. *Annales de Limnologie - International Journal of Limnology* 39: 307-316.
- Urbanič, G., Toman, M. J. & Krušnik, C. (2005):** Microhabitat type selection of caddisfly larvae (Insecta: Trichoptera) in a shallow lowland stream. *Hydrobiologia* 541: 1-12.
- Vannote, R. L., Minshall, G. W., Cummins, K. W., Sedell, J. R. & Cushing, C. E. (1980):** The river continuum concept. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 37: 130-137.

- Vuori, K.-M., Luotonen, H. & Liljaniemi, P. (1999):** Benthic macroinvertebrates and aquatic mosses in pristine streams of the Tolvajärvi region, Russian Karelia. *Boreal Environment Research* 4: 187-200.
- Wallace, J. B., & J. R. Webster (1996):** The role of macroinvertebrates in stream ecosystem function. *Annual Review of Entomology* 41:115–139.
- Walter, K. D & Barry, J. F. B. (2002):** Water velocity attenuation by stream periphyton and macrophytes in relation to growth form and architecture. *Journal of the North American Benthological Society* (1): 2-15.
- Weatherhead, M. A. & James, M. R. (2001):** Distribution of macroinvertebrates in relation to physical and biological variables in the littoral zone of nine New Zealand lakes. *Hydrobiologia* 462: 115-129.
- Webster, J. R., Covich, A. P., Tank, J. L. & Crockett, T. V. (1994):** Retention of coarse organic particles in streams in the southern Appalachian Mountains. *Journal of the North American Benthological Society* 13(2): 140-150.
- Williams, D. D. & Feltmate, B. W. (1992):** *Aquatic Insect*. C.A.B. International, Wallingford, Oxford: 358.
- Wen, F., Jiang, J., Deng, S., Li, X. & Yan, Y. (2010):** Food Web and Trophic Basis of Production of the Benthic Macroinvertebrate Community of a Subtropical Stream (Yangtze River Basin, Middle China). *International Review of Hydrobiology* 95: 395-409.
- Zelinka, J. (1953):** Larvae of mayflies (Ephemeroptera) of the Moravice River and their relationships to water quality. *Práce Moravskoslezské akademie přírodních věd* 25: 181-200.
- Zhikai, X., Qinghua, C., Tao, T., Kai, M., Ruiqiu, L. & Lin, Y. (2003):** Structure of macrozoobenthos of the east dongting nature reserve with emphasis on relationships with environmental variables. *Freshwater ecology* 18 (3): 405-413.