

**Jihočeská univerzita v Českých Budějovicích  
Přírodovědecká fakulta**



**Vliv abiotických faktorů na utváření společenstev vodního hmyzu  
a dalších bezobratlých v malých nádržích**

Bakalářská práce

**Eva Dostálková**

Školitel: doc. Ing. MgA. David Boukal, Ph.D.

České Budějovice 2014

Dostálková E., 2014: Vliv abiotických faktorů na utváření společenstev vodního hmyzu a dalších bezobratlých v malých nádržích [Impact of abiotic factors on community assembly of freshwater insect and other invertebrates in small standing water bodies. Bc Thesis, in Czech] – 48 p., Faculty of Science, The University of South Bohemia, České Budějovice, Czech Republic

Anotace:

This thesis discusses the impact of abiotic factors on the community assembly of freshwater invertebrates in small standing water bodies. The main aim of this thesis is to compare the role of and interaction among main abiotic factors for the assembly process. In addition, main biotic factors playing role in community structuring and the possibilities of abiotic factors to affect them are discussed. The thesis further reviews main abiotic factors that affect individual habitat choice and summarizes their implication for community assembly. The review is complemented with a mesocosm experiment that focused on the role of added habitat structure and addition of clay on community structuring. Data analyses suggest that habitat complexity with added artificial vegetation increases the abundance of phytophages, while added clay leads to an increased abundance of detritivores and decreased abundance of predators.

Prohlašuji, že svoji bakalářskou práci jsem vypracovala samostatně pouze s použitím pramenů a literatury uvedených v seznamu citované literatury.

Prohlašuji, že v souladu s § 47b zákona č. 111/1998 Sb. v platném znění souhlasím se zveřejněním své bakalářské práce, a to v nezkrácené podobě elektronickou cestou ve veřejně přístupné části databáze STAG provozované Jihočeskou univerzitou v Českých Budějovicích na jejích internetových stránkách, a to se zachováním mého autorského práva k odevzdanému textu této kvalifikační práce. Souhlasím dále s tím, aby toutéž elektronickou cestou byly v souladu s uvedeným ustanovením zákona č. 111/1998 Sb. zveřejněny posudky školitele a oponentů práce i záznam o průběhu a výsledku obhajoby kvalifikační práce. Rovněž souhlasím s porovnáním textu mé kvalifikační práce s databází kvalifikačních prací a systémem na odhalování plagiátů.

V Českých Budějovicích 12. 12. 2014

-----  
Eva Dostálková

**Poděkování:**

Předně bych ráda poděkovala svému školiteli Davidovi Boukalovi za velkou trpělivost, laskavost, podnětné připomínky a rady během vedení práce. Dále můj dík patří všem z naší pracovní skupiny, kteří byli vždy ochotní pomoci - Michalovi Šorfovi, Pavle Šalandové, Vojtovi Kolářovi, Luboši Havlanovi, Arnaudu Sentisovi, Pavlovi Soukupovi a Veronice Schaabové. Olegovi Ditrichovi děkuji za pomoc při determinaci a Janu Fialovi děkuji za grafickou úpravu textu.

Bez klidného a podnětného prostředí by nevzniklo nic, proto děkuji své spolubydlící Jarce za jeho vytvoření.

Samozřejmě děkuji svým rodičům, babičce a Liborovi za nezištnou podporu a všestrannou pomoc.

## **Cíle práce:**

1. Zpracovat literární rešerši týkající se vlivu hlavních abiotických faktorů na utváření společenstev vodního hmyzu a dalších bezobratlých v malých stojatých nádržích.
2. Provést mesokosmový experiment zkoumající vliv dvou vybraných abiotických faktorů (komplexity prostředí simulované pomocí umělé vegetace ve vodním sloupci) a přítomnosti jílu zvyšujícího turbiditu a modifikujícího charakter dna) na utváření společenstev vodních bezobratlých, vyhodnotit výsledky a diskutovat je s výsledky a závěry prací a studií vedených na blízké téma.

# Obsah

1. Úvod .....	1
2. Literární rešerše .....	3
2.1. Studium malých nádrží .....	3
2.2. Abiotické faktory .....	6
2.2.1. Teplota .....	6
2.2.2. Kyslík .....	8
2.2.3. Světlo, průhlednost a turbidita .....	10
2.2.4. Chemismus vody: pH, konduktivita a salinita .....	12
2.2.5. Habitatová heterogenita .....	14
2.2.6. Hydroperioda a disturbance .....	16
2.3. Vliv prostředí na utváření společenstev .....	17
2.3.1. Výběr habitatu a riziko predace .....	20
2.4. Shrnutí rešerše a východisko k experimentální části .....	22
3. Experimentální část .....	23
3.1. Materiál a metody .....	23
3.1.1. Založení a průběh pokusu .....	23
3.1.2. Zpracování a analýza dat .....	26
3.2. Výsledky .....	27
3.3. Diskuse .....	32
4. Závěr .....	35
5. Summary .....	37
6. Seznam použité literatury .....	38
7. Přílohy .....	47

# 1. Úvod

Sladké stojaté vody často slouží jako modelové systémy pro výzkum v ekologii a evoluční biologii. Dělí se na trvalé (permanentní) a dočasné (temporární). Mezi sebou se liší nejen velikostí, ale i koncentrací živin, hydroperiodou, biodiverzitou, složením společenstva a potravními sítěmi (Wellborn et al. 1996). Jejich společenstva jsou formována různými lokálními a regionálními procesy. Regionálními procesy jsou například disperze a specializace na nový habitat (de Meester et al. 2005), zatímco mezi lokální procesy patří například predace a extinkce (Ricklefs 1987).

Společenstva v malých stojatých vodách jsou v mnoha ohledech ovlivňována biotickými i abiotickými faktory. Biotické faktory, např. predace a kompetice, určují míru vnitrodruhových a mezidruhových interakcí. Abiotické faktory ovlivňují jedince a společenstva buď přímo (např. jako podmínky ovlivňující přežívání jedinců) nebo nepřímo tím, jak modifikují biotické interakce. Vedle základních charakteristik hloubky, velikosti, objemu a habitatové struktury dané nádrže zahrnují také chemické nebo fyzikální ukazatele vodního prostředí. Vedle teploty se jedná o koncentraci kyslíku ve vodě, pH, vodivost a turbiditu (Jackson et al. 2001).

Každé vhodné vodní prostředí je po čase kolonizované. Celkem bylo popsáno okolo 126 000 druhů sladkovodních živočichů, okolo 60 % tvoří druhy hmyzu, asi 15 % je obratlovců a 10 % korýšů. Zbytek tvoří měkkýši, pavoukovci, vířníci, kroužkovci, hlísti a ploštěnci (Balian et al. 2008). Malé a izolované vodní plochy jsou osidlovány mnoha druhy vodních bezobratlých, z nichž bývá mnoho druhů ohrožených nebo vzácných (Gee et al. 1997, Collinson et al. 1995). V malých stojatých vodách se minimálně v podmínkách střední Evropy obvykle jedná o stovky druhů, které mohou dané prostředí kolonizovat (Klečka a Boukal 2011), a jejich ovlivnění abiotickými faktory není dostatečně prozkoumáno.

Pro výzkum vlivu abiotických faktorů na utváření společenstev jsou vhodné temporární nádrže. Jsou většinou mělké a podléhají také více vlivům okolního prostředí, včetně těch způsobeným člověkem. Zároveň se v temporárních nádržích vyskytuje menší počet druhů vodních bezobratlých než v nádržích stálých, což umožňuje o něco lépe pochopit jejich vzájemné interakce (Collinson et al. 1995). Tyto nádrže jsou obvykle přímo závislé na zásobování dešťovou vodou, při jejím nedostatku a vysoké teplotě okolí vysychají. Trvalé nádrže naopak poskytují stálejší prostředí oproti nádržím dočasným, není u nich fáze vyschnutí, a kolonizace tedy může probíhat mnohem déle. Rovněž se v nich více uplatňují biotické interakce (Sanderson et al. 2005).

V této práci se zaměřuji na nejdůležitější abiotické faktory a jejich význam v utváření společenstev vodních bezobratlých v malých vodních nádržích s důrazem na vodní hmyz. Praktická část práce pak shrnuje výsledky mesokosmového experimentu zaměřeného na vliv komplexity prostředí a turbidity (resp. přidání jílu do prostředí) na utváření společenstev.

## 2. Literární rešerše

### 2.1. Studium malých nádrží

Malé stojaté sladkovodní plochy v rámci této práce charakterizují jako ty, které obvykle nemají stálé a pravidelné zásobování vodou, závisí na přísunu vody srážkami a obvykle více či méně pravidelně vysychají. Zároveň je u nich důležitý vliv okolní teploty a celkového klimatu v dané oblasti. Vybírány jsou pro experimenty především pro souhrn výhodných vlastností, mezi nimi jasně dané hranice a relativně jednoduché potravní sítě (Blaustein a Schwartz 2001). Vhodné jsou například pro výzkum gradientů druhové bohatosti, trofických úrovní, přímých a nepřímých interakcí v organizaci společenstev, ale i strategií přežití při vysychání (Blaustein a Schwartz 2001). Lze je také využít pro sledování prostorové a časové dynamiky (Srivastava et al. 2004).

Nevýhodou přírodních nádrží je zhoršená možnost opakování pokusů a časté odlišnosti ve vlastnostech jednotlivých nádrží. Prostředí přírodní temporární nádrže proto může být proto napodobováno polopřírodní nebo umělou nádrží, které jsou pro manipulativní experimenty nejvhodnější (Blaustein a Schwartz 2001). Lze je tak využít pro porozumění mechanismům, které řídí ekologické procesy ve společenstvech vodních bezobratlých, protože výsledky lze často srovnávat s ději v přírodním prostředí. Příkladem mohou být experimenty zjišťující odpověď řas na obsah živin, kdy se výsledky experimentu v umělé nádrži od toho v přírodním prostředí lišily pouze nepatrně (Spivak et al. 2011).

Jedním z významných faktorů působících na společenstvo je velikost nádrže. V manipulativních pokusech se proto používají různě velké objemy, tzv. mikrokosmy nebo větší mesokosmy. Někdy se jako mesokosmy označují nádoby s objemem větším než 1 m<sup>3</sup>, někdy až o objemu 50–80 m<sup>3</sup> (Martin 2001, Sanford et al. 2001, Czerny et al. 2013), jindy jde o objem v řádu litrů (Spivak et al. 2011). Podobně objem mikrokosmů může být v litrech nebo menší (Giddings a Eddlemon 1977, Webb 2001), přičemž odlišení obou typů je někdy arbitrární a nezohledňuje ani poměr velikosti nádrže a zkoumaných organismů.

Tato umělá prostředí se využívají i pro studium globálních změn, například globálního oteplování, na vodní ekosystémy. To je v současné době velmi diskutovaným tématem, při zadání hesla *climate change mesocosm experiment* nalezneme 177 studií a při zadání *climate change experiment* více než 11 tisíc studií ve Web of Science (stav k 11. 11. 2014).



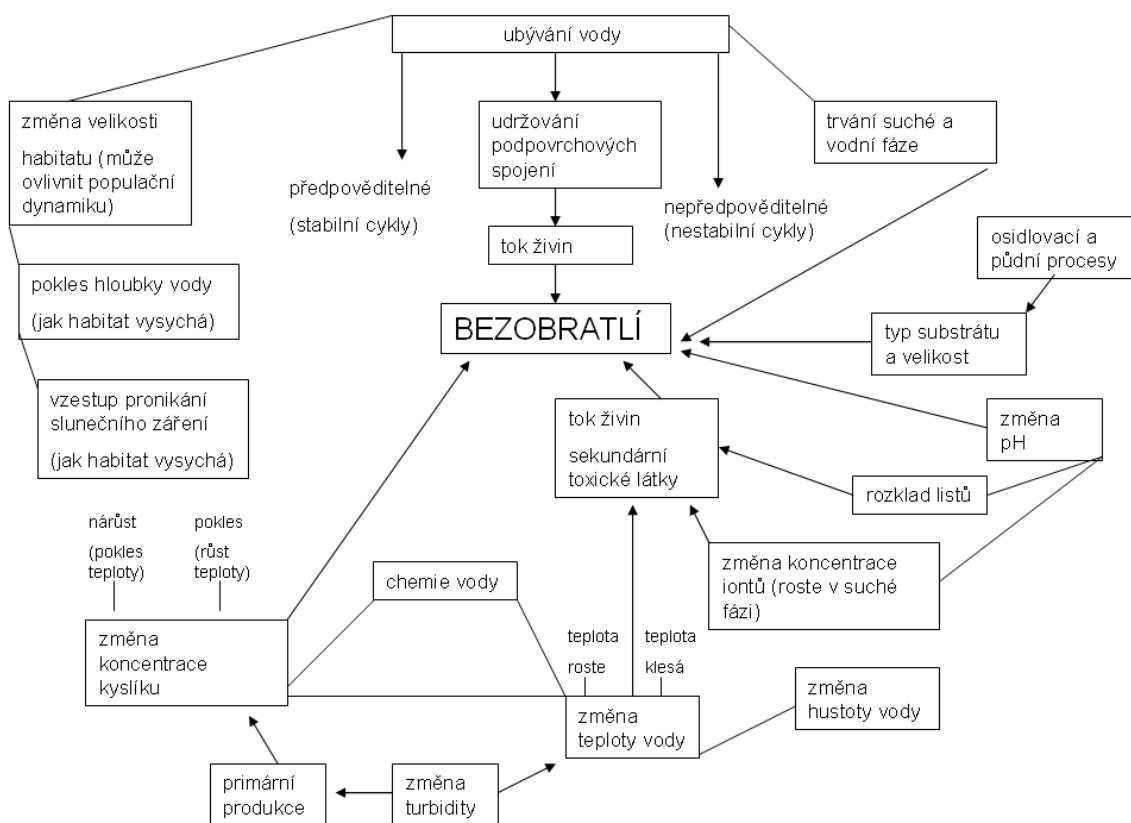
Při zadání hesla *mesocosm \* community assembly* do Web of Science jsem našla jen 22 odkazů, přičemž pouze jediný článek se zabýval podobným tématem jako je v této práci. Jednalo se o experiment studující vliv teploty na společenstva zooplanktonu. V zahříváných mesokosmech převažoval druh *Daphnia lumholtzi*, zatímco v nezahříváných to byl druh *D. pulex* (Fey a Cottingham 2012). Při vyhledání odkazů na heslo *mesocosm \* experiment \* freshwater* jsem jich našla 194 (stav ke dni 26. 11. 2014), z tohoto množství se 28 prací zabývalo podobným tématem, tedy vlivem abiotických faktorů na společenstva živočichů, jako je v této práci. Práce se zabývaly společenstvy zelených řas v mesokosmech, tvorbou biofilmů, vlivem disturbancí pomocí větru na bakteriální společenstva, výzkumem změn klimatu, potravními sítěmi a vlivy rozpuštěných látek ať už živin nebo chemických sloučenin, které působily stres pro společenstva. Mesokosmy byly dále použity například v experimentu, který zkoumal vliv bentického hmyzu a řas na zvýšení množství rozpuštěného fosforu (Mundie et al. 2011). Mesokosmy posloužily také jako vhodné prostředí pro výzkum vlivu toxicity hliníku při nízkém pH na zooplankton. V treatmentech s nízkým pH, a tedy vyšší toxicitou hliníku, byla hustota zooplanktonu nižší (Havens a Heath 1989).

## 2.2. Abiotické faktory

Abiotické faktory zahrnující fyzikální a chemické vlastnosti vody a ostatní faktory (Obr. 1) ovlivňují fundamentální a realizované ekologické niky jednotlivých druhů a tím např. i chování organismů při výběru prostředí během kolonizace (podrobněji viz část 2.3.1). Jejich znalost je mimořádně důležitá, protože odhad fundamentální ekologické niky daného druhu (tj. souboru podmínek a zdrojů nutných pro udržení pozitivního růstu populace bez ohledu na biotické interakce) může pomoci odhadnout například jeho geografickou distribuci (Soberón 2005). Realizovaná nika je pak částí niky fundamentální, ve které mají druhy populační růst omezený biotickými interakcemi, například mezidruhovou kompeticí nebo predací, přičemž každá změna v biotických interakcích může pozměnit realizovanou niku (Pearman et al. 2008).

Abiotické a biotické faktory působí na organismy společně. Stejně jako abiotické a biotické faktory mohou ovlivnit chování živočichů, tak naopak organismy mohou svou přítomností pozměnit hodnoty abiotických faktorů, např. měnit koncentraci kyslíku, pH nebo vodivost vody. U většiny organismů není známé fyziologické optimum pro dané abiotické faktory, z toho důvodu je těžké určit, jak abiotické faktory ovlivní biotické interakce (Anderson et al. 2001). Příkladem abiotického faktoru, který má přímý vliv na utváření společenstva limitováním fundamentální niky, je teplota (Dell et al. 2011). Naopak nepřímý vliv může mít turbidita, která ovlivňuje biotické interakce, např. predaci snížením schopnosti detekce kořisti vizuálním predátorem (Horppila et al. 2004).

Nejdůležitější a/nebo nejčastěji studované abiotické faktory formující prostředí malých vodních nádrží zahrnují teplotu, obsah rozpuštěného kyslíku, světlo, turbiditu, pH, konduktivitu, salinitu, habitatovou heterogenitu, hydroperiodu a disturbanci, kterým se věnuji jednotlivě v následujících částech práce. V rámci této práce se nezabývám dalším významným okruhem faktorů, představovaný gradientem živin a stopových prvků v oligotrofních, mezotrofních a eutrofních vodách a jejich vlivem na jednotlivé druhy a společenstva (Cummins 1973).



Obr. 1: Fyzikální a chemické faktory, které ovlivňují společenstvo bezobratlých (podle Williamse, 1997).

### 2.2.1. Teplota

Teplota okolního prostředí zásadně ovlivňuje metabolismus a respiraci ektotermních organismů včetně vodních bezobratlých. Teplota tak nepřímě ovlivňuje rozmnožování a vývoj vodních bezobratlých od vajíčka po dospělé, stejně jako jejich potravní a další chování (Hershey et al. 2010). U ektotermních organismů závisí na teplotě okolí i schopnost létat. Teplota tak nepřímě ovlivňuje rychlost kolonizace a reguluje do určité míry i složení kolonizujících druhů (Brönmark a Hansson 2002). Zároveň teplota ovlivňuje složení společenstev vodního hmyzu na základě termálního rozmezí, tedy rozmezí teplot, které jsou schopné organismy tolerovat a které bývá pro danou skupinu organismů charakteristické (Hershey et al. 2010). Horní hranice tolerance teploty pro vodní organismy je obvykle v rozmezí 30–40°C, při které přestávají pracovat nebo začínají denaturovat jednotlivé enzymy (Brönmark a Hansson 2002). Na druhé straně si hmyz na teploty pod bodem mrazu vytvořil řadu adaptací. Některé druhy vodního hmyzu tak vydrží i teploty –5°C až –7°C, přičemž některé z nich již při 0°C vytvářejí metabolity a nemrznoucí látky (kryoprotektanty) jako jsou glycerol, sorbitol a cukry (Duman et al. 1991), které zabránějí

nitrobuněčnému mrznutí (Hershey et al. 2010). Také vytváří hysterezní proteiny, které chrání organismus před nízkými teplotami tak, že zpomalují, až zastavují růst ledových krystalů uvnitř tkání (Nedvěd 1996).

Prostředí stojatých vod je díky vysoké tepelné kapacitě vody teplotně stálější než prostředí terestrické (Brönmark a Hansson 2002). Přes poměrně malé výkyvy teplot v porovnání se souší se vodní organismy musí adaptovat na změny teplot (Brönmark a Hansson 2002). Příkladem adaptace na pokles teploty jsou u hmyzu chloupky na pokožce, vystavování se slunci a diapauza (Lencioni 2004). Naopak bezobratlí v teplých vodách se při zvýšení teploty nad kritickou mez většinou musí spolehnout pouze na migraci do hloubky, kde je voda chladnější (Jackson et al. 2001), i když hmyz dokáže také vytvářet teplotně odolné proteiny, které chrání tkáň před vysokými teplotami (Storey a Tanino 2011). Adaptace na příliš vysoké nebo příliš nízké teploty mohou také zahrnovat přezimující stádia či strategie skokového růstu v období dobrých podmínek a pomalého nebo žádného růstu v obdobích nepříznivých (Brönmark a Hansson 2002).

Důležitý je, jak jsem zmínila výše, vliv teploty na rozmnožování a dobu vývoje. To může znamenat, že zvýšení teploty nebude mít na organismy jen negativní vliv, jak je často uváděno v souvislosti s předpokládanou změnou klimatu. Například perloočka *Daphnia magna* ve 24°C vykazovala vyšší fitness a větší produktivitu vajíček než při 20°C, přičemž nižší teplota představovala teplotu, které dosahuje voda v létě v jejich přirozeném prostředí, a vyšší teplota měla simulovat globální oteplování (Van Doorslaer et al. 2009).

Teplota rovněž ovlivňuje interakce mezi organismy. Jeden z klasických experimentů zabývajících se vlivem abiotických faktorů na mezidruhové interakce zkoumal vliv teploty na vztah predátora znakoplavky *Notonecta kirbyi* a kořisti, pulců rosničky *Hyla regilla*. Teplota přímo ovlivňovala růst kořisti i predátora a zároveň měla přímý vliv na rychlost pohybu predátora, která se s teplotou zvyšovala (Anderson et al. 2001). Z toho lze usoudit, že vyšší teplota zvyšuje intenzitu predace, ale doba, po kterou je kořist vystavena predátorovi, se u druhů s komplexním životním cyklem naopak zkracuje (Werner a Anholt 1993), takže výsledný efekt na celkovou mortalitu kořisti může být pozitivní i negativní. Vyšší teplota je skutečně spojena s vyšším počtem útoků na kořist a kratším časem na zpracování kořisti predátorem (Rall et al. 2012). Vliv teploty na jedince a biotické interakce patří k nejlépe prozkoumaným abiotickým faktorům. Pro pochopení vlivu teploty na biologické systémy byla vytvořena, seříděna a analyzována databáze teplotních odezev pro mikroby, rostliny a živočichy (Dell et al. 2011). V databázi bylo zahrnuto 309 druhů a velikost organismů se lišila až o 15 řádů. Bylo zjištěno, že až 87 % teplotních odezev se dá

popsat Boltzmann-Arrheniovým modelem. Výsledky poskytují základ pro lepší předpověď toho, jak biologické systémy (od buněk po komunity) reagují na teplotní změny. Stejní autoři (Dell et al. 2014) prezentovali mechanistický model pro teplotní odezvu mezi konzumenty a zdroji a soustředili se na to, jak teplota ovlivňuje interakce pomocí klíčových vlastností – rychlosti pohybu organismu, detekční vzdálenosti, rychlosti hledání a zpracování potravy. Teplota ovlivňovala především rychlost pohybu těl predátorů, kořisti nebo obou dvou, takže měla dopad na to, jak často se predátor se svou kořistí setká.

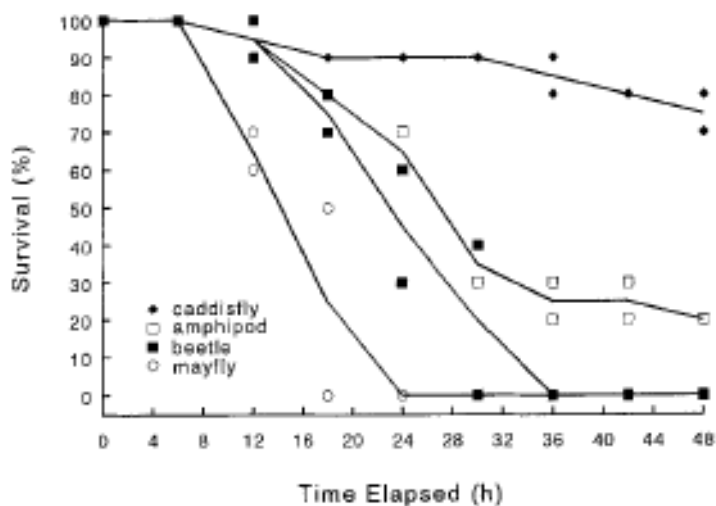
### 2.2.2. Kyslík

Vodní organismy podle jejich nároků na kyslík můžeme rozdělit na stenoxybiontní a euryoxybiontní specialisty nebo druhy s širokou kyslíkovou nikou. Stenoxybiontní organismy žijí ve vodách s trvale vysokou koncentrací kyslíku a naopak euryoxybiontní se vyskytují v prostředí s trvale nízkým obsahem kyslíku (Hartman et al. 1998). Významným zdrojem kyslíku v malých nádržích je fotosyntéza řas a vyšších rostlin. Vzhledem k diurnálnímu kolísání jejich fotosyntetické aktivity je maximální koncentrace kyslíku dosaženo v pozdním odpoledni a může docházet i k přesycení vody kyslíkem (až  $40 \text{ mg.l}^{-1}$ ), naopak kyslíkové minimum nastává před svítáním (Hartman et al. 1998). Ve vodním sloupci může navíc docházet ke kyslíkové stratifikaci a poklesu obsahu kyslíku od hladiny ke dnu díky fotosyntetické produkci kyslíku v horní eufotické vrstvě a respiračním odčerpáváním ve spodní afotické vrstvě (Žáček 1981), což může negativně ovlivňovat zejména druhy s vyššími nároky na koncentraci rozpuštěného kyslíku v hlubších nádržích.

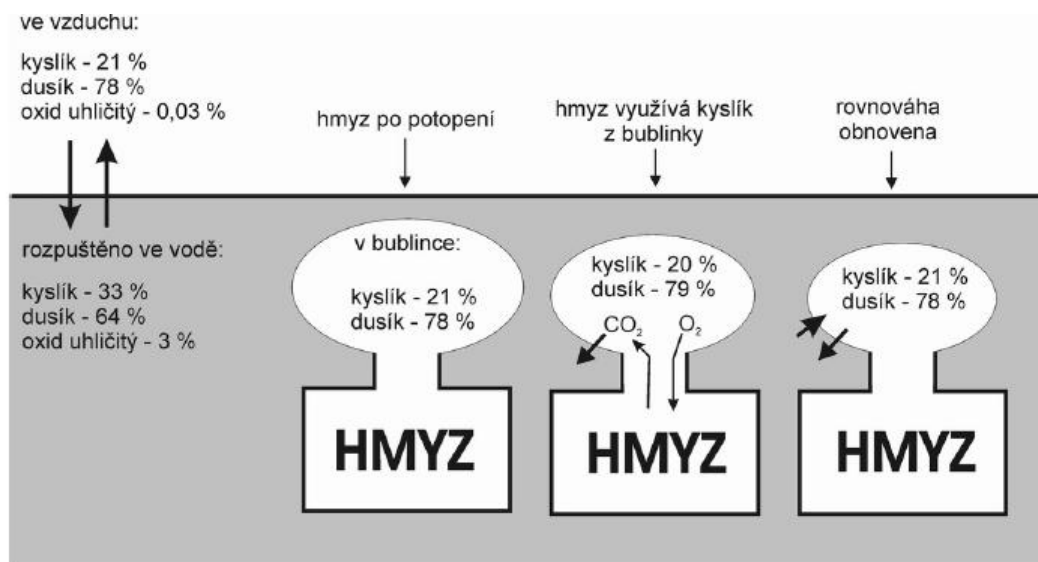
Pokud je většina kyslíku spotřebována na bakteriální rozklad, oxidaci odumřelé biomasy a při respiraci rostlin a živočichů, může nastat hypoxický až anoxický stav, kdy rozsah rozpuštěného kyslíku klesne téměř k nule (Hartman et al. 1998). Jednotlivé druhy se výrazně liší v citlivosti k anoxii. Kolar a Rahel (1993) například testovali vliv anoxie na čtyři druhy vodních bezobratlých (jepici *Callibaetis montanus*, potápníka *Hydaticus modestus*, chrostíka *Hesperophylax occidentalis* a různonožce *Gammarus lacustris*), které vystavili na 48 hodin koncentraci kyslíku  $0,1 \text{ mg.l}^{-1}$ . Nejlépe přeživaly anoxii larvy chrostíka *H. occidentalis* a nejrychleji hynuly jepice *C. montanus*, které jsou tak nejvíce citlivé na obsah kyslíku ve vodě (Obr. 2).

Některé druhy vodních bezobratlých se s anoxií dokáží alespoň dočasně vyrovnat díky fyziologickým nebo behaviorálním adaptacím. Například rak *Orconectes virilis* díky glukóze-6 fosfát dehydrogenáze, kterou produkuje, může přežít i několik hodin anoxie (Lant

a Storey 2011). Některé organismy žijící na dně nebo v sedimentu dokáží při nedostatku kyslíku migrovat vertikálně do více okysličených vrstev (Brönmark a Hansson 2002). Řada vodních bezobratlých si naopak vytvořila důmyslné postupy pro získávání kyslíku, například respirační sifon u komára rodu *Taeniorhynchus*, který slouží podobně jako u jiných skupin vodního hmyzu (zejm. vodních brouků a ploštic) k dýchání vzdušného kyslíku a jedinci tak nejsou závislí na koncentraci kyslíku rozpuštěného ve vodě, nebo tracheální žábry u larvy chrostíka rodu *Anabolia* maximalizující povrch, na kterém dochází k výměně plynů mezi tělem a vodním prostředím (Hershey et al. 2010). Další adaptací je přítomnost hemoglobinu vázajícího více kyslíku, například u larev pakomárů nebo u perlooček (Brönmark a Hansson 2002). Další druhy například vodních brouků využívají princip fyzikálních plic: bublinku naplněnou kyslíkem a dusíkem. Z bublinky uniká dusík do vody a kyslík do ní z vody vstupuje. Když se bublinka zmenší tak, že už není možné do ní dodávat kyslík z vody, musí hmyz na hladinu a vytvořit novou bublinu (Obr. 3). Pokud je bublinka držena tuhým a jemným ochlupením (mikroplastronem) na těle hmyzu tak, že nemůže svůj objem zmenšit, nemusí ji hmyz obnovovat (Faltejsek et al. 2006). Tato morfologická adaptace se vyskytuje především u druhů tekoucích vod, kteří se nemohou opakovaně vynořovat nad hladinu.



Obr. 2: Přežívání organismů vystavených na 48 hodin koncentraci  $0,1 \text{ mg.l}^{-1}$  kyslíku  
 černý kosočtverec = chrostík *Hesperophylax occidentalis*, bílý obdélník = různonožec *Gammarus lacustris*, černý obdélník = potápník *Hydaticus modestus*, bílý kosočtverec = jepice *Callibaetis montanus* (Kolar a Rahel 1993).



Obr. 3: Schéma funkce makroplastronu (Faltejsek et al. 2006).

### 2.2.3. Světlo, průhlednost a turbidita

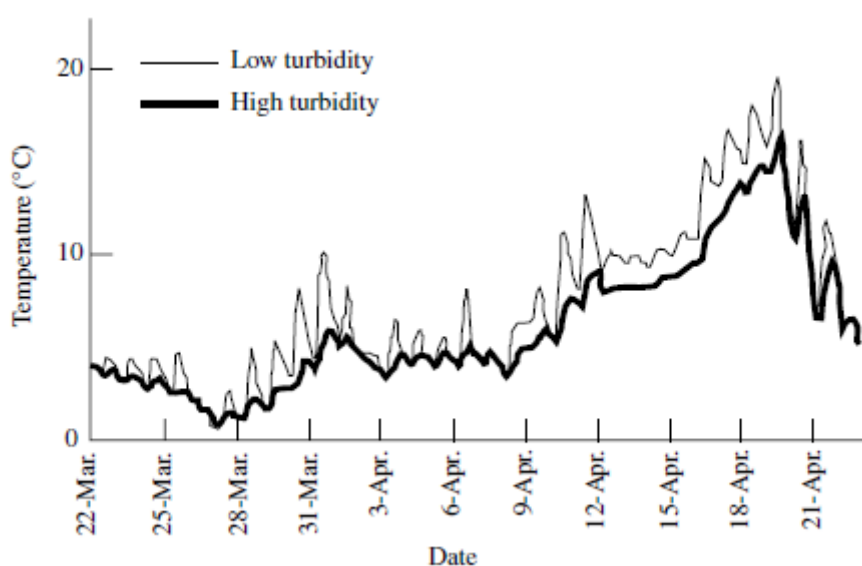
Světlo je důležitým faktorem strukturujícím společenstva v malých vodních nádržích, neboť přímo ovlivňuje fotosyntézu a primární produkci. S tím, do jaké hloubky světlo pronikne, souvisí i barva vody a její průhlednost, takže např. v rašelinných nádržích i za jinak stejných podmínek probíhá fotosyntéza pomaleji vzhledem k vysokému obsahu huminových látek ve vodě (Lellák a Kubiček 1991). V malých dočasných nádržích není primární produkce obvykle limitována světlem s výjimkou nádrží vznikajících na místech pro světlo špatně dostupných, jako jsou např. dendrotelmy v dutinách stromů (Mrva 2003) nebo fytotelmy v paždích listů suchozemských rostlin (Albicocco et al. 2011). V nich následkem nedostatku světla vznikají společenstva, která obsahují téměř výhradně detritivorní, saprotrofní nebo dravé druhy (Griswold a Lounibos 2006).

Denní a sezónní změny světelných podmínek také ovlivňují chování a životní cykly vodních bezobratlých. Například zooplankton reaguje na světlo na úrovni populace vertikální migrací, kdy se přesouvá ve vodním sloupci za fytoplanktonem (Moore et al. 1953). Prodlužování noci během podzimu v temperátních oblastech zahajuje dormanci nebo diapauzu hmyzu (Saunders 2012) a tvorbu klidových vajíček (efípií) u zooplanktonu. Efípia klesnou ke dnu do sedimentu a přečkají zimu, na jaře se z nich následně líhnou noví jedinci (Hairston 1996, Goliáš et al. 2010).

Průhlednost vody (turbidita) je snižována zbarvením vody (např. huminovými látkami v rašelinných vodách) nebo zákalem, který je tvořen rozpuštěnými a rozptýlenými částicemi ve vodě. Zákal také může být způsoben činností a přemnožením planktonních

organismů. Turbidita se obvykle měří v jednotkách NTU (Nephelometric Turbidity Units), které se zvyšují s mírou zákalu. Obvykle se pohybuje v jednotkách až malých stovkách NTU, např. Dunlop et al. (2005) naměřili na horním toku řeky v Queenslandu (Austrálie) hodnoty okolo 7 NTU a na dolním toku okolo 145 NTU. Dalšími používanými jednotkami jsou FTU (Formazin Turbidity Unit) a JTU (Jackson Turbidity Unit).

Turbidita vody ovlivňuje nejen rychlost úbytku světla ve vodním sloupci, ale i další abiotické faktory působící na strukturu společenstev malých vodních nádrží. Vyšší turbidita způsobuje například více prohřátou vrchní vrstvu vody, naopak nízká turbidita dovolí větší prohřátí dna (Williams 2006). Při nižší turbiditě tak dochází k větším výkyvům teploty během dne a noci (Obr. 4).



Obr. 4: Vliv turbidity na teplotu vody měřenou u dna v jednom rybníce v místech s nižší (13 FTU (Formazin Turbidity Unit), tenká čára) a vyšší (32 FTU, silná čára) turbiditou (Williams 2006).

Turbidita také často modifikuje vztah mezi kořistí a predátorem a tím ovlivňuje utváření společenstev nepřímo skrze biotické interakce. Se zvyšující se turbiditou se snižuje vzdálenost, na kterou je predátor schopný vidět svou kořist nebo kořist predátora. V prvním případě může kořist vycítit predátora dříve a dokáže mu uniknout, ve druhém je naopak predátor se zaměřením kořisti rychlejší. Tím turbidita významně ovlivňuje kvalitu habitatu (Chiu a Abrahams 2010). Jako příklad experimentu zabývajícího se vlivem turbidity na interakce mezi predátorem a kořistí lze uvést práci Abrahamse a Kattenfelda (1997), kteří studovali vliv turbidity na predaci jelečka velkohlavého (*Pimephales promela*) okounem žlutým (*Perca flavescens*). Aktivita predátora se snižovala se zvyšující se turbiditou a



celkově počet interakcí byl větší v čisté vodě. Přitom nebyl prokazatelný rozdíl mezi přirozenou mortalitou ve vodě čisté a turbidní (Abrahams a Kattenfeld 1997). Turbidita však v některých případech poskytuje úkryt i predátorovi, popřípadě se dokáže predátor orientovat i jinými způsoby než zrakem, nejčastěji hmatem (Podhradská 2012). Například larvy vážky *Libellula depressa* využívají k vyhledávání kořisti především zrak a hmat (resp. mechanoreceptory), jejich chemorecepce kořisti je zanedbatelná (Rebora et al. 2004). Podhradská (2012) při studiu vlivu turbidity na predáční chování znakoplavky *Notonecta glauca* a larev vážky rodu *Sympetrum* lovcích perloočky zjistila, že zatímco znakoplavka loví stejně při různých hladinách turbidity, *Sympetrum* ulovilo méně kořisti při vyšších hodnotách turbidity. To ukazuje na to, že znakoplavka dokáže k detekci kořisti v turbidní vodě využít i mechanorepcepci (Podhradská 2012), zatímco vážka využívá především zrak, resp. její mechanorecepce může být méně vyvinutá nebo méně efektivní v turbidní vodě.

#### **2.2.4. Chemismus vody: pH, konduktivita a salinita**

Obvyklé pH ve sladkovodních nádržích je 6–9 (Brönmark a Hansson 2002). Kyselé vody s nižším pH se vyznačují nízkou produktivitou, inhibicí fixace dusíku a sníženým rozkladem organických látek. Alkalické vody s vyšším pH jsou produktivnější a díky obsahu  $\text{CaCO}_3$  lépe provzdušňované. Důležitá je rovněž interakce pH s kovy obsaženými ve vodě. Například hliník, pokud se vyskytuje ve vodě s nízkým pH, se stává se pro organismy toxický ve formě  $\text{Al}^{3+}$  iontů (Baker 1982).

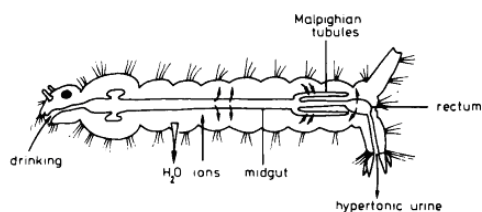
Nízké pH může změnit složení společenstva tak, že se bude skládat pouze z taxonů, které jsou schopné v takových podmínkách žít. Například některé druhy řas preferují vyšší pH a jiné dávají přednost nižšímu pH (Brönmark a Hansson 2002); v prostředí s pH nižším než 4 se řasy nevyskytují (Brock 1973). Zvýšená kyselost vody může mít i subletální důsledky, tj. nemusí nutně způsobovat vyšší mortalitu jedinců, ale může zpomalovat jejich vývoj, snižovat jejich velikost nebo jinak negativně ovlivňovat fitness (Brönmark a Hansson 2002). Například Paradise (2000) zkoumal vliv pH a živin na brouky *Elodes pulchella* a *Prionocyphon discoideus* z čeledi mokřadníkovitých (Coleoptera: Scirtidae) a larvy komára *Aedes triseriatus* (Diptera: Culicidae) v mikrokosmových pokusech. Komáři přežívali déle při vyšší hodnotě pH a za přítomnosti brouků než při pH nižším, samci komárů měli v nižším pH delší vývoj a brouci byli o 35% větší ve vyšším pH (Paradise 2000). To mohlo být způsobeno tím, že nízké pH snižuje sekundární produkci (Plante a Downing 1989), což je způsobeno sníženou tvorbou biomasy (primární produkci),

kteřá je potravou pro herbivory. Zmíněný experiment ukazuje, že ostatní faktory prostředí mohou vliv pH modifikovat.

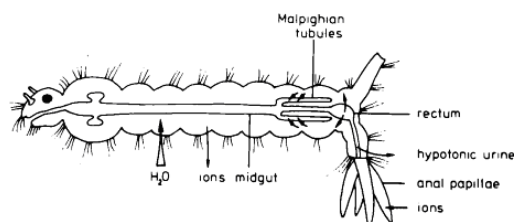
Konduktivita (specifická elektrická konduktance; schopnost vody vést elektrický proud) udává koncentraci rozpuštěných anorganických látek ve formě iontů. Často se jedná o chloridové, dusičnanové, sulfátové a fosfátové anionty a hliníkové kationty (Talling 2009). Se zvyšujícím se vysycháním se zvyšuje konduktivita, protože roste koncentrace iontů ve vodě. Takovému habitatu se budou vyhýbat druhy, které vysokou konduktivitu nesnesou (Williams 2006). Ryby například vyhledávají vodu s nízkou konduktivitou, protože vysoká konduktivita patrně negativně ovlivňuje jejich orientaci (Dunlop et al. 2005). Z hmyzích skupin jsou to naopak někteří pakomáři, kteří se často specializují na kolonizaci efemérních habitatů a tolerují i vyšší hodnoty konduktivity, kolem 120  $\mu\text{S}/\text{cm}$  (Morques et al. 1999).

Salinita na rozdíl od konduktivity udává celkové množství solí ve vodě. Má vliv na osmoregulaci a stavbu těl organismů (Waterkeyn et al. 2008). U hmyzu, stejně jako u ostatních živočichů, je osmoregulace úzce spjata s vylučováním. Osmotické rozdíly mezi vnitřním a vnějším prostředím musí hmyz vyrovnávat prostřednictvím příjmu a výdeje vody a iontů, podle toho, jaké prostředí je na ionty koncentrovanější (Komnick 1977). K účelu regulace iontů slouží u různých skupin hmyzu chloridové buňky, chloridový epitel a anální papily (McCafferty 1983). Larvy jepic, larvy pošvatek a larvy a dospělci vodních brouků mají chloridové buňky roztroušené na povrchu těla, často v druhově specifickém uspořádání. U larev jepic jsou koncentrovány na žaberních lupíncích a po stranách zadečku. Pošvatky mají chloridové buňky koncentrovány na přední a boční straně zadečku, v oblasti mezi tělními články a na žaberních chvostech. U vodních brouků lze chloridové buňky nalézt na téměř libovolné části povrchu těla kromě míst překrytých složenými zadními křídly nebo plastronem (McCafferty 1983). Chloridový epitel nalezneme u larev motýlic, larev vážek, některých druhů larev chrostíků a některých larev dvoukřídých. Jedná se o skvrny na těle, které slouží k přenosu iontů a jsou situované po stranách análního otvoru, zvláště u larev motýlic a u larev vážek vnitřně v rektální části (McCafferty 1983). Larvy některých druhů chrostíků a dvoukřídých ke stejnému účelu využívají tenkostěnné útvary na zadní části zadečku, tzv. anální papily. Rozdíl v obsahu solí je vyrovnáván zvětšováním a zmenšováním rozměru papil (Obr. 5). K odstranění přebytečných solí z organismu pak slouží osmoregulační orgány. Díky schopnosti regulovat množství solí v organismu mohou takové druhy organismů osidlovat i velmi zasolené prostředí.

(A)



(B)



Obr. 5: Larva komára (A) s malou anální papilou ve vodě o vysoké koncentraci solí a (B) s velkou anální papilou ve vodě s nízkou koncentrací solí. Ions = ionty, midgut = střevo, rectum = anální otvor, hypertonic urine = hypertonická moč, hypotonic urine = hypotonická moč, anal papillae = anální papily, Malpighian tubules = malpigické trubice (Komnick 1977).

Hojnost většiny druhů se snižuje s rostoucí salinitou, tak jak klesá účinnost všech výše zmíněných typů osmoregulace. Zvýšená salinita také vede často k vymizení méně tolerantních druhů ze společenstva a zvýhodnění přizpůsobivých druhů. Salinita proto ovlivňuje kolonizační chování, populační dynamiku a utváření společenstev. Je detekována kolonizátory, protože rozhoduje o jejich přežití a fitness: například vyšší salinita snižuje rychlost vývoje a schopnost přežití u pakomárů a schopnost přežití komárů (Carver et al. 2009). Ačkoli vyšší salinita negativně ovlivňuje růst a rozmnožování, jsou někteří živočichové přizpůsobivější, než by vyplývalo z jejich přirozeného výskytu. Například potápníci rodu *Nebrioporus* a vodani rody *Ochthebius* mají širší rozsah tolerance salinity, než odpovídá prostředí, ve kterém žijí (Céspedes et al. 2013). Někdy se mohou lišit i druhy v rámci jednoho rodu, například u ryb *Lucania parva* a *L. goodei* (Cyprinodontiformes: Fundulidae). V reakci na kyslík a teplotu se oba druhy neliší, *L. parva* však lépe snáší vyšší salinitu a méně jí vyhovuje voda s nižší salinitou (Dunson a Travis 1991).

### 2.2.5. Habitatová heterogenita a komplexita

Habitatová heterogenita, která ovlivňuje společenstva, představuje variabilitu přírodních podmínek. Můžeme ji charakterizovat pomocí počtu nik v ekosystému (Shade et al. 2008) a rozdělit na heterogenitu v čase a prostoru. Prostorová heterogenita charakterizuje vlastnosti prostředí a zahrnuje mimo jiné i již diskutované gradienty teploty a obsahu rozpuštěného kyslíku ve vodním sloupci. Prostorová heterogenita hraje důležitou roli ve stabilitě ekosystémů, protože dovoluje kořisti vyhnout se predaci (Boukal 2014) nebo

umožňuje desynchronizovat oscilace typické pro systémy predátor-kořist (Nisbet et al. 1998). V případě pozitivní korelace mezi diverzitou a heterogenitou může vzrůstající prostorová heterogenita nepřímo ovlivnit další ekologické procesy. Vzrůstající prostorová heterogenita například nepřímo snižuje variabilitu společenstva poskytnutím většího počtu nik a refugií před predátory a disturbancemi (Brown 2003). Někteří autoři se domnívají, že lze měřením prostorové heterogenity odhadnout počet druhů (Thompson a Townsend 2005).

Se zvyšující se rozmanitostí struktury habitatu (např. díky přítomnosti submerzní vegetace) se také zvyšuje habitatová komplexita (Kovalenko et al. 2012), která pozměňuje interakce mezi predátorem a kořistí a tím ovlivňuje utváření společenstev. Vyšší komplexita vede obvykle k nižší schopnosti predátora ulovit kořist, ale v některých případech ji může i zvyšovat (Klečka a Boukal 2014). Pozitivní vliv komplexity prostředí může být patrný na hojnosti a diverzitě vodních druhů (Atilla et al. 2005), přičemž kromě vlivu na intenzitu biotických interakcí může komplexita ovlivňovat i schopnost rozmnožování některých skupin. Některé druhy vodního hmyzu, mezi nimi některé vážky nebo potápníci rodu *Dytiscus*, například potřebují pro ovipozici pletiva vodních rostlin, ať už živých nebo mrtvých (Inoda 2011). Přítomnost vodních rostlin tak ovlivňuje utváření společenstev nikoli jako zdroj potravy, ale jako faktor utvářející podmínky habitatové heterogenity a lze jej tedy zařadit i do tohoto přehledu vlivu abiotických faktorů.

Důležitou roli v kolonizaci malých vodních nádrží hraje i substrát dna, který slouží jako prostor pro život, zdroj potravy a úkryt. Může být téměř homogenní (např. jemný organický detrit) nebo se skládat z více druhů materiálů o různě velikých částicích. Podle vlastností substrátu lze odhadnout, jaké druhy hmyzu a jiných bezobratlých se v něm budou nacházet. Některé druhy bezobratlých dávají přednost kamenitému, jiné písčitému či bahnitému substrátu (Ward 1992). Zároveň záleží na barvě i velikosti částic, ze kterých se substrát skládá. Hraje tedy roli velikost částic, například bentické řasy dávají přednost malým kamenům před šterkem a pískem (Svoboda 2009), i barva substrátu. Substrát může pro některé živočichy představovat útočiště, kde využívají hlavně jeho barvu pro maskování, případně se v něm ukrývají. Tato funkce se zřejmě může u různých organismů uplatňovat v různé míře. Například při výběru substrátu potápníci *Potamonectes canaliculatus* a *Ilybius subtilis* dávali vždy přednost substrátu podobného zbarvení svého těla bez ohledu na strukturu substrátu (Nyklíčková 2009). Vliv substrátu na kanibalismus u vážky *Libellula quadrimaculata* nebyl prokázán, ale dle dat za to mohlo málo opakování (Peroutka 2010).

Protože jílové částečky mají poměrně velký povrch, soustřeďuje se na nich nárůst mikroorganismů, sinic a řas představujících vhodnou potravu pro herbivory a detritivory

(Cummins 1973). Struktura a typ substrátu tak může průběh kolonizace ovlivňovat tím, jaké potravní strategie budou na daném místě zvýhodněny. Různé druhy pakomárů (Diptera: Chironomidae) preferují různé druhy substrátu, přičemž některým druhům substrátu se mohou vyhýbat. Typ substrátu tedy může zásadně ovlivňovat výsledné složení společenstva. Při experimentu v rybničním prostředí s jílovým, bahnopískovým a štěrkopískovým substrátem, byla nejnižší abundance pakomárů nalezena v jílovém substrátu a dominoval rod *Chironomus*. V bahnopískovém a štěrkopískovém substrátu dominoval druh *Kiefferulus dux* (Francis a Kane 1995). Proč si druhy pakomárů vybíraly dané typy substrátu, není přesně známo, nicméně druhová bohatost roste se zvětšující se velikostí částecek substrátu (Rae 2004). Pakomáři *Cricotopus sylvestris*, *Psectrocladius limbatellus* a *Tanytarsus fimbriatus* rovněž preferují různé substráty. *Cricotopus sylvestris* dává přednost řase *Cladophora* a organickému materiálu, *P. limbatellus* volí substrát s *Cladophorou* a *T. fimbriatus* organický substrát (Chaloner a Wotton 1996). Obdobně bylo zjištěno, že pro různonožce *Hyaella azteca* a pakomára *Chironomus tentans* je organický substrát velmi důležitý pro jejich život a vývoj, neboť se živí organickým materiálem v širokém rozmezí velikosti částic (Suedel a Rodgers 1994).

### 2.2.6. Hydroperioda a disturbance

Hydroperioda charakterizuje průběh stavu vody na dané lokalitě a její gradient patří k základním faktorům strukturujícím společenstva vodních organismů (Wellborn et al. 1996). Delší vodní fáze hydroperiody umožňuje organismům s delším vývojem úspěšně dokončit životní cyklus a poskytuje jim i více času pro úspěšnou kolonizaci. Délka vodní fáze hydroperiody je přímo závislá na přísunu vody z průsaků a srážek, povětrnostních podmínkách a vlastnostech nádrže (hloubka, plocha, druh substrátu). Podle délky vodní fáze můžeme dočasné nádrže rozdělit na efemérní, které brzy po naplnění vodou vyschnou, epizodické, které mohou zůstat zaplavené i několik měsíců, a téměř permanentní, které vodu mají i několik let (Dobiáš 2009).

Pokud vodní organismy nedokončí vývoj předtím, než dočasná nádrž začne vysychat, musí zůstat a suchu se přizpůsobit. V opačném případě mohou migrovat do jiného vodního prostředí nebo suchu přečkat na původním místě (Wellborn et al. 1996). Například někteří pakomáři, kteří nestihnou dospět před vyschnutím nádrže (např. *Chironomus pseudothummi* nebo *Chironomus plumosus*), přečkávají suchu zahrabaní několik centimetrů

do sedimentu (Drake 2001). Na druhé straně jsou temporární nádrže, které vysychají, některými druhy přímo vyhledávané. Bývají to zejména druhy, které mají vajíčka ve velmi odolných obalech (Wellborn et al. 1996). Velké druhy bezobratlých, například žábronožky (Anostraca), běžně se vyskytující v temporárních vodách, se často ve vodách permanentních nenacházejí z toho důvodu, že se v nich nachází příliš mnoho predátorů z řad obratlovců nebo vyschnutí vajíček potřebují ke svému vývoji (Bohonak a Whiteman 1999). Podobné vysvětlení zřejmě platí pro různé menší druhy zooplanktonu, které před vyschnutím nádrže tvoří efipia a přizpůsobují hydroperiodě období svého rozmnožování (Smith a Snell 2012). Některé druhy jsou také zřejmě schopny předpovídat zavodnění nádrže v blízké budoucnosti. Například někteří komáři (rodu *Aedes* a *Culiseta*) kladou vajíčka na vyschlá místa, která jsou brzy poté naplněna vodou (Drake 2001). Podobně je to u šídla *Sympetrum depressiusculum*, které je zřejmě specializované na osídlování dočasných tůní v nivách velkých řek (Dolný a Bárta 2008).

Disturbance neboli výrazné narušení prostředí ovlivňuje strukturu společenstva a ekosystémové procesy, vodní ekosystémy nevyjímaje (Moore 2004). Disturbance může být podle jiných autorů definována jako abiotický faktor, který působí stres nebo smrt ve společenstvech (Chase 2003). Hybnou silou disturbancí mohou být fyzikálně-chemické i biologické procesy. Disturbanci mohou způsobit i nově zavlečené nebo vymizelé druhy, výkyvy v obsahu živin nebo znečištění, počasí a pohyb vodní masy. Příklad disturbance v malých stojatých vodách představuje např. přeplavení tůní v nivě řeky během povodně (Williams 2006).

Disturbance jsou hlavním zdrojem prostorové a časové heterogenity ve struktuře a dynamice společenstva, působí na abundanci druhů, produkci systému a cyklus živin a energie. Se zvyšující se disturbancí klesá diverzita druhů (Chase 2003). Na základě intenzity a délky působení může navíc disturbance natrvalo změnit podobu celého ekosystému (Clark et al. 2013). Hypotéza středního narušení („intermediate disturbance hypothesis“) předpokládá, že nejvyšší druhová diverzita nastává při středních hodnotách narušení prostředí (Collins a Glenn 1997).

### **2.3. Vliv prostředí na utváření společenstev**

Jak vyplývá z předchozí kapitoly, fyzikální faktory prostředí limitují distribuci a spolu s biotickými interakcemi určují úspěšnost druhů v daném společenstvu (Wellborn et al. 1996). Vznik a strukturování společenstva proto není dáno jen procesem kolonizace, ale

závisí také na dlouhodobějších interakcích mezi úspěšnými kolonizátory, protože s časem se mění složení populací, a to i vlivem emigrace a imigrace a heterogenitou prostředí (Sousa 1984, Holt et al. 2003).

Disperze a kolonizace jsou zejména v případě temporálních vod klíčovými procesy spojujícími jednotlivá společenstva v širším okolí do tzv. metaspolečenstva. Disperzní dynamiku ovlivňují mimo jiné interakce mezi odlišnými vektory působícími při kolonizaci, tj. rozdílné působení větru a živočichů přenášejících propagule (Vaschoenwinkel et al. 2008).

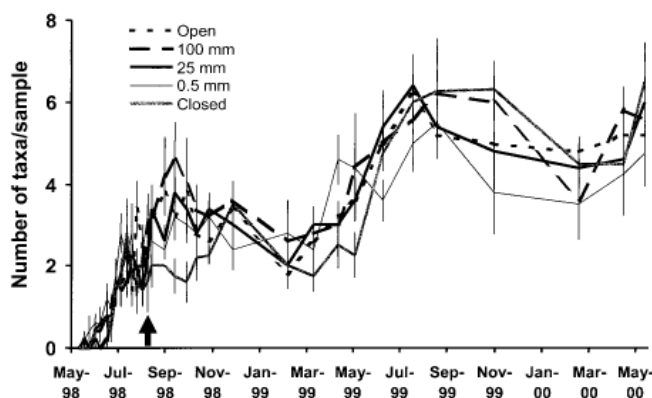
Utváření společenstva je závislé na vlastnostech prostředí i jednotlivých druhů živočichů. Abiotické a biotické faktory mohou ovlivnit, jaké společenstvo se utvoří, ale to nutně neznamená, že se v oblastech s podobnými podmínkami prostředí musí nacházet podobná společenstva. Mohou se od sebe svým uspořádáním lišit i díky tomu, v jakém pořadí druhy oblast kolonizovaly. Rané (pionýrské) druhy mají zpočátku vysokou abundanci ve společenstvu. Mohou tak ovlivnit, jaké druhy je budou následovat; tento jev je označován jako efekt priority (Mergeay et al. 2011). Možnou příčinou rozdílných společenstev ve shodných podmínkách prostředí pak může být právě rozdílné načasování příchodů a pořadí druhů při kolonizaci (Chase 2003). K testování vlivu efektu priority je zapotřebí, aby abiotické faktory byly shodné a vstup daných druhů do společenstva probíhal po delší časové období.

V následující části se věnuji procesu kolonizace z obecnějšího pohledu, takže kromě stojatých vod se okrajově zmíním i o tekoucích vodách. Při kolonizaci se organismy rozšiřují do nových oblastí a habitatů nebo se navrací do rozrušených habitatů, které dříve obývaly. Úspěšný kolonizátor by měl být schopný efektivní disperze. Kolonizace může být proto různého typu s ohledem na způsob, kterým se dané organismy do prostředí dostávají. Do stojatých vod se dostávají kolonizátoři pasivně především pomocí větru nebo přenosem na dalších živočiších, u naprosté většiny vodního hmyzu se tak ale děje aktivní disperzí – letem (Kepčija et al. 2010). Aktivní kolonizátoři potřebují dostatek energie k pohybu a musí umět lokalizovat a vybrat vhodný habitat, aby byli úspěšní. Pasivní kolonizátoři se obvykle přemísťují v klidovém stádiu, popřípadě se dospělí jedinci přichytí na živočicha, který je přemístí – to platí především pro malé druhy, například zástupce vodních plžů (Williams 2006).

Kolonizaci lze charakterizovat její rychlostí, která udává počet jedinců kolonizujících daný prostor za daný čas (Kraus a Vonesh 2010). Kolonizace bývá nejrychlejší na začátku a poté se postupně zpomaluje, neboť kolonizující druhy se rekrutují

z omezeného regionálního souboru druhů („species pool“) nacházejících se v blízkých habitatech a schopných nalézt a kolonizovat dané prostředí. Například při kolonizaci říčního kanálu v Ontariu byla po 109 dnech kolonizace rychlost 0,18 druhu za den a po 373 dnech jen 0,03 druhu za den, což ukazuje na vyčerpání kandidátů na nové kolonizátory v regionálním souboru druhů (Williams 2006).

Rychlost kolonizace se také může měnit v závislosti na sezóně (některé druhy mohou dispergovat jen v omezeném časovém rozpětí) a struktuře okolního prostředí (lze např. předpokládat, že vodní plocha v otevřené krajině je kolonizátory dosažena snadněji, než pokud je překryta vegetací). Vliv překážek vytvořených zakrytím vodní hladiny plachtami s různou velikostí ok a různých způsobů pasivního přenosu na proces kolonizace malých vod zooplanktonem v dvouletém experimentu zkoumali Cáceres a Soluk (2000). Žádná z překážek neměla na kolonizaci výraznější vliv. Nejvýznamnějšími vektory zooplanktonu byly vítr a déšť, vliv biotických vektorů zůstal zanedbatelný. Časnými jarními kolonizátory byli vířníci a klanonožci, rychlost kolonizace se poté snížila na přelomu srpna a září prvního roku (šipka v Obr. 6), zatímco kolonizace novými druhy trvala až do července druhého roku (Obr. 6). Tyto výsledky ukazují, že průběh kolonizace a utváření společenstva zásadně ovlivňuje sezonalita, protože během zimy se počet druhů v pokusu spíše snižoval. Významné sezónní rozdíly ve společenstvech vodního hmyzu kolonizujícího drobné vodní plochy experimentálně zjistil také Soukup (2013).



Obr. 6: Počet taxonů kolonizujících různá experimentálně manipulovaná prostředí v čase. Jednotlivé čáry znázorňují typ prostředí, tj. zcela nezakrytá nádoba nebo nádoba přikrytá sítí s různou velikostí ok (Cáceres a Soluk 2002). open = zcela otevřené prostředí, closed = zcela přikryté prostředí



Kolonizátoři (především aktivní) mohou porovnávat vlastnosti habitatů. Záleží na podmínkách původního a nového habitatu, tedy nejen na tom, odkud organismy přicházejí, ale také na tom, podle čeho si daný habitat vybírají, zda o tom samy mohou rozhodovat a zda se pohybují aktivně (Williams 2006). Proto s kolonizací úzce souvisí výběr habitatu, kterému se věnují v následující části.

### **2.3.1. Výběr habitatu a riziko predace**

Výběr habitatu jedincem představuje nenáhodné využití dostupných podmínek a zdrojů závisící na riziku a výhodách daného habitatu (Mayor et al. 2009). Organismy obvykle aktivně vybírají kolonizované habitáty podle jejich kvality zahrnující jejich biotické (riziko predace, dostupnost zdrojů) a abiotické charakteristiky. Obecně by mělo platit, že kolonizující druhy si vybírají takový habitat, ve kterém by měly dosáhnout co největší fitness (Binckley a Resetarits 2005). Habitatová selekce v odpovědi na interakci druhů pak může vytvářet kladné nebo záporné kovariance mezi distribucemi druhů (Resetarits 2005).

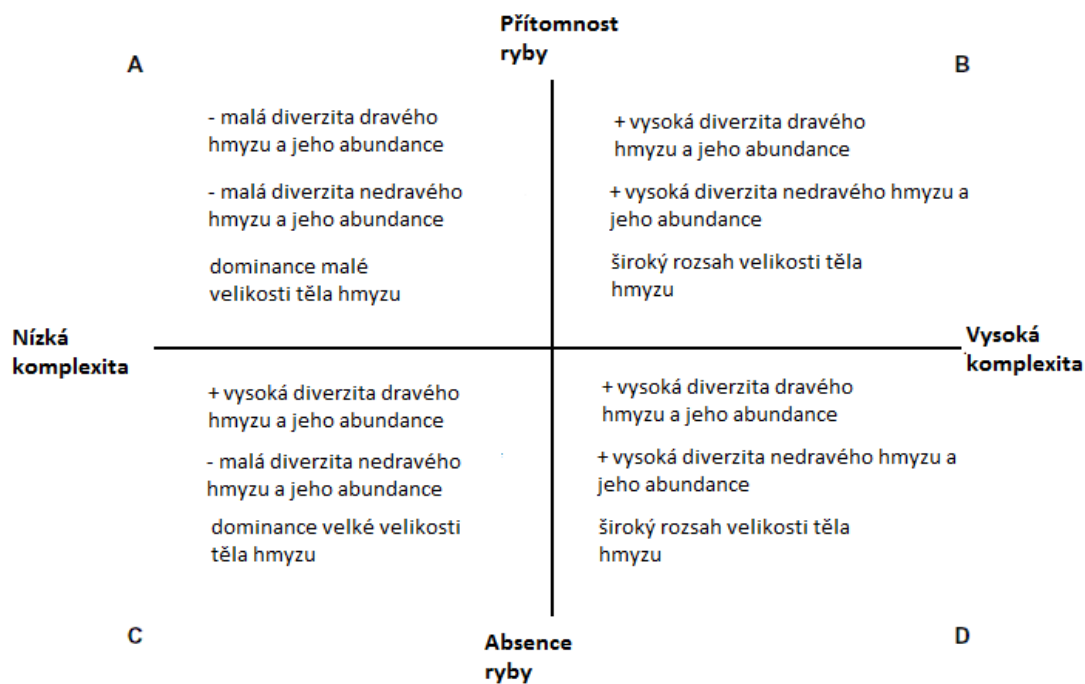
Výběr habitatu často závisí na přítomnosti vrcholového predátora během kolonizace včetně kladení vajíček (Kraus a Vonesh 2010). To může vést k velkým odlišnostem v uspořádání a diverzitě vodních společenstev. Schopnost detekovat predátora vizuálně nebo jiným způsobem zvyšuje šanci přežít nebo koexistovat. Výběr možného habitatu pro kladení na základě predačního rizika je důležitý i pro reprodukční úspěšnost samic. Kolonizující jedinci se proto snaží vyhýbat místům s predátory (Resetarits 2005) a to i v případech, kdy je predátor uměle limitován v pohybu (např. umístěním do malé klece ponořené do dané nádrže): nemůže tak aktivně lovit a uvolňuje pouze chemické látky, které signalizují jeho přítomnost (Åbjörnsson et al. 2002). Může přitom ale docházet i ke kaskádovým jevům, kdy některé druhy využívají toho, že jejich kompetitoři nebo predátoři jsou odrazováni přítomností vrcholového predátora (Kraus a Vonesh 2010).

Trofické interakce jsou kromě přímého vlivu abiotických faktorů (vymezení fundamentální niky) ovlivňovány i nepřímo v závislosti na druhové diverzitě. Diverzita predátorů obvykle roste s diverzitou, množstvím a hustotou kořisti (Brönmark a Hansson 2002), ale predátoři zároveň redukují kořist tím, že zvyšují její úmrtnost a potlačují stresem rozmnožování (Belgrano et al. 2006). Může to vést k lokálnímu vymírání kořisti a snížení její diverzity. Predátoři ale zároveň mohou snižovat kompetici mezi jedinci nebo různými druhy kořisti a zabraňovat tak konkurenčnímu vyloučení (Brönmark a Hansson 2002).

Intenzitu predace ve vodě ovlivňuje, kromě jiného, přítomnost vegetace a obecně komplexita prostředí, která ovlivňuje přežívání kořisti v závislosti na vlastnostech predátora a kořisti. Ochranná funkce vegetace pro kořist závisí také na vztahu mezi hustotou fauny a vegetace (Scheinin et al. 2012). S rostoucí hustotou vegetace roste komplexita prostředí a prostředí tak poskytuje více nik. Riziko predace je nejvyšší v prostředí volné vody bez vegetace, nižší v prostředí se zakořeněnými rostlinami a nejnižší při přítomnosti hustých vláknitých řas (Camp et al. 2012). Obecně je s hustotou vegetace také spojena hustota a diverzita organismů, s hustotou vegetace roste diverzita organismů (Scheinin et al. 2012). Na jednu stranu je to způsobeno tím, že hustá vegetace poskytuje lepší úkryt pro kořist, zároveň nízká hustota vegetace je lepší pro hledání kořisti predátorem. Herbivorům poskytuje hustá vegetace dostatečné množství potravy a naopak.

Detekce vrcholového predátora (např. ryb) kořisti má proto spolu s komplexitou prostředí významný vliv na složení společenstva. Výsledky vzájemné interakce přítomnosti a absence ryb a vysoké či nízké komplexity se od sebe liší. Podle Hershey et al. (2010) je málo rozmanité společenstvo pouze v prostředí s nízkou komplexitou a přítomností ryb (Obr. 7).

Konečně v mokřadech s méně vyhraněnými rozdíly mezi terestrickou a vodní fází může hrát roli při výběru habitatu i další heterogenita prostředí. V pokusu sledujícím kolonizaci meiofaunou v umělých sníženinách naplněných vodou a napodobujících tak přírodní podmínky se ukázalo, že hustota kolonizujících epibentických klanonožců byla mnohem vyšší ve sníženinách než v prostorech bez nich. Hustota zároveň rostla se zvyšující se hloubkou sníženin (Sun a Fleeger 1994).



Obr. 7: Vliv predátora a komplexity prostředí na společenstvo hmyzu (podle Hershey et al. 2010).

## 2.4. Shrnutí rešerše a východisko k experimentální části

Mezi hlavní abiotické faktory působící na vodní organizmy patří teplota, obsah rozpuštěného kyslíku, turbidita, pH a konduktivita. Abiotické faktory ovlivňují utváření společenstev přímo i nepřímo. Teplota nepřímo ovlivňuje rychlost kolonizace, protože při optimální teplotě bude počet kolonizátorů vyšší, a vymezuje druhové složení společenstva podle schopnosti žít a rozmnožovat se při dané teplotě (Brönmark a Hansson 2002, Hershey et al. 2010). Role teploty je klíčová i pro množství rozpuštěného kyslíku, které se se stoupající teplotou snižuje. V prostředí s vyšší turbiditou se zkracuje vzdálenost, na kterou je vizuální predátor schopen rozpoznat kořist, a dochází tak k oslabování trofických interakcí (Williams 2006). Vegetace také může poskytovat úkryt před predátorem, zároveň mnoho druhů živočichů a řas a sinic může růst i na jejím povrchu.

Nejčastěji bývá v souvislosti s utvářením společenstev bezobratlých v malých vodních nádržích zkoumán vliv jednoho abiotického faktoru. Dosud ale nebyl v manipulativním pokusu zkoumán současný vliv dvou faktorů, např. heterogenity prostředí a turbidity, a není tak známo, nakolik se vlivy jednotlivých faktorů sčítají nebo ruší. Tímto tématem se zabývám v experimentální části práce.

## 3. Experimentální část

### 3.1. Materiál a metody

Ke zjištění vlivu vybraných abiotických faktorů (vliv umělé vegetace a vliv přidaného jílu) na utváření společenstev jsem provedla mesokosmový kolonizační experiment. Cílem bylo zjistit rozdíly ve složení celého společenstva v závislosti na prostředí: zda vegetace slouží jako úkryt kořisti či predátora a zda přidaný jíl chrání díky zvýšené turbiditě kořist před vizuálním predátorem nebo případně představuje potravní zdroj pro detritivory. Zkoumala jsem také, jaký je výsledek kombinace obou typů prostředí.

#### 3.1.1. Založení a průběh pokusu

Experiment probíhal 3 měsíce od 13. 7. 2012 do 10. 10. 2012 na pozemku Pedagogické fakulty JU v areálu univerzitního kampusu v Českých Budějovicích (48.9756292°N, 14.4468561°E). Celkem bylo použito 70 nádob, v nichž byla vytvořena 4 prostředí (treatmenty): kontrolní prostředí bez umělé vegetace a jílu, prostředí s vegetací, prostředí s jílem a kombinace vegetace a jílu (Obr. 8). Pro simulaci vegetace byly vytvořeny umělé rostliny z plastové síťoviny a jíl byl dovezen z pískovny Cep I. u Suchdola nad Lužnicí. Do nádob s vegetací jsem umístila 3 rostliny a do nádob s jílem jsem v každé nádobě rozmíchala celkem 45 g jílu.



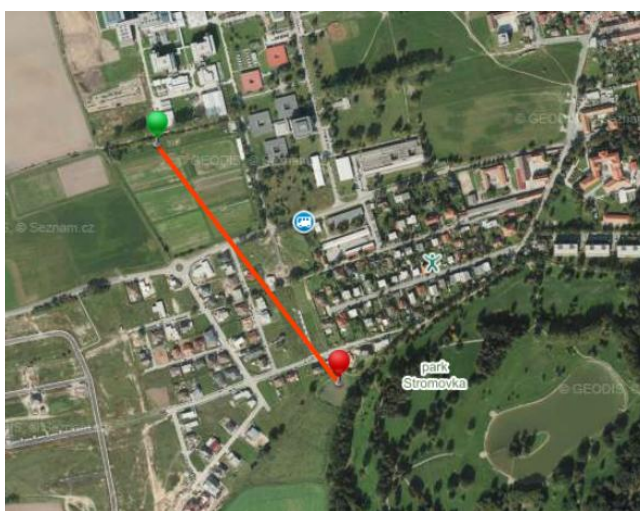
Obr. 8: Maltovníky- treatment jíl (A), vegetace a jíl (B), kontrola (C). Stav ze dne 7. 9. 2012.

Všechny nádoby (maltovníky z černého plastu) byly opatřeny odtokem se sítkem pro případ vydatných dešťů a dále tkaninovým můstkem, který vedl od okraje nádoby směrem dovnitř pro možnou migraci živočichů. Nádoby byly před zahájením pokusu naplněny do úrovně odtoku 45 litry vodovodní vody, na dno byl umístěn písek (600 ml) a

bylo přidáno 180 ml rybníční vody z Nového vrbenského rybníka pro inokulaci fytoplanktonu a zooplanktonu (filtrováno přes sítko o velikosti ok 40  $\mu\text{m}$ ). Jako zdroj fosforu jsem přidala 0,25 ml  $\text{NaH}_2\text{PO}_4$  ( $0,2 \mu\text{g.l}^{-1}$ ). Dne 19. 7. 2012 jsem ještě do každého maltovníku dodala 60 ml vzorku zooplanktonu z rybníka Domin ( $49.0042581^\circ\text{N}$ ,  $14.4403861^\circ\text{E}$ ).

Kolonizace vodním hmyzem a dalšími bezobratlými následně probíhala spontánně z okolních vodních ploch, z nichž nejbližší je vzdálena 500 m a jedná se o umělou retenční nádrž o délce 50 m a šířce 30 m (červený bod v Obr. 9A a plocha 3 v Obr. 9B). V okruhu 1 km od pokusné plochy v době konání pokusu možné zdrojové lokality kolonizátorů zahrnovaly ještě velkou umělou nádrž Bagr (250 m dlouhá a 120 m široká) v parku Stromovka (plocha 4 v Obr. 9B), dále malou vodní nádrž v části Na Samotách a několik vodních ploch mezi ulicemi Branišovská a U Hada (plochy 1 a 2 v Obr. 9B).

A)



B)



Obr. 9: A) Poloha nejbližší vodní plochy (červený bod) od pokusné plochy (zelený bod). B) Hlavní vodní plochy do vzdálenosti 1 km v okolí pokusné plochy (červené a zelené body). Zdroj: [www.mapy.cz](http://www.mapy.cz).



Obr. 10: Pokusná plocha s dvojřadami maltovníků a Malaiseho pastmi (naznačena světová orientace v prostoru: J = jih, Z = západ, S = sever, V = východ).

Po celou dobu pokusu se dvakrát týdně voda ručně míchala. Zároveň byly ve dvou nádobách po celou dobu pokusu umístěny datalogery pro měření teploty (v treatmentu s vegetací a treatmentu s jílem). Průběhy teplot měřené v jednotlivých měsících v treatmentu s jílem a s vegetací se od sebe lišily pouze nepatrně (Obr. 15 v příloze). Sběr vzorků z mesokosmů probíhal ve třech etapách (Obr. 11). Vždy po měsíci (10. 8., 6. 9., 10. 10.) byla destruktivně vzorkována třetina nádob, jejich obsah se sléval přes sítku s velikostí ok 250  $\mu\text{m}$  a byl zafixován v 80% ethanolu. Na začátku pokusu a před odběrem vzorků byla ve všech mesokosmech měřena teplota, pH, vodivost, koncentrace kyslíku a turbidita.

Č	T	T	Č	Č	T	T	Č	Č	T	T	Č
1	V	V	13	25	J	V	37	49	J	J+V	60
2	J	J	14	26	0	V	38	50	V	J+V	61
3	0	J+V	15	27	J+V	J	39	51	J	V	62
4	J+V	J	16	28	0	0	40	52	J+V	J	63
5	V	0	17	29	J+V	J+V	41	53	0	V	64
6	0	J	18	30	V	J	42	54	J	J	65
7	J+V	V	19	31	J	V	43	55	V	J+V	66
8	J	J+V	20	32	J	J+V	44	56	0	J	67
9	V	J	21	33	V	J+V	45	57	V	0	68
10	0	V	22	34	0	J	46	58	V	0	69
11	J+V	0	23	35	0	V	47	59	0	J+V	70
12	0	J+V	24	36	J+V	0	48				

Obr. 11: Prostorové uspořádání maltovníků (Č = číslo maltovníku) s daty jejich vzorkování a popisem treatmentu (T). J = jíl, V = vegetace, J+V = jíl a vegetace, 0 = kontrola (bez vegetace a bez jílu). Datum rušení maltovníků: žlutá = 10. 8. 2012, oranžová = 6. 9. 2012, bez podkladu = 10. 10. 2012.

### 3.1.2. Zpracování a analýza dat

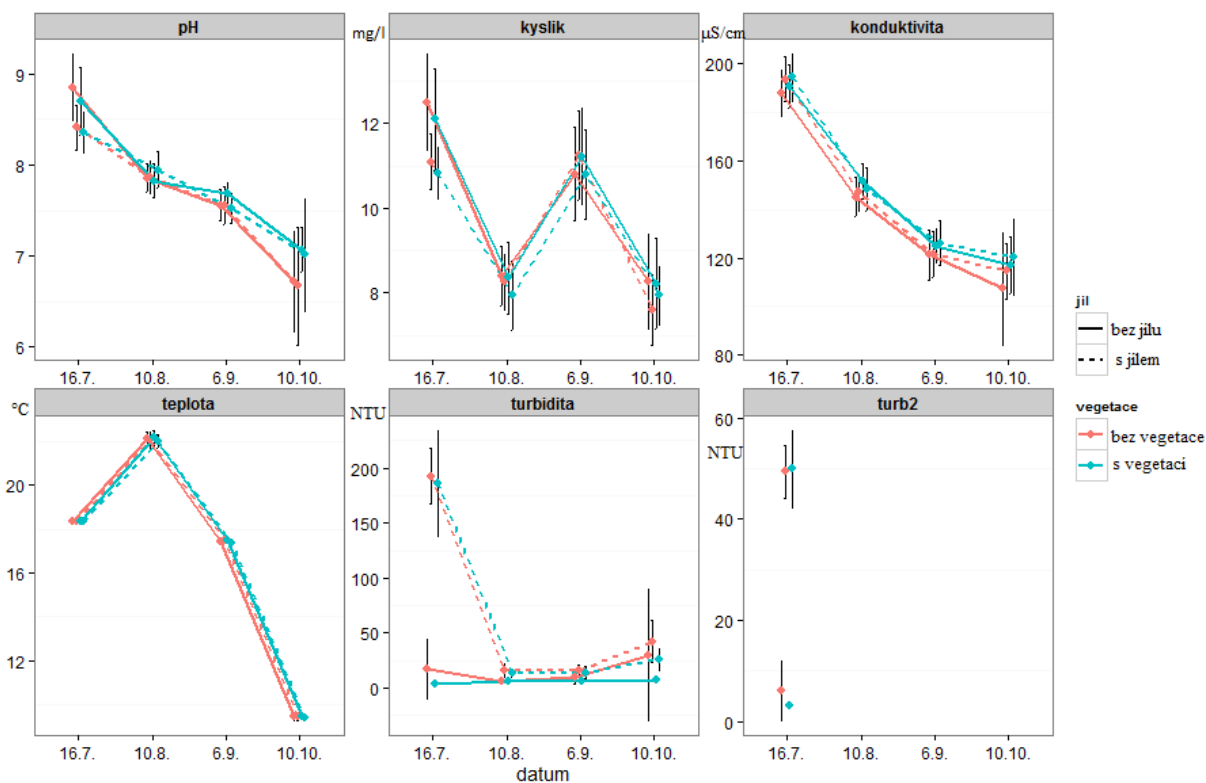
V rámci této práce jsem analyzovala vzorky sbírané na konci experimentu dne 10. října 2012 z 23 maltovníků (Obr. 11). Tato data udávají koncový stav společenstva po kolonizaci, která trvala tři měsíce. Nejprve byli ze vzorků vytrženi velcí jedinci (velikost nad 6 mm) s nejnižší četností výskytu, většinou vrcholoví predátoři: *Rhantus frontalis*, *Enochrus* cf. *quadripunctatus*, *Hygrotus impressopunctatus*, *Hydroporus palustris*, *Corixa* sp. a *Notonecta* sp. Zbýlý materiál byl následně rozdělen v Petriho misce na čtyři části a jedna náhodně vybraná čtvrtina byla detailně roztříděna (u několika pilotních vzorků byly roztříděny všechny čtvrtiny, aby bylo možné zjistit variabilitu získaných dat danou náhodnými chybami během procesu dělení). Vzorky jsem třídila do následujících taxonomických skupin jepice (Ephemeroptera), brouci (Coleoptera), dvoukřídlí (Diptera) bez pakomárů (Chironomidae), pakomáři, měkkýši (Gastropoda), ploštice (Heteroptera) a kroužkovci (Annelida). Zároveň byli jedinci rozděleni podle trofických skupin na predátory (Coleoptera, Heteroptera), herbivory (Ephemeroptera, Gastropoda) a detritivory (Annelida, Chironomidae). V čeledi Chironomidae byly zřejmě zastoupeny i jiné trofické skupiny, ale předpokládala jsem, že jejich počet byl relativně malý; detailní determinace všech zástupců čeledi byla nad rámec této práce.

Ke zpracování byla použita všechna kvantitativní data z 23 maltovníků. Byl spočítán průměr a směrodatná odchylka celkového počtu jedinců v jednotlivých taxonomických a trofických skupinách ve všech prostředích. Protože nebyla splněna podmínka pro Poissonovo rozdělení, byl pro trofické i taxonomické skupiny použit zobecněný lineární model s negativně binomickým rozdělením. Nejprve byl model sestaven pro vliv vegetace, jílu a jejich interakce a následně byly faktory odstraňovány, dokud nebylo dosaženo nejlepšího AIC skóre. Dále jsem pomocí dvoucestné ANOVY porovnávala vliv obou manipulovaných faktorů prostředí na následující abiotické faktory: pH, vodivost, teplota, rozpuštěný kyslík a turbidita (míchaný a nemíchaný systém) abych zjistila, zda se některé z nich významně lišily mezi jednotlivými treatmenty. Data byla zpracována v programu R verze 3.0.2 (R Development Core Team 2014).

### **3.2. Výsledky**

Prostředí vytvořené v maltovnících odpovídalo zhruba mezotrofnímu typu vody. Hodnota pH postupně klesala od hodnoty 9 do 6. Množství kyslíku kolísalo mezi 14 a 6 mg.l<sup>-1</sup>. Na konci prvního měsíce došlo oproti počátku k poklesu obsahu rozpuštěného kyslíku, zřejmě díky sezónnímu průběhu teploty a částečně nárůstem biomasy. Další nárůst kyslíku byl zapříčiněn poklesem teploty a v říjnu, kdy obsah kyslíku poklesl nejvíce, zřejmě převládala vliv dekompozice a nízké fotosyntetické aktivity řas. Konduktivita od začátku pokusu klesala z hodnoty 200  $\mu\text{S}\cdot\text{cm}^{-1}$  k hodnotám kolem 120  $\mu\text{S}\cdot\text{cm}^{-1}$ , protože docházelo k vymývání iontů dešťovou vodou. Přidání jílu na počátku pokusu významně zvýšilo turbiditu, která ale následně začala rychle klesat, protože jíl byl zpracováván larvami pakomárů a zřejmě také mikroorganismy, a poté poslední měsíc mírně stoupla. Maltovníky bez přidaného jílu vykazovaly během pokusu mírný nárůst turbidity, zejména díky nárůstu fytoplanktonu (Obr. 12). Na začátku pokusu bylo rovněž v maltovnících s jílem mírně nižší pH a koncentrace kyslíku; tento rozdíl už při dalších odběrech nebyl zaznamenán. Přidaná umělá vegetace měla sice signifikantní, ale velice malý vliv na vodivost (detaily modelu proto neuvádím).





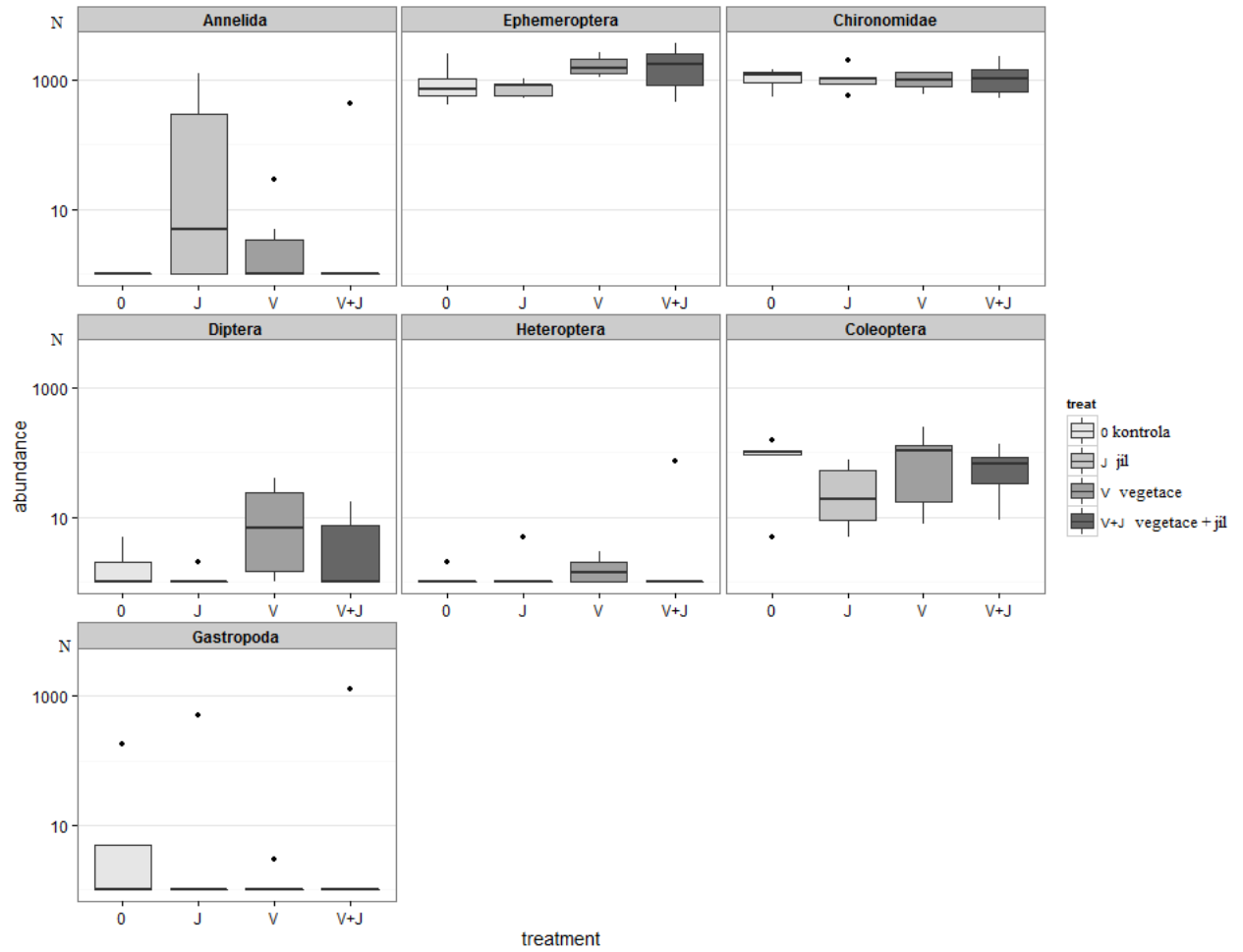
Obr. 12: Průběh hodnot abiotických faktorů v čase. Turb2 = turbidita před promícháním maltovníku.

Po třech měsících kolonizace byly ve společenstvu nejvíce zastoupeny jepice druhu *Cloeon dipterum* a zatím neurčení zástupci pakomárů; abundance obou skupin byla kolem 1000 jedinců v maltovníku. Relativně málo bylo nalezeno komárů (čeleď Culicidae). U brouků byly nalezeny pouze běžné druhy potápníků (*Rhantus frontalis*, *Hygrotus impressopunctatus*, *Hydroporus palustris* a *Hydroglyphus geminus*) a jeden druh vodomila (*Enochrus cf. quadripunctatus*), většina z nich ve stádiu dospělce (Tab. 3 v příloze).

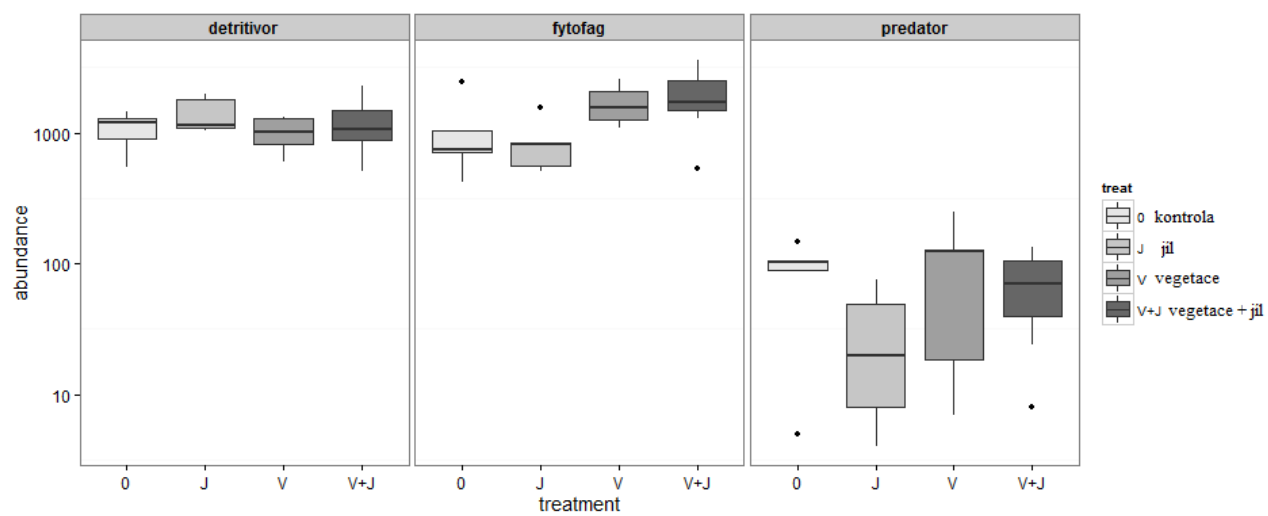
Početnost všech výše uvedených taxonomických skupin kromě pakomárů a měkkýšů se významně lišila mezi treatmenty (Tab. 1). Dvoukřídlých (bez pakomárů) bylo více jedinců v prostředí s umělou vegetací, zatímco v prostředí s jílem bylo méně jedinců. Početnost ploštic byla vyšší v treatmentech s jílem; přítomnost vegetace na ně neměla významný vliv. Jepic bylo téměř dvakrát více v prostředích s umělou vegetací. Nepodařilo se mi ale prokázat, že by na početnost některého taxonu měla kombinace obou prostředí jiný než aditivní vliv. U měkkýšů jsem pozorovala zřejmě náhodnou kolonizaci pouze jednotlivých maltovníků a data tak nebylo možné vyhodnotit.

Tyto výsledky do značné míry predurčují zastoupení jednotlivých trofických skupin v závislosti na treatmentu (Tab. 2). Pro predátory byl patrný pokles počtu jedinců a u

detritivorů naopak mírný nárůst jejich počtu v prostředích s jílem. Fytofágů bylo nejvíce v obou prostředích s umělou vegetací.



Obr. 13 Graf počtu jedinců jednotlivých taxonů v jednotlivých prostředích (logaritmický výnos hodnoty  $N+1$  počtu jedinců).



Obr. 14: Graf počtu jedinců jednotlivých trofických úrovní v jednotlivých treatmentech (logaritmický výnos).

taxon	finální model	koeficienty				předpověď modelu			
		0	V	J	V+J	0	V	J	V+J
<b>Ephemeroptera</b>	V	(6,79 ± 0,17)***	(0,68 ± 0,22)**	-	-	895	1759	895	1759
<b>Coleoptera</b>	J	(4,57 ± 0,28)***	-	(-0,65 ± 0,39)#	-	96	96	50	50
<b>Diptera</b>	V+J	-0,10 ± 0,79	(2,80 ± 0,90)**	-1,31 ± 0,84	-	1	15	0	-
<b>Chironomidae</b>	konst.	(6,99 ± 0,08)***	-	-	-	1089	1089	1089	1089
<b>Heteroptera</b>	J	-0,78 ± 1,06	-	(2,63 ± 1,42)#	-	0	0	6	6

Tab. 1: Finální modely a jejich koeficienty a předpovědi pro jednotlivé taxonomické skupiny. Modely: konst. = vegetace i jíl bez vlivu, V = pouze vliv vegetace; V+C = aditivní vliv vegetace jílu. Hodnoty koeficientů (logaritmované hodnoty, tj. netransformované výstupy modelu) udávány jako střední hodnota ± 1 SE. Úrovně signifikance: \*\*\*, P < 0,001; \*\*, P < 0,01; \*, P < 0,05; #, P < 0,1. Koeficienty a předpovědi modelů pro: 0 = maltovníky bez vegetace a bez jílu; v = maltovníky s vegetací bez jílu; C = maltovníky bez vegetace s jílem; V\*C = maltovníky s vegetací i s jílem.

Trofická úroveň	finální model	koeficienty				předpověď modelu			
		0	V	J	V+J	0	V	J	V+J
<b>predátor</b>	J	(4,60 ± 0,33)***	-	-0,66 ± 0,46	-	99	99	51	51
<b>detritivor</b>	J	(6,94 ± 0,10)***	-	0,22 ± 0,15	-	1046	1046	1303	1303
<b>fytofág</b>	V	(6,87 ± 0,15)***	(0,65 ± 0,20)**	-	-	964	1857	964	1857

Tab. 2: Finální modely, jejich koeficienty a předpovědi pro jednotlivé trofické skupiny. Modely, hodnoty koeficientů, úrovně signifikance a předpovědi viz Tab. 1.

### 3.3.Diskuze

Abiotické a biotické faktory společně určují charakter vodního prostředí a zároveň se ovlivňují navzájem (Williams 1997). Studium vlivu abiotických faktorů na kolonizaci a utváření společenstev malých vodních ploch lze provádět jak experimentálně, tak sledováním vývoje společenstev na gradientu prostředí v terénních podmínkách. Experimentální studie se často zaměřily na vliv mezidruhových interakcí na kolonizaci malých stojatých vod (přehled viz Soukup 2013).

Experimenty zaměřené na vliv abiotických faktorů na společenstva ve vodním prostředí se zaměřují zejména na vliv teploty, případně obsahu kyslíku a turbidity. Méně jsou prozkoumané vlivy salinity a konduktivity. Tento stav odráží význam jednotlivých faktorů: vyšší teplota u vodních bezobratlých zrychluje jejich metabolismus a tím může způsobit rychlejší růst jedinců a rychlejší průběh kolonizace a utváření společenstev. Aerobní respirace, která umožňuje život většiny vodních bezobratlých, vyžaduje dostatečné množství rozpuštěného kyslíku. Rovněž světlo je důležitým faktorem, protože ovlivňuje primární produkci, v malých nádržích ale obvykle není přítomna limitace tímto faktorem. Turbidita pak ovlivňuje, do jaké hloubky světlo pronikne. Vyšší turbidita vody způsobuje například více prohrátou vrchní vrstvu vody, zároveň rostoucí turbidita snižuje predaci u vizuálních predátorů (Williams 2006).

Cílem praktické části práce bylo provést mesokosmový experiment zkoumající vliv dvou abiotických faktorů (struktury a komplexity prostředí dané množstvím umělé vegetace a přítomnosti jemných jílových částic zvyšujících turbiditu a představujících jiný typ substrátu) v plně faktoriálním pokusném uspořádání. Na základě rešerše jsem předpokládala, že přídavek jílu může ovlivnit teplotu a turbiditu, ale také působit jako biotický modifikátor (na částech jílu dochází k nárůstu mikrobiální organické hmoty (biofilmu), kterým se živí detritivoři), protože může ovlivnit množství a kvalitu organického depozitu, důležitého jako potravní zdroj detritivorů (Cummins 1973). Přídavek umělé vegetace, která byla simulovaná inertním materiálem pruhů ze zelené plastové síťoviny, by na základě literárních poznatků měl působit jen jako biotický modifikátor ovlivňující utváření společenstev vodních bezobratlých (umělá vegetace plní funkci úkrytu pro kořist nebo predátora a zároveň může být oporou i pro jílové částičky nebo nárosty řas). Přidání jílu i umělé vegetace v mém mesokosmovém pokusu mělo vliv zejména na strukturu prostředí včetně modifikace typu substrátu na dně (ve všech maltovnicích byla jemná vrstva písku, která byla jílem obohacena o jemné partikule). Z dalších abiotických faktorů, které působí přímo, jsem sledovala

teplotu, kyslík, světlo, turbiditu, pH a konduktivitu a zkoumala jejich souvislost s různými prostředím (přidání jílu a umělé vegetace).

Přidání jílu výrazně ovlivnilo pouze turbiditu a mírně také množství rozpuštěného kyslíku a pH, ale nemělo vliv na teplotu na rozdíl od údajů v literatuře (Williams 2006). Hlavní vliv přidání jílu se projevil v modifikaci substrátu dna a ovlivnění bentických skupin. Přidaná umělá vegetace neovlivnila studované abiotické faktory (pH, rozpuštěný kyslík, teplota). V mém pokusu nebyla nalezena souvislost mezi přidáním jílu a vodivostí.

Protože kolonizátoři porovnávají vlastnosti habitatů, bylo cílem mé práce zjistit, jak jejich předpokládané preference ovlivňují složení společenstva. Obecně by mělo platit, že kolonizující živočichové selektují prostředí, ve kterém dosáhnou nejvyšší fitness (Binckley a Resetarits 2005). Záleží např. na tom, zda je přítomen vrcholový predátor či nikoli (Kraus a Vonesh 2010). V experimentu provedeném o rok dříve na stejném místě a podobnou metodikou jako můj experiment (Soukup 2013) byly nádoby s uzavřeným predátorem kolonizovány větším počtem hmyzu než ty bez predátora. To mohlo být způsobeno facilitací živin, tj. odpadní látky vylučované predátorem zvyšovaly živinovou zátěž v dané nádobě a tím poskytovalo více zdrojů pro kolonizátory a tento efekt mohl převážit nad vnímaným rizikem predace (Soukup 2013).

Souhrnná práce Williamse (2006) zabývající se dočasnými vodními plochami neuvádí obecné hypotézy o tom, jaké druhy a v jakém množství budou taková prostředí kolonizovat. V souladu s další literaturou (Hershey et al. 2010) se v mém pokusu celková početnost nedravého hmyzu zvyšovala s komplexitou prostředí. Pro výskyt jepic (Ephemeroptera) byla klíčová přítomnost umělé vegetace, ať už samotné nebo s jílem: jejich početnost byla téměř dvojnásobná oproti prostředí, kde vegetace chybí. K podobnému závěru došel i Soukup (2013). Kolonizující taxony v mém i jeho pokuse byly shodné, jen v mém pokuse jsem zaznamenala výrazně méně vodních brouků. Jejich početnost navíc snižovala zhruba na polovinu přítomnost jílu.

Organismy můžeme rovněž klasifikovat podle jejich trofické úrovně. V mém experimentu se ve shodě s literaturou (Price et al. 1980, Frederiksen et al. 2006) jednalo o primární producenty (řasy), primární konzumenty (herbivory, např. jepice *Cloeon dipterum*), predátory (např. potápník *Hydroglyphus geminus*), vrcholové predátory (např. znakoplavka rodu *Notonecta*) a detritivory (pravděpodobně většina pakomárů). V souladu s výsledky práce Camp et al. (2012) se počet predátorů snižoval v prostředích s jílem. Herbivoři byli nejpočetnější v habitatech s umělou vegetací, naopak detritivoři se vyskytovali více v prostředích s jílem. To lze vysvětlit tím, že umělá vegetace zvyšovala plochu, na které se

mohli usadit jedinci vyhledávající nějaký podklad, a zároveň na ní mohly růst nánosy řas, které byly potravou pro herbivory. Rozmíchaný jíł postupně sedimentoval a byl mimo jiné přetvořen larvami pakomárů na jíłové chodbičky.

V rámci této práce jsem vyhodnocovala stav společenstva po třech měsících. Během nich se mohly počáteční rozdíly zvětšit za předpokladu divergence společenstev nebo naopak zmenšit, pokud by převážily nějaké společné vlivy, např. vliv sezonality nebo procesů podporujících konvergenci společenstev bez ohledu na počáteční rozdíly vzniklé během kolonizace. Z literárních údajů plyne, že rychlost kolonizace bývá nejvyšší na jejím počátku a v malých stojatých vodách největší změny ve společenstvu nastávají již během prvního měsíce kolonizace (Kepčija et al. 2010, Williams 2006). Je téměř jisté, že v mém pokusu se na dynamice společenstva vliv sezonality projevil (Cáceres a Soluk 2002), ale protože vyhodnocení dat po 1 a 2 měsících kolonizace bylo nad rámec této práce, nemohu tento závěr v rámci svého experimentu zatím potvrdit. Vyhodnocením vzorků odebraných z maltovníků po 1 a 2 měsících kolonizace by bylo možné detailněji vyhodnotit dynamiku změn v populacích a zjistit, zda změny pozorované na konci pokusu vznikaly postupně nebo skokově. Touto prací bych se chtěla zabývat v budoucnu.

## 4. Závěr

V této bakalářské práci jsem shrnula nejdůležitější abiotické faktory, které určují vlastnosti prostředí, podle kterých si ho kolonizující živočichové vybírají, a které následně ovlivňují utváření vznikajícího společenstva. Některé faktory jsou přímým ukazatelem schopnosti přežít v daných podmínkách. Základními abiotickými faktory limitujícími život ve vodě jsou teplota, obsah rozpuštěného kyslíku a světlo. Hydroperioda, prostorová heterogenita a disturbance mají klíčový význam pro složení společenstev a tím pádem i kolonizaci příslušných habitatů. Další faktory (pH, konduktivita, salinita) odlišují habitaty na ty vhodné pro tolerantní druhy a na ty, které mohou obývat i citlivé druhy. I když se kolonizátoři snaží vybrat vhodné prostředí podle svých nároků, někdy jsou nuceni se adaptovat i na suboptimální podmínky. Abiotické faktory zároveň zasahují do potravních řetězců ovlivněním primární a sekundární produkce a ovlivněním trofických vztahů. Například turbidita určuje, do jaké hloubky se dostane světlo, a tím ovlivňuje primární produkci. Turbidita také snižuje schopnost rozpoznat kořist predátorem vizuálně nebo pomáhá kořisti predátorovi uniknout.

Na vodivost a turbiditu vody mělo v mém kolonizačním experimentu přidání jílu pouze dočasný vliv; další fyzikálně-chemické vlastnosti se mezi jednotlivými prostředími nelišily. Po třech měsících jsem zjistila vyšší abundanci fytofágů v prostředí s umělou vegetací a detritivorů v prostředí s jílem, zatímco u predátorů byla nižší abundance v prostředí s jílem. Podobná tendence byla zaznamenána i u jednotlivých taxonů. Konkrétně jepice se více vyskytovaly v prostředích s umělou vegetací, zatímco v prostředích s jílem došlo k poklesu potápníků zhruba na polovinu oproti prostředím bez jílu. Dvoukřídlí vyjma pakomárů vykazovali vyšší počet v treatmentu s vegetací a zcela chyběli v prostředí s jílem, společný efekt obou prostředí byl aditivní. U pakomárů nebyl zaznamenán žádný vliv treatmentu na počet jedinců. U ploštic došlo v obou prostředích s přidaným jílem zřejmě k nárůstu jedinců, ale jejich počty byly velmi nízké.

Všechny tyto výsledky potvrzují poznatky z literatury, které ale byly dosaženy většinou ve větším měřítku a jiných geografických oblastech, než tomu bylo u mých pokusů. To naznačuje, že s vysokou pravděpodobností můžeme získané závěry týkající se vlivu abiotických faktorů na kolonizaci zobecnit na větší vodní plochy. Ve vhodně zvoleném typu prostředí by bylo možné toto zobecnění ověřit také v České republice. Vodní plochy v postindustriálních stanovištích, např. výsypkách, mohou poskytnout vhodné modelové



prostředí pro studium vlivu salinity a konduktivity, pískovny např. na Třeboňsku zase mohou být vhodné pro studium vlivu turbidity.

## 5. Summary

In this thesis I review the most important abiotic factors, which determine habitat properties that are used in the habitat selection by animals colonizing small water bodies, as well as factors that subsequently impact community assembly.

Some abiotic factors directly indicate if the habitat provides sufficient conditions for survival. The main abiotic factors required for aquatic life in small water bodies include temperature, oxygen content and light conditions. Hydroperiod, habitat heterogeneity and disturbance regimes play a key role in community structure and hence for colonization of new habitats. Other factors (pH, conductivity, salinity) separate habitats into those suitable for euryecious and for more susceptible species. Even if colonizers try to find optimal habitats, sometimes they have to settle also in suboptimal habitats.

Abiotic factors influence food webs directly by affecting primary and secondary production as well as indirectly by modifying predator-prey interactions. For example, turbidity determines the depth that can be penetrated by light, and hence influences primary production. Turbidity also decreases the ability of predators to recognize their prey or may help prey escape the predators.

Based on a mesocosm experiment, I found that the best environment for phytophages includes artificial vegetation, for detritivores it is the environment with clay, while for predators the latter is the least favorable. A similar trend I also observed for the respective taxons. Mayflies (Ephemeroptera) were most abundant in the presence of vegetation, either alone or with clay. The abundance of beetles (Coleoptera) decreased by about a half in the presence of clay. Diptera significantly increased in the numbers in the environment with vegetation and declined in the environment with clay. Chironomidae were not affected by treatment. Heteroptera occurred more in the environment with clay.

It was not possible to demonstrate the effect of seasonality in the different environments. It would be necessary to evaluate samples that were collected during the first two months of colonization to observe which, if any, dynamic and abrupt changes occurred during the colonization process.

## 6. Seznam použité literatury

Åbjörnsson, K., Brönmark, Ch., Hansson, L. A. (2002) The relative importance of lethal and non-lethal effects of fish on insect colonisation of ponds. *Freshwater Biology*. 47, 1489–1495

Abrahams, M., Kattenfeld, M. (1997) The role of turbidity as a constraint on predator-prey interactions in aquatic environments. *Behavioral Ecology and Sociobiology*. 40, 169–174

Albicocco, A. P., Carbajo, A. E., Vezzani, D. (2011) Mosquito community structure in phytotelmata from a South American temperate wetland. *Journal of Vector Ecology*. 36, 437–446

Anderson, M. T., Kiesecker, J. M., Chivers, D. P., Blaustein, A. R. (2001) The direct and indirect effects of temperature on a predator-prey relationship. *Canadian Journal of Zoology*. 79, 1834–1841

Atilla, N., Fleeger, J. W., Finelli, Ch. M. (2005) Effects of habitat complexity and hydrodynamics on the abundance and diversity of small invertebrates colonizing artificial substrates. *Journal of Marine Research*. 63, 1151–1172

Baker, J. P. (1982) Aluminium toxicity to fish in acidic waters. *Water, air and Soil Pollution*. 18, 289–309

Balian, E. V., Segers, H., Lévêque, C., Martens, K. (2008) The freshwater Animal Diversity Assessment: an overview of the results. *Hydrobiologia*. 595, 627–637

Belgrano, A., Scharler, U. M., Dunne, J., Ulanowicz, R. E. (2006) *Aquatic Food Webs*. Oxford University Press. 262 s.

Binckley, Ch. A., Resetarits W. J. (2005) Habitat selection determines abundance, richness and species composition of beetle in aquatic communities. *Biology Letters*. 1, 370–374

Blaustein, L., Garb, J. E., Shebitz, D., Nevo E. (1999) Microclimate, developmental plasticity and community structure in artificial temporary pools. *Hydrobiologia*. 392, 187–196

Blaustein, L., Schwartz, S. S. (2001) Why study ecology in temporary pools?. *Israel Journal of Zoology*. 47, 303–312

Bohonak, A. J., Whiteman, H. H. (1999) Dispersal of the fairy shrimp *Branchinecta coloradensis* (Anostraca): Effect of hydroperiod and salamanders. *Limnology and Oceanography*. 44, 487–493

Boukal, D. S. (2014) Trait- and size-based descriptions of trophic links in freshwater food webs: current status and perspectives. *Journal of Limnology* 73, 171–185.

Brock, T. D. (1973) Lower pH Limit for the Existence of Blue-Green Algae: Evolutionary and Ecological Implications. *Science*. 179, 480–483

Brönmark, C. a Hansson, L. A. (2002) *The biology of lakes and ponds*. 2nd ed. Oxford: Oxford University Press, 285 s.

Brown, B. L. (2003) Spatial heterogeneity reduces temporal variability in stream insect communities. *Ecology Letters*. 6, 316–325

Bruton, M. N. (1985) The effects of suspensoids on fish. Perspective in Southern Hemisphere limnology. *Hydrobiologia*. 125, 221–241

Camp, E. V., Gwinn, D. C., Pine, W. E., Frazer, T. K. (2012) Changes in submersed aquatic vegetation affect predation risk of a common prey fish *Lucania parva* (Cyprinodontiformes: *Findulidae*) in a spring- fed coastal river. *Fisheries Management and Ecology*. 19, 245–251

Cáceres, C. E., Soluk, D. A. (2002) Blowing in the wind: a field test of overland dispersal and colonization by aquatic invertebrates. *Oecologia*. 131, 402–408

Carver, S., Storey, A., Spafford, H., Lynas, J., Chandler, L., Weinstein, P. (2009) Salinity as a driver of aquatic invertebrate colonisation behaviour and distribution in the wheatbelt of Western Australia. *Hydrobiologia*. 617, 75–90

Céspedes, V., Pallarés S., Arribas P., Millán, A., Velasco, J. (2013) Water beetle tolerance to salinity and anionic composition and its relationship to habitat occupancy. *Journal of Insect Physiology*. 59, 1076–1084

Clark, A., Jones, T. S., Liao, V., Najar, Z. F., Roe, B. A., Hambright, K. D., Caron, D. A. (2013) Seasonality and disturbance: annual pattern and response of the bacterial and microbial eukaryotic assemblages in a freshwater ecosystem. *Environmental Microbiology*. 15, 2557–2572

Collins, S. L., Glenn, S. M. (1997) Intermediate disturbance and its relationship to within- and between- patch dynamics. *New Zealand Journal of Ecology*. 21, 103–110

Collinson, N. H., Biggs, J., Corfield, A., Hodson, M. J., Walker, D., Whitfield, M., Williams, P. J. (1995) Temporary and permanent ponds: an assessment of the effects of drying out on the conservation value of aquatic macroinvertebrate communities. *Biological Conservation*. 74, 125–133

Cummins, K. W. (1973) Trophic relations of aquatic insects. *Annual Review of Entomology*. 18, 183–206

Czerny, J., Schulz K. G., Krug, S. A., Ludwig, A., Riebesell, U. (2013) Technical Note: The determination of enclosed water volume in large flexible – wall mesocosms “ KOSMOS “. *Biogeosciences*. 10, 1937–1941

Dell, A. I., Pawar, S., Savage, V. M. (2011) Systematic variation in the temperature dependence of physiological and ecological traits. *PNAS*. 108, 10591–10596

Dell, A. I., Pawar, S., Savage, V. M. (2014) Temperature dependence of trophic interactions are driven by asymmetry of species responses and foraging strategy. *Journal of Animal Ecology*. 83, 70–84

- De Meester, L., Declerck, S., Stoks, R., Louette, G., Van de Meutter, F., De Bie, T., Michels, E., Brendonck, L. (2005) Ponds and pools as model systems in conservation biology, ecology and evolutionary biology. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater ecosystems*. 15, 715–725
- Dolný, A., Bárta, D. (2008) *Vážky České republiky*. ČSOP. 670 s.
- Drake, M. (2001) The Importance of Temporary waters for *Diptera* (True – flies). *Freshwater Forum*. 17, 26–38
- Duman, J. G., Ding, W. W., Lei, X., Tursman, D., Olsen, T. M. (1991) Adaptation of insects to subzero temperatures. *The Quarterly Review of Biology*. 66, 387–410
- Dunlop, J., McGregor, G., Harrigan, N. (2005) *Potential impacts of salinity and turbidity in riverine ecosystems*. The State of Queensland. 72 s.
- Dunson, W. A., Travis, J. (1991) The role of abiotic factors in community organization. *The American Naturalist*. 138, 1067–1091
- Faltejsek, L., Fikáček, M., Hodač, L., Chmátal, L., Jedelský, P. L., Koutecká, E., Koutecký, P., Krtková, J., Kubešová, M., Lišková, J., Matějů, J., Smýkal, V., Šípek, P. (2006) *Organismy a abiotické faktory prostředí, přípravný text kategorie A, B*. Biologická olympiáda. 113 s.
- Fey, S. B., Cottingham, K. L. (2012) Thermal sensitivity predicts the establishment success of nonnative species in a mesocosm warming experiment. *Ecology*. 93, 2313–2320
- Fraenkel, G. (1960) Lethal high temperatures for three marine invertebrates: *Limulus polyphemus*, *Littorina littorea* and *Pagurus longicarpus*. *Oikos*. 11, 171–182
- Francis, D. R., Kane, T. C. (1995) Effect of Substrate on Colonization of Experimental Ponds by Chironomidae (Diptera). *Journal of Freshwater Ecology*. 10, 57–63
- Frederiksen, M., Edwards, M., Richardson, A. J., Halliday, N. C., Wanless, S. (2006) From plankton to top predators: bottom-up control of a marine food web across four trophic levels. *Journal of Animal Ecology*. 75, 1259–1268
- Gee J. H. R., Smith, B. D., Lee, K. M., Griffiths, S. W. (1997) The ecological basis of freshwater pond management for biodiversity. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater ecosystems*. 7, 91–104
- Goliáš, V., Hamrová, E., Petrusek, A. (2010) Identifying century-old long-spined Daphnia: species replacement in a mountain lake characterised by paleogenetic methods. *Hydrobiologia*. 643, 97–106
- Giddings, J. M., Eddlemon, G. K. (1977) The Effects of microcosm Size and substrate Type on Aquatic Microcosms Behaviour and Arsenic Transport. *Archives of Environmental Contamination and Toxicology*. 6, 491–505

- Griswold, M. W., Lounibos, L. P. (2006) Predator identity and additive effects in a treehole community. *Ecology*. 87, 987–995
- Hairton, N. G. (1996) Zooplankton egg banks as biotic reservoirs in changing environments. *Limnology and Oceanography*. 41, 1087–1092
- Hartman P. a kol. (1998) *Hydrobiologie*. Informatorium. 334 s.
- Havens, K. E., Heath, R. T. (1989) Acid and aluminum effects on freshwater zooplankton: An *in situ* Mesocosm study. *Environmental Pollution*. 62, 195–211
- Hershey, A. E., Lamberti, G. A., Chaloner, D. T., Northington, R. M. (2010) Aquatic Insect Ecology. *Ecology and Classification of north American Freshwater Invertebrates*. 659–694
- Holt, R. D., Barfield, M., Gonzalez, A. (2003) Impacts of environmental variability in open populations and communities: “inflation“ in sink environments. *Theoretical Population Biology*. 64, 315–330
- Horppila, J., Liljendahl-Nurminen, A., Malinen, T. (2004) Effects of clay turbidity and light on the predator- prey interaction between smelts and chaoborids. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. 61, 1862–1870
- Chaloner, D.T., Wotton, R.S. (1996) Substratum preferences by larvae of three species of midge (Diptera: Chironomidae). *Hydrobiologia*. 339, 93–99
- Chase, J. M. (2003) Community assembly: when should history matter?. *Oecologia*. 136, 489–498
- Chiu, S., Abrahams, M. V. (2010) Effects of turbidity and risk of predation on habitat selection decisions by Fathead Minnow (*Pimephales promelas*). *Environmental Biology of Fishes*. 87, 309–316
- Inoda, T. (2011) Cracks or holes in the stems of oviposition plants provide the only exit for hatched larvae of diving beetles of the genera *Dytiscus* and *Cybister*. *Entomologia Experimentalis et Applicata*. 140, 127–133
- Inoda, T. (2011) Preference of oviposition plant and hatchability of the diving beetle, *Dytiscus sharpi* (Coleoptera: Dytiscidae) in the laboratory. *Entomological Science*. 14, 13–19
- Jackson, D. A., Peres-Neto, P. R., Olden, J. D. (2001) What controls who is where in freshwater fish communities- the role of biotic, abiotic, and spatial factors. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. 58, 157–170
- Jones, A. C., Liao, T. S. V., Najar, F. Z., Roe, B. A., Hambright, K. D., Caron, D. A. (2013) Seasonality and disturbance: annual pattern and response of the bacterial and microbial eukaryotic assemblages in a freshwater ecosystem. *Environmental Microbiology*. 15, 2557–2572

- Kefford, B. J., Migezoda, D., Zalizniak, L., Fields, E. J., Hassell, K. L. (2007) The salinity tolerance of freshwater macroinvertebrate eggs and hatchlings in comparison to their older life- stages: a diversity of responses. *Aquatic Ecology*. 41, 335–348
- Kepčija, R. M., Perić, M. S., Miliša, M., Špoljar, M., Mihaljević, Z., Radanović, I., Habdija I., Primc-Habdija B. (2010) Size-structure of aquatic insect larvae during colonization. *Natura Croatica* 19, 121–131
- Klečka, J. (2010) *Predation by aquatic insects: species traits and habitat structure mediate predator-prey interactions*. Master Thesis. Faculty of Science, University of South Bohemia. 39 s
- Klečka, J., Boukal, D. S. (2011) Lazy ecologist's guide to water beetle diversity: Which sampling methods are the best? *Ecological Indicators*. 11, 500–508
- Klečka, J., Boukal, D. S. (2014). The effect of habitat structure on prey mortality depends on predator and prey microhabitat use. *Oecologia*. 176, 183–191
- Kolar, C. S., Rahel, F. J. (1993) Interaction of biotic factor (predator presence) and an abiotic factor (low oxygen) as an influence on benthic invertebrate communities. *Oecologia*. 95, 210–219
- Komnick, H. (1977) Chloride cells and epithelia of aquatic insects. *International Review of Cytology*. 49, 285–329
- Kovalenko, K. E., Thomaz, S. M., Warfe, D. M (2012) Habitat complexity: approaches and future directions. *Hydrobiologia*. 685, 1–17
- Kraus, J. M., Vonesh, J. R. (2010) Feedbacks between community assembly and habitat selection shape variation in local colonization. *Journal of Animal Ecology*. 79, 795–802
- Lant, B., Storey, K. B. (2011) Glucose-6-Phosphate Dehydrogenase Regulation in Anoxia Tolerance of the Freshwater Crayfish *Orconestes virilis*. *Enzyme Research*. 1, 1–9
- Lellák, J., Kubíček, F. (1991) *Hydrobiologie*. UK. 256 s.
- Lencioni, V. (2004) Survival strategies of freshwater insects in cold environments. *Journal of Limnology*. 63, 45–55
- Luedtke, R. J., Brusven, M. A. (1976) Effects of Sand Sedimentation on Colonization of Stream Insects. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada*. 33, 1881–1886
- Martin, L. E. (2001) Limitations on the Use of Impermeable Mesocosms for Ecological Experiments Involving *Aurelia* sp.. *Journal of Plankton research*. 23, 1–10
- Mayor, S. J., Schneider, D. C., Schaefer, J. A., Mahoney, S. P. (2009) Habitat Selection at Multiple Scales. *Ecoscience*, 16, 238–247
- McCafferty, W. P. (1983) *Aquatic Entomology: The Fisherman's And Ecologist's Illustrated Guide To Insects And Their Relatives*.

- Mergeay, J., De Meester, L., Eggermont, H., Verschuren, D. (2011) Priority effects and species sorting in a long paleoecological record of repeated Community Assembly through time. *Ecology*. 92, 2267–2275
- Moore, H. B., Owre, H., Jones, E. C., Dow, T. (1953) Plankton of the Florida current. III. The Control of the vertical distribution of zooplankton in the daytime by light and temperature. *Bulletin of Marine science of the Gulf and Carribean*. 3, 1–13
- Moore, J. W., Schindler, D. E., Scheuerell, M. D. (2004) Disturbance of freshwater habitats by anadromous salmon in Alaska. *Oecologia*. 139, 298–308
- Morques, M. M. G. M., Barbosa, F. A. R., Caelisto, M. (1999) Distribution and abundance of *Chironomidae* (Diptera, Insecta) in an impacted watershed in South-East Brasil. *Revista Brasileira de Biologia*. 59, 1–9
- Mrva, M. (2003) Diversity of active gymnamoebae (Rhizopoda, Gymnamoebia) in dendrotelmae of oak-hornbeam forests in Malé Karpaty Mts. (Western Slovakia). *Protistology*. 3, 121–125
- Mundie, J. H., Simpson, K. S., Perrin, C. J. (1991) Responses of Stream Periphyton and Benthic Insects to Increases in Dissolved Inorganic Phosphorus in a Mesocosm. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. 48, 2061–2072
- Nedvěd, O. (1996) Chladová odolnost hmyzu a tropy. *Vesmír*. 75, 669–671
- Nisbet, R. M., de Roos, A. M., Wilson, W. G., Snyder, R. E. (1998) Discrete consumers, small scale resource heterogeneity, and population stability. *Ecology Letters*. 1, 34–37
- Nyklíčková, M. (2009) *Substrátové preference potápníků (Dytiscidae: Coleoptera)*. Bakalářská práce. Jihočeská univerzita v Českých Budějovicích. 40 s.
- Paradise, Ch. J. (2000) Effects of pH and resources on a processing interaction in simulated treeholes. *Journal of Animal Ecology*. 69, 651–658
- Park, M. S., Min B. H., Moon, T. S., Lim, H. K., Choi, Ch. Y., Chang, Y. J., Kho, K. H. (2012) Osmoregulatory ability and stress responses during freshwater adaptation of black porgy (*Acanthopagrus schlegeli*) treated with exogenous prolactin. *Aquaculture Research*. 43, 1891–1899
- Pearman, P. B., Guisan, A., Broennimann, O., Radkin, Ch. F. (2008) Niche dynamics in space and time. *Trends in Ecology and evolution*. 23, 149–158
- Peroutka, M. (2010) *Jak významné jsou kanibalismus a intraguild predace ve společenstvech vodního hmyzu?* Bakalářská práce. Jihočeská univerzita v Českých Budějovicích. 37 s.
- Plante, C., Downing J. A. (1989) Production of Freshwater Invertebrate Populations in Lake. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. 46, 1489–1498



- Podhradská, E. (2012) *Vliv viditelnosti ve vodním sloupci na predáční tlak dravého vodního hmyzu. České Budějovice. Bakalářská práce. Jihočeské univerzita v Českých Budějovicích. 59 s.*
- Price, P. W., Bouton, C. E., Gross, P., McPherson, B. A., Thompson, J. N., Weis, A. E. (1980) Interactions among three trophic levels: Influence of Plants on Interactions Between Insect Herbivores and Natural Enemies. *Annual Review of Ecology Evolution, and Systematics*. 11, 41–65
- Rae, J. G. (2004) The Colonization Response of Lotic Chironomid Larvae to Substrate Size and Heterogeneity. *Hydrobiologia*. 524, 115–124
- Rall, B. C., Brose, U., Hartvig, M., Kalinkat, G., Schwarzmüller, F., Vucic-Pestic, O., Petchey, O. L. (2012) Universal temperature and body-mass scaling of feeding rates. *Philosophical Transactions Royal Society B*. 367, 2923–2934
- Rebora, M., Piersanti, S., Gaino, E. (2004) Visual and mechanical cues used for prey detection by the larva of *Libellula depressa* (Odonata Libellulidae). *Ethology Ecology & Evolution*. 16, 133–144
- Resetarits Jr, W. J. (2005) Habitat selection behaviour links local and regional scales in aquatic systems. *Ecology Letters*. 8, 480–486
- Ricklefs, R. E. (1987) Community Diversity: Relative Roles of Local and Regional Processes. *Science*. 235, 167–171
- Sanderson, R. A., Eyre, M. D. and Rushton, S. P. (2005) Distribution of selected macroinvertebrates in a mosaic of temporary and permanent freshwater ponds as explained by autologistic models. *Ecography* 28, 355–362
- Sanford, A. Morgan, J., Evans, D., Ducklow, H. (2001) Bacterioplankton Dynamics in Estuarine mesocosms: Effects of Tank Shape and Size. *Microbial Ecology*. 41, 45–55
- Shade, A., Jones, S. E., McMahon, K. D. (2008) The influence of habitat heterogeneity on freshwater bacterial community composition and dynamics. *Environmental Microbiology* 10, 1057–1067
- Scheinin, M., Scyphers, S. B., Kauppi, L., Heck, K. L., Mattila, J. (2012) The relationship between vegetation density and its protective value depends on densities and traits of prey and predators. *Oikos*. 121, 1093–1102
- Smith, H. A., Snell, T. W. (2012) Rapid evolution of sex frequency and dormancy as hydroperiod adaptations. *Evolutionary Biology*. 25, 2501–2510
- Soberón, J. (2005) Interpretation of models of fundamental ecological niches and species distribution areas. *Biodiversity Informatics*. 2, 1–10
- Soukup, P. (2013) *Vliv mezidruhových interakcí na kolonizaci drobných stojatých vod. Bakalářská práce. Jihočeská univerzita v Českých Budějovicích. 45 s.*

- Sousa, W. P. (1984) The role of disturbance in natural communities. *Annual Review of Ecology and Systematics*. 15, 353–391
- Spivak, A. C., Vanni, M. J., Mette, E. M. (2011) Moving on up: can results from simple aquatic mesocosm experiment be applied across broad spatial scales?. *Freshwater Biology*. 56, 279–291
- Srivastava, D. S., Kolasa, J., Bengtsson, J., Gonzalez, A., Lawler, S. P., Miller, T. E., Munguia, P., Romanuk, T., Schneider, D. C., Kurtis Trzcinski, M. (2004) Are natural microcosms useful model systems for ecology?. *TRENDS in Ecology and Evolution*. 19, 379–385
- Storey, K. B., Tanino, K. (2011) *Temperature Adaption in Changing Climate: Nature at Risk*. CABI Climate changes series. 248 s.
- Suedel, B. C., Rodgers, J. H. (1994) Responses of *Hyaella azteca* and *Chironomus tentans* to particle- size distribution and organic matter content of formulated and natural freshwater sediments. *Environmental Toxicology and Chemistry*. 13, 1639–1648
- Sun, B., Fleeger, J. W. (1994) Field experiments on the colonization of meiofauna into sediment depressions. *Marine Ecology Progress Series*. 110, 167–175
- Svododa, P. (2009) *Prostorová a sezónní dynamika fyto-bentosu*. Bakalářská práce. Přírodovědecká fakulta Karlovy univerzity v Praze. 33 s.
- Talling, J. F. (2009) Electrical conductance- a versatile guide in freshwater science. *Freshwater Reviews*. 2, 65–78
- Thompson, R. M., Townsend, C. R. (2005) Energy availability, spatial heterogeneity and ecosystem size predict food-web structure in streams. *Oikos*. 108, 137–148
- Van Doorslaer, W., Stocks, R., Duvivier, C., Bednarska A., De Meester, L. (2009) Population dynamics determine genetic adaptation to temperature in *Daphnia*. *Evolution*. 63, 1867–1878
- Vaschoewinkel, B., Gielen, S., Vandewaerde, H., Seaman, M., Brendonck, L. (2008) Relative importance of different dispersal vectors for small aquatic invertebrates in a rock pool metacommunity. *Ecography*. 31, 567–577
- Ward, J. V. (1992) *Aquatic insect ecology I. Biology and Habitat*. John Wiley & Sons. 438 s.
- Waterkeyn, A., Grillas, P., Vanschoenwinkel, B., Brendonck, L. (2008) Invertebrate community patterns in Mediterranean temporary wetlands along hydroperiod and salinity gradients. *Freshwater Biology*. 53, 1808–1822
- Webb, S. M. (2001) *The Chemistry of Zinc- Microbe Interactions in the Sediments of Lake De Pue, IL*. A Dissertation. Illinois Northwestern University. 226 s.

Wellborn, G. A., Skelly, D. K., Werner, E. E. (1996) Mechanisms creating community structure across a freshwater habitat gradient. *Annual Review of Ecology and Systematics*. 27, 337–363

Werner, E.E., Anholt B.R. (1993) Ecological Consequences of the Trade-Off between Growth and Mortality Rates Mediated by Foraging Activity. *The American Naturalist*. 142, 242–272

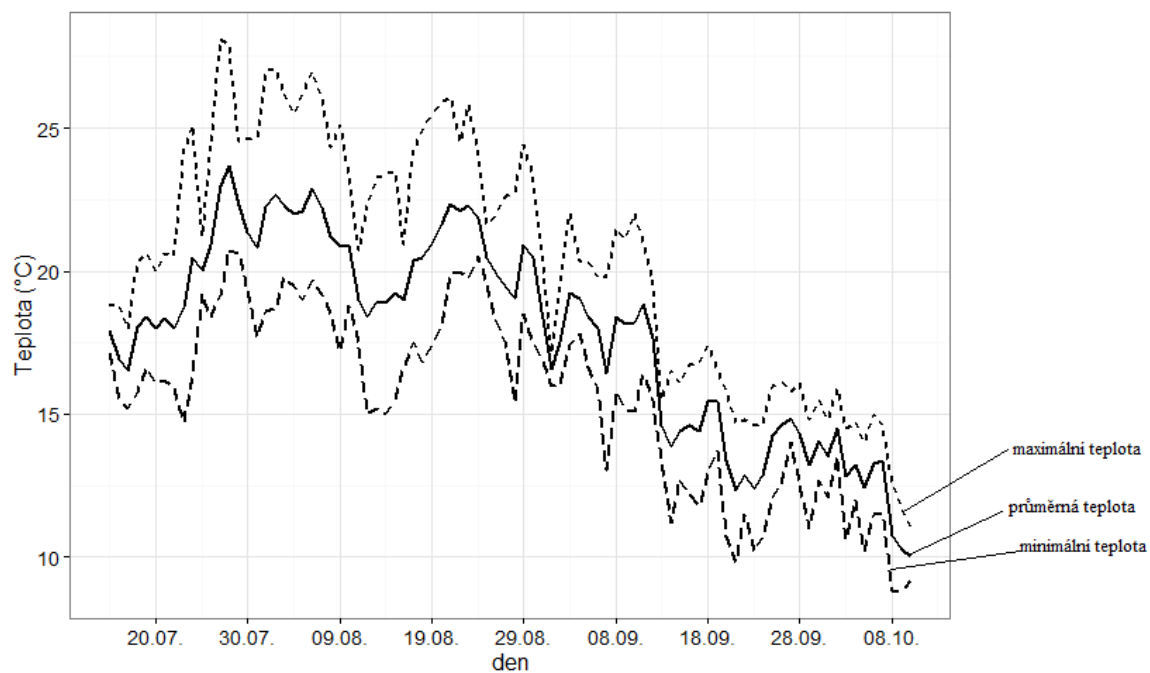
Williams, D. D. (1997) Temporary ponds and their invertebrates communities. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater ecosystems*. 7, 105–117

Williams D. D. (2006) *The Biology of Temporary Waters*. Oxford University Press. 348 s.

Wissinger, S. A., Brown, W. S., Jannot, J. E. (2003) Caddisfly life histories along permanence gradients in high- altitude wetlands in Colorado. *Freshwater Biology*. 48, 255–270

Žáček, L. (1981) *Chemické a technologické procesy úpravy vody*. SNTL. 271 s.

## 7. Přílohy



Obr. 15: Průběh denních teplot vody v maltovnicích během celého pokusu od 15. 7. do 10. 10. 2012. Průměrná data ze dvou maltovníků, měřeno u dna (hloubka cca 50 cm).

Skupina	Taxon	Vývojové stádium	Trofická úroveň
Ephemeroptera	<i>Cloeon dipterum</i>	larva	fytofág
Annelida	Oligochaeta	--	detritivor
Gastropoda	<i>Gyraulus albus</i>	--	fytofág
	<i>Anisus</i> sp.	--	fytofág / detritivor
	<i>Physa fontinalis</i>	--	fytofág
	<i>Physella acuta</i>	--	fytofág
Coleoptera	<i>Hydroglyphus geminus</i>	imago	predátor
	<i>Hydroglyphus geminus</i>	larva	predátor
	<i>Rhantus frontalis</i>	imago	predátor
	<i>Rhantus suturalis</i>	larva	predátor
	<i>Enochrus</i> cf. <i>quadripunctatus</i>	imago	fytofág / detritivor
	<i>Coelostoma orbiculare</i>	larva	predátor
	<i>Laccophilus minutus</i>	imago	predátor
	<i>Hydroporus palustris</i>	imago	predátor
	<i>Agabus bipustulatus</i>	imago	predátor
	<i>Hygrotus impressopunctatus</i>	imago	predátor
Heteroptera	<i>Corixa</i> sp.	imago	predátor
	<i>Notonecta</i> sp.	imago	predátor
Diptera	Chironomidae	larva	detritivor*
	Culicidae	larva	detritivor
	Ceratopogonidae	larva	predátor

Tab. 3: Přehled taxonů nalezených ve vzorcích z maltovníků. \* = vzhledem k náročnosti determinace byly všichni zástupci čeledi Chironomidae pro účely této práce zařazeni mezi detritivory. Druhy rodu *Anisus* a *Enochrus* byly v analýzách zařazeny jako fytofágové.