**Jihočeská univerzita v Českých Budějovicích**

**Přírodovědecká fakulta**

# Vliv heterogenity prostředí na sukcesní vývoj společenstev malých stojatých vod

Diplomová práce

**Bc. Eva Dostálková**

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

České Budějovice 2018

Dostálková, E., 2018: Vliv heterogenity prostředí na sukcesní vývoj společenstev malých stojatých vod. [Influence of environment heterogeneity on the successive development of communities in small standing water bodiess, Mgr. Thesis, in Czech.] – 61 p., Faculty of Science, University of South Bohemia, České Budějovice, Czech Republic.

**Annotation:**

Small standing water bodies that support colonization and help the survival of many species are nowadays often under threat. Since relationships between species and environments are often complex and not fully understood in these systems, this literature review has been written and a mesocosm experiment has been carried out in order to identify main mechanisms driving community assembly in habitats differing in complexity. I investigated the influence of artificial vegetation and clay on the community composition over a period of time. I found that a turbid environment (with clay) was not suitable for predators. This corresponds to our finding that in these environments, prey groups should be better developed, although the environment is different for each species.

Prohlašuji, že svoji diplomovou 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 diplomové 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 Theses.cz provozovanou Národním registrem vysokoškolských kvalifikačních prací a systémem na odhalování plagiátů.

V Českých Budějovicích 10. 12. 2018

---

Eva Dostálková

**Poděkování**

Nebylo nám dáno žít ve vodě, s o to však větší zvědavostí se pouštíme do zkoumání života a zákonitostí v ní. Děkuji proto svému školiteli Davidu Boukalovi za vedení této diplomové práce, za trpělivost a podnětné a cenné rady. Rovněž děkuji všem, kteří mi pomáhali během sběru vzorků, především Michalu Šorfovi, Vojtěchu Kolářovi a Pavle Šalandové. Mé velké díky patří Pavlu Soukupovi za pomoc se statistickým vyhodnocením dat. Rovněž děkuji Janu Fialovi za konečnou grafickou úpravu textu. Samozřejmě děkuji své rodině za to, že při mně stála ve všech chvílích.

**Cíle práce**

1) Provést literární rešerši a kriticky zhodnotit uváděné poznatky o vlivu heterogenity prostředí na sukcesní vývoj společenstev malých stojatých vod.

2) Vyhodnotit vliv heterogenity prostředí na sukcesní vývoj společenstev malých stojatých vod na základě dat získaných z mesokosmového kolonizačního experimentu.

**Obsah**

1. Úvod ..... 1
2. Literární přehled ..... 2
2.1. Kolonizace a sukcesní vývoj společenstev malých stojatých vod ..... 2
2.1.1. Základni principy utváření lokálních společenstev ..... 2
2.1.2. Malé stojaté vody a jejich kolonizace ..... 4
2.1.3. Časová dynamika kolonizace malých stojatých vod ..... 8
2.2. Strategie kolonizujících organismů ..... 10
2.2.1. Aktivní kolonizace ..... 12
2.2.2. Pasivní kolonizace ..... 13
2.3. Vliv struktury prostředí na společenstva ..... 15
2.4. Vliv živinových vstupů na kolonizaci a dynamiku společenstev ..... 21
2.5. Shrnutí a hypotézy pro vlastní pokus ..... 24
3. Materiál a metody ..... 26
3.1. Založení a průběh experimentu ..... 26
3.2. Zpracování vzorků ..... 29
3.3. Statistická analýza dat ..... 32
4. Výsledky ..... 33
4.1. Charakteristiky prostředí ..... 33
4.2. Složení společenstev ..... 37
4.3. Potravní typy ..... 40
4.4. Použité finální modely ..... 41
5. Diskuse ..... 43
6. Závěr ..... 46
7. Seznam použité literatury ..... 47
8. Přílohy ..... 61

# 1. Úvod

V dnešní době dochází ke zvyšování teplot, ke snižování vodní hladiny a celkově k úbytku vody z krajiny, a tím i k porušení propojení vod v krajině. Z tohoto důvodu dnes vzrůstá význam malých stojatých vod, které po kolonizaci pomáhají přežít mnoha druhům, často i ohroženým. Protože vztahy mezi jednotlivými druhy a prostředím jsou často složité a v těchto systémech nejsou zcela známé, byla vypracována literární rešerše a proveden mesokosmový experiment pro jejich objasnění.

V rámci své diplomové práce se věnuji shrnutí poznatků o vlivu abiotických faktorů na kolonizaci a sukcesní vývoj společenstev bezobratlých malých stojatých vod s důrazem na vliv heterogenity prostředí.

V praktické části jsem vyhodnotila průběh kolonizačního experimentu, ve kterém jsem zkoumala vliv umělé vegetace a přidaného jílu na vývoj společenstev vodních bezobratlých v malých pokusných nádržích.

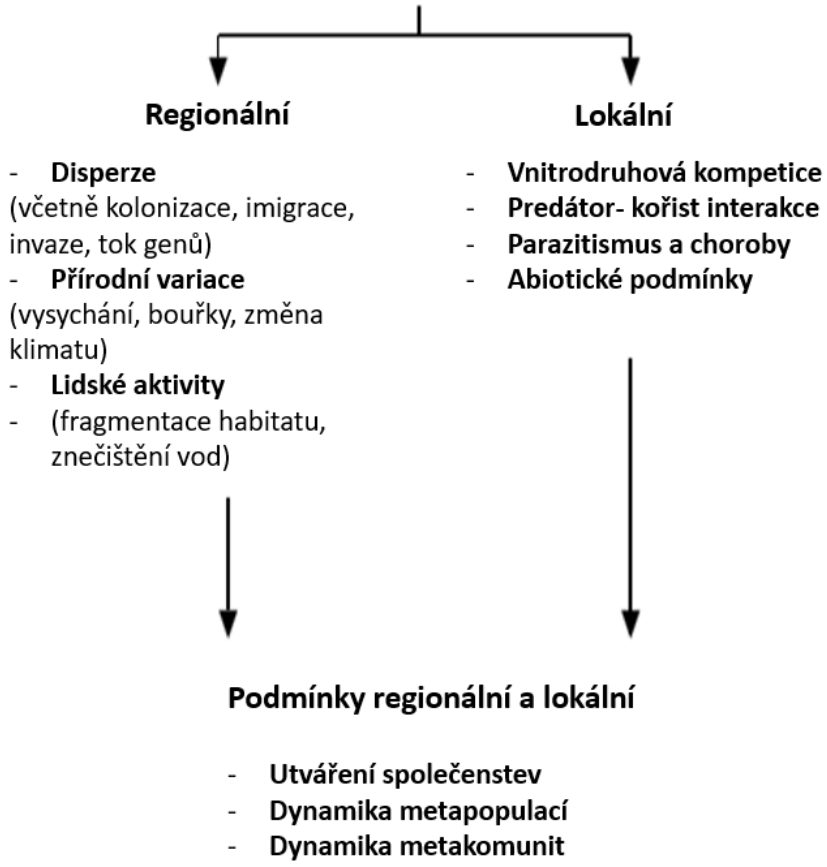
# 2. Literární přehled

## 2.1. Kolonizace a sukcesní vývoj společenstev malých stojatých vod

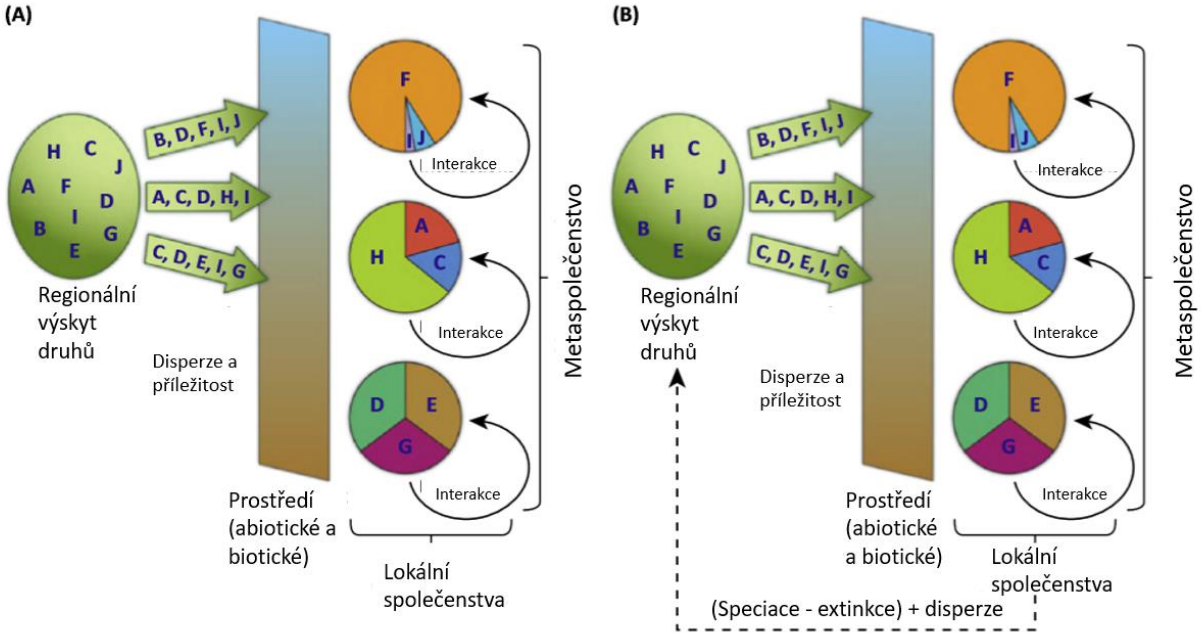
### 2.1.1. Základni principy utváření lokálních společenstev

Proces utváření společenstva se týká toho, jaké druhy a v jakém množství budou žít na dané lokalitě (viz obr. 1). Podmínky prostředí a vnitrodruhové interakce rozhodují o tom, jaké druhy budou v daném habitatu společně existovat. Místa s podobnými podmínkami prostředí by měla mít podobná složení společenstva (Law a Morton 1993). Konečně složení společenstva záleží také na tom, kdy měly jednotlivé druhy možnost dané stanoviště kolonizovat (tzv. *priority effect*). Utváření společenstva může vést také ke složitějším situacím, kdy se budou v habitatech s podobnými podmínkami utvářet ve složení naprosto odlišná společenstva (Law a Morton 1993). Jednoduchá rovnováha se vyskytuje u systémů s malým regionálním výskytem druhů, vysokým stupněm propojení, malou produktivitou a vysokou disturbancí. Složité rovnováhy jsou vytvářeny více v systémech s velkým regionálním výskytem druhů, malým stupněm propojení, vysokou produktivitou a nízkou disturbancí (Chase 2003, Booth a Larson 1999). Komplexnost daných vztahů lokálních společenstev je zobrazena na obr. 2. Použitý termín metaspolečenstvo je definován jako soubor spolu komunikujících lokálních společenstev (Mittelbach a Schemske 2015).

Regionální i lokální faktory by měly předpovídat vzory, podle kterých se bude společenstvo utvářet, a také stupeň podobnosti či odlišnosti mezi jednotlivými lokalitami se stejnými podmínkami prostředí (Chase 2003).




Obr.1: Procesy důležité pro regulaci populací a společenstev (podle Bohonak a Jenkins 2003).




Obr. 2: Dva typy utváření společenstva. A) Lokální společenstvo je tvořeno regionálními druhy, které projdou filtrem vlastností prostředí. B) Lokální společenstva jsou také tvořena regionálními druhy, ale díky speciaci a disperzi se druhy z lokálního společenstva dostávají zpět k regionálním druhům (podle Mittelbach a Schemske 2015).

### 2.1.2. Malé stojaté vody a jejich kolonizace

Sladkovodní ekosystémy pokrývají méně než 1 % povrchu Země. Lze v nich nalézt 9,5 % všech druhů zvířat na Zemi (Dudgeon et al. 2006). Sladké vody osidluje více než 6 % ze všech druhů hmyzu na Zemi, přibližně 100 000 druhů z 12 řádů, u kterých zástupci tráví jedno či více stádií vývoje ve vodě (Dijkstra et al. 2014). Velký vliv na druhové složení a utváření společenstev mají abiotické a biotické faktory (Pinel-Alloul et al. 1995). Vedle tekoucích vod jsou pro výzkum zajímavé vody stojaté zahrnující celou škálu velmi odlišných biotopů od malých tůněk a nádrží po velká jezera (Wellborn et al. 1996). Malé stojaté vody bývají ve většině případů dočasné. Jejich charakter může být periodický (pravidelně se opakující fáze sucha a fáze zavodnění) nebo náhodný v závislosti především na klimatu (hlavně teplota a množství srážek) a vlastnostech dna, kterým se voda vsakuje (Williams 2006).

Dočasné nádrže jsou vhodné pro testování ekologických teorií: jsou malé, často hojně osídlené, s jasně vymezenými hranicemi a relativně jednoduchými potravními sítěmi. S tím je spojena i jednoduchá manipulace a případné replikace. Mnoho dočasných nádrží je navíc ohroženo působením člověka. Dočasné nádrže přitom poskytují nenahraditelný habitat především pro bezobratlé (Nicolet et al. 2004) včetně druhů, které se nacházejí ve vodách trvalých jen vzácně nebo vůbec ne, např. řada druhů lupenonohých korýšů (Florencio et al. 2014). Studium dočasných nádrží tak přispívá i k ochraně ohrožených druhů, které jsou na tento typ nádrže vázané svým vývojem (Blaustein a Schwartz 2001).

Malé stojaté vody patří k ekosystémům, které se dynamicky mění v čase díky sukcesním procesům určujícím vývoj společenstva od neosídleného habitatu až po plně fungující a troficky propojené společenstvo díky postupné kolonizaci. Sukcese je klíčovým procesem spojeným s funkčností daného ekosystému (Odum 1964) a vyplývá z plné škály mezidruhových interakcí, historických vlivů a prostorové dynamiky, které působí při vývoji společenstev (Williams 2006). Úspěšnost kolonizace jednotlivými druhy a utváření společenstva přitom nezávisí pouze na disperzních schopnostech migrujících jedinců a k tomu příznivých poměrech, ale také na vhodnosti daného habitatu pro kolonizátora při jeho příchodu (Williams a Hynes 1976). Vlastnosti daného místa jsou proto velmi důležité pro odhad průběhu sukcese, vývoje a vytvoření společenstva (Flory a Milner 2000). Například kolonizace prostředí vodními bezobratlými závisí na mnoha faktorech včetně velikosti a členitosti povrchu habitatu, teploty a hloubky vody a přítomnosti dalších organismů (Sheldon 1983, Peckarsky 1986).

Existují tři mechanistické hypotézy týkající se limitací společenstev, které jsou způsobeny vlastnostmi prostředí: *limitace disperzí* (tj. bližší vodní plochy jsou si ve složení společenstev bližší než vodní plochy vzdálenější), *limitace prostředí spojená s disturbancí* (např. vysycháním) a *limitace biotickými faktory* (Connell 1978).

Disperze představuje rozšiřování druhů organismů do jiných a často nových habitatů. Disperze bývá nejčastěji limitována vzdáleností jednotlivých habitatů. Pokud je disperze limitována, dochází ke snížení biologické rozmanitosti pomocí místních selekčních mechanismů (Shurin et al. 2009).

Pokud je prostředí narušeno disturbancí, například dojde k vysychání vody v habitatu, dochází k tomu, že organismy schopné opustit habitat odletí do habitatu jiného.

To vede ke snížení rozmanitosti společenstva v původním habitatu (Townsend a Scarsbrook 1997).

Biotické faktory často limitují rozvoj jednotlivých společenstev, a tím i omezují diverzitu celého společenstva. Jako příklad můžeme uvést, že malé množství fytoplanktonu vede k malému množství zooplanktonu, a v takovém prostředí bude i malé množství predátorů živících se zooplanktonem (Newbold et al. 1982). Důležitost biotických interakcí při strukturování společenstva roste se snižující se frekvencí a intenzitou disturbance (Connell 1978).

Na celkovou strukturu vzniklého společenstva má vliv několik faktorů. Struktura společenstva je ovlivněna abiotickými (fyzikálními a chemickými) faktory, jakými je například teplota a obecně klimatické podmínky, množství rozpuštěného kyslíku a hodnota pH. Dále mají na utváření společenstva vliv faktory biotické, které zahrnují ekologické interakce, jakými je predace a kompetice (Wellborn et al. 1996, Gliwicz a Pijanowska 1989, Jackson et al. 2001). Hlavními biotickými faktory, které mají přímý vliv na utváření společenstva, jsou predace a kvalita a množství potravy (Peckarsky et al. 2008, Bordalo et al. 2017). Podle míry predace lze odhadovat hustotu a strukturu společenstva. Ve společenstvu dochází následně ke kompetici o zdroje (Gliwicz a Pijanowska 1989). Největší vliv na strukturu společenstva má disturbance, riziko predace a množství zdrojů. Při dosažení středních hodnot těchto třech faktorů dochází ke zvýšení koexistence a diverzity druhů (Kneitel a Chase 2004).

Postupná sukcese v rámci společenstva může být narušována různými disturbancemi. U malých vodních nádrží to jsou často zejména vysychání a zvýšení teploty vody, kdy nastává především pro druhy aktivních kolonizátorů (např. vodní brouci a ploštice) ideální čas pro opuštění habitatu a kolonizaci habitatu nového, i když některé druhy naopak teplé vody vyhledávají za účelem hledání potravy (Williams 2006). Lze předpokládat, že při stejných podmínkách a vlastnostech prostředí, včetně disturbance, bude složení společenstva podobné (Feio et al. 2015). Disturbance v bentických habitatech vytváří mozaiku míst s odlišnými vlastnostmi. Disturbance snižují biotu ekosystémů a je jimi ovlivněn i rozvoj společenstva po jejich odeznění (Ledger et al. 2006). Biota odpovídá na disturbanci užitím refugií, ze kterých znovu kolonizuje místa habitatů po disturbanci. Fungování ekosystému je ovlivněno také odolností ekosystému na další změny v oblasti životního prostředí, jakým je třeba oteplování klimatu, které může být způsobeno i činností člověka, navíc člověk i svým

přímým působením často snižuje odolnost společenstev vůči extrémním klimatickým jevům tím, že ovlivňují jejich funkční strukturu (Black et al. 2004). Disturbance způsobené člověkem proto mohou vést ke konvergenci funkčního složení, tedy k menší rozmanitosti a podobným změnám v reakci na nepříznivé změny v prostředí, a v důsledku vyšší synchronizace svého vývoje (Feio et al. 2015)

Jednotlivé druhy bezobratlých přizpůsobují svůj životní cyklus tomu, zda jsou či nejsou nádrže naplněné vodou. V období naplnění nádrže vodou se znovu začnou utvářet společenstva (Florencio et al. 2014). Pokud nádrže nejsou naplněny vodou (suchá fáze), některé organismy mohou přečkat toto období ve formě dlouho žijících propagulí, jako tomu je například u zooplanktonu (Brock et al. 2003). V periodických vodách, kde je suché období cyklické a předvídatelné, by společenstva měla být druhově bohatá a měla by se skládat téměř výhradně z takových forem, které jsou dobře přizpůsobené na stres prostředí (Williams 2006) Vodní nádrže, které podléhají nepředvídatelným ztrátám vody, mají nízkou druhovou bohatost. Deštěm plněné nádrže jsou ovlivňovány ve větší míře teplotou prostředí, množstvím srážek a dalšími abiotickými faktory. Společenstva periodických i trvalých vod jsou ovlivňována také biologickými faktory (např. predace) (Williams 2006).

Další hypotézy se zabývají závislostí počtu druhů na množství živin v prostředí. Nosná kapacita prostředí udává, jak velká může být populace v daném habitatu, v závislosti na množství živin. *Hypotéza nosné kapacity prostředí* předpokládá mezidruhové rozdíly u nosných kapacit prostředí pro jednotlivé druhy s tím, že místně hojnější druhy budou mít nižší míru vymření a vyšší míru kolonizace než druhy méně hojné, což vede k vyšší obsazenosti habitatu hojnějšími druhy (Nee et al. 1991). *Rescue effect* hypotéza předpokládá, že emigrace a imigrace živočichů ovlivňují lokální dynamiku celkové rozmanitosti společenstva. Jak míra imigrace organismů do systému vzrůstá, tak se snižuje pravděpodobnost vyhynutí místní populace (Hanski 1991). *Hypotéza dostupnosti zdrojů* počítá s odchylkami v množství a obsazení těchto zdrojů, na kterých jsou různé druhy organismů závislé, i těch, kterých je dostatek a jsou běžné. Například množství rozpuštěného kyslíku limituje množství organismů na něm závislých. (Hanski et al. 1993, Gaston 1994). Heterogenita na úrovni zdrojů způsobí osídlení prostoru více druhy organismů, než by tomu bylo v prostředí homogenním.

### 2.1.3. Časová dynamika kolonizace malých stojatých vod

Zpravidla největší změny v rámci kolonizace malých stojatých vod probíhají na začátku po vzniku nového habitatu, což ukazují i provedené kolonizační experimenty. Během prvních dnů a týdnů se objevují první (pionýrské) druhy a v prvních měsících se objevuje vysoká hustota různých druhů organismů, protože především aktivní kolonizátoři vyhledávají nové habitaty vhodné k osídlení či nakladení vajíček (Cañedo-Argüelles a Rieradevall 2011). Rychlost kolonizace a druhová bohatost vzniklých společenstev rovněž závisí na počtu drobných vod, které se nachází v areálu poblíž studované nádrže. Naopak limitem kolonizace jsou bariéry, které omezují rychlost vývoje společenstva (Cañedo-Argüelles a Rieradevall 2011). To ostatně odpovídá i výše zmiňované hypotéze, týkající se limitace disperzí. V dočasných vodních habitatech je čas dominantním faktorem, který ovlivňuje složení společenstva. Doba, po kterou může probíhat kolonizace, je časově omezená. Během průběhu kolonizace dochází postupem času k nahrazování původních druhů jinými a druhová bohatost roste s časem (Jocqué et al. 2007). Nejvíce kolonizátorů osidluje habitaty v prvních dnech a týdnech. V experimentu Godoye et al. (2016) se začal nárůst nových druhů stabilizovat ve třetím týdnu, poté přibývaly nové druhy rychlostí 1,61 nového druhu za týden.

U pokusů, kde byl monitorován pouze výskyt hmyzu, byly skupinami, které se objevily již při prvním vzorkování, Chironomidae (pakomáři) a Ceratopogonidae (pakomárcovití). Následovány byly skupinami Coleoptera (vodní brouci), Ephemeroptera (jepice) a Odonata (vážky). Příchod hmyzích druhů korespondoval s obdobím letu dospělců. Průměrný počet taxonů a jejich diverzita prudce vzrůstala během prvních sedm měsíců. Početně jasně převažovala skupina Chironomidae, za ní Ephemeroptera a mezi trofickými skupinami dominovali detritivoři (Layton a Voshell 1991).

Značný vliv na rychlost kolonizace malých stojatých vod mají i abiotické faktory. Například nízké pH má za následek zpomalení kolonizace a vyloučení z kolonizace těch druhů, které nejsou tolerantní k nízkému pH. (Barnes, 1983, Wrublenski 1999). Ngodhe et al. (2014) pomocí experimentu zjistil, že fyzikálně-chemické parametry jako je množství rozpuštěného kyslíku, pH, teplota, celkový obsah dusíku a celkový obsah fosforu mají výrazný vliv na druhovou diverzitu, dominanci a bohatost společenstev bezobratlých v malých nádržích. Vysoká teplota, nízké množství celkového dusíku, nízká hladina

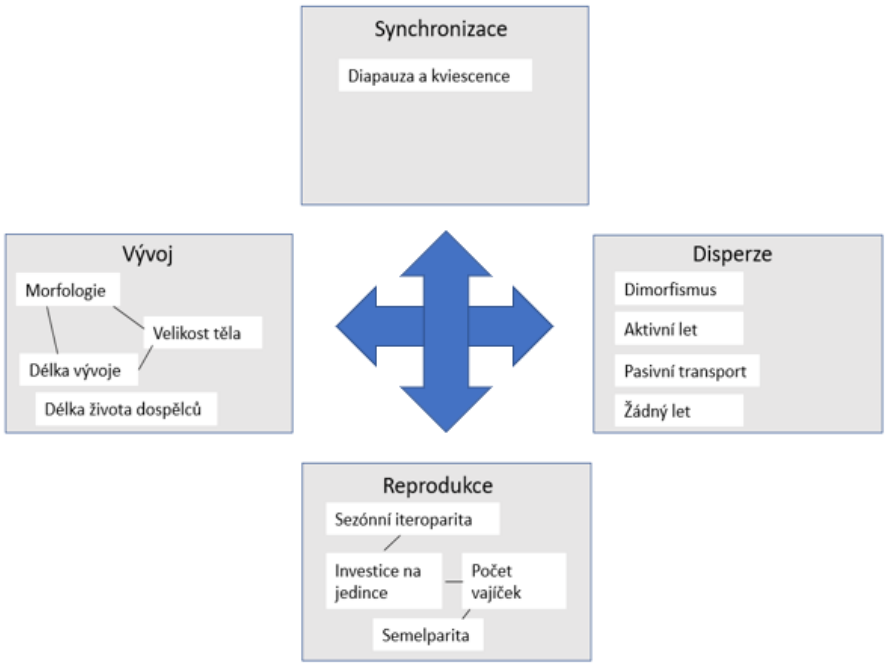
rozpuštěného kyslíku a vysoká biologická spotřeba kyslíku negativně ovlivňuje druhovou diverzitu a bohatost.

Ke studiu malých stojatých vod bývají používány mesokosmy, které simulují přirozeně vznikající malé vodní plochy. Například Pintar a Resetarits (2017) provedli dva mesokosmové experimenty zabývající se kolonizací nových habitatů vodními brouky. V prvním experimentu se měnila voda v polovině mesokosmů. V polovině byla ponechána stará voda a ve druhé polovině se měnila voda se zooplanktonem za vodu bez zooplanktonu. Nakonec bylo v mesokosmech se starou vodou 47krát více zooplanktonu než v mesokosmech, ve kterých se voda měnila. Trojnásobné množství jedinců vodních brouků kolonizovalo mesokosmy v experimentu s výměnou vody než ty v experimentu s přidáváním inokula. Obecný závěr z těchto pokusů je, že populace zooplanktonu mohou být proximátními regulátory populací predátora a utváření společenstva. Populace predátora je závislá na hustotě populace kořisti. Každá kolonizace probíhá v čase a doba, za kterou dojde k sukcesi, je závislá na abiotických a biotických faktorech. V čase dochází k disturbancím, které mohou pozitivně nebo negativně ovlivnit biodiverzitu i počty organismů z jednotlivých taxonů. Příkladem takového experimentu, který situaci sleduje v delším časovém horizontu je mesokosmový pokus, který vedl Jeffries (2011), který trval 10 let. Některé taxony se po některé roky ve vzorcích neobjevily. Mezi pionýrskými společenstvy, která se vytvořila, převažovaly Ostracoda a Copepoda. Potom začali prostředí osidlovat brouci a dvoukřídlí. Během fáze zavodnění se objevily dokonce druhy typické spíše pro trvalé nádrže (některé druhy jepic a pakomárů).

## 2.2. Strategie kolonizujících organismů

Podmínky (abiotické a biotické faktory) se během roku mění a s nimi se mění i strategie kolonizujících živočichů. Živočichové, kteří se vyhýbají fázím sucha v dočasných vodách, z nich nejčastěji odlétají pryč. Po opětovném zavodnění dochází buď k rekolonizaci stanoviště, nebo jedinci z původního habitatu kolonizují podobné habitaty v rámci své schopnosti disperze. Řada druhů, například vodních brouků, využívá dočasné vody výhradně jako zdroj potravy a ke kladení vajíček, ale tráví zbytek svého života ve vodách stálých (Williams 2006). Mnoho druhů se slabou konkurenční schopností, jako jsou například jepice, má vysokou míru disperze. Tyto druhy jsou schopny kolonizovat nově zaplavená stanoviště, rychle se rozmnožit a vytvořit tak novou generaci, a pak emigrovat do habitatu jiného, před příchodem druhů, které mohou být konkurence schopné, ale které kolonizují pomalejším tempem (Williams 2006). Druhy, které věnují velkou část své energie k rozptýlení, jsou často označovány jako druhy pionýrské.

Strategie a životní cyklus organismů se přizpůsobuje podmínkám prostředí, a proto použitá strategie přizpůsobení životního cyklu organismů podmínkám může vysvětlit odlišnosti ve složení společenstev různě vzdálených míst nebo různých obdobích (Verberk et al. 2008). Přehled vzájemných vztahů a strategií je znázorněn na obr. 3.




Obr. 3: Přehled vzájemných vztahů a strategií, ke kterým dochází během utváření společenstva (podle Verberk et al. 2008).

Délka vývoje vodních bezobratlých závisí na rychlosti růstu, velikosti těla a adaptivní morfologii a fyziologii. Během vývoje dochází k adaptacím na dané prostředí. Mezi adaptace lze zahrnout například ty, které souvisí s příjmem potravy (vývoj kusadel) a dýcháním (nepropustná kutikula). V průběhu vývoje a adaptace se může ještě uplatnit trade-off, například mezi velikostí těla a časem potřebným k jeho vývoji (Abrams et al. 1996).

Synchronizace vývoje se týká načasování reprodukce, vývoje a disperze. Je spojena s řadou druhových vlastností, jako je délka života dospělců či délka vývoje. Kviescence nebo diapauza může zpomalit či zcela zastavit vývoj (Sternberg a Buchwald 1999).

V reprodukci vodních bezobratlých jsou velké rozdíly, například v počtu a velikosti vajíček nebo v péči o potomstvo. Některé druhy kladou mnoho malých vajíček (semelparita), na druhou stranu některé druhy kladou menší množství větších vajíček (iteroparita). Některé druhy proto investují více do delšího života dospělců. Například byly porovnávány rozměry, počet vajíček a objem ovarií u skupin Coleotera, Diptera a Hymenoptera. Zatímco počty vajíček korelovaly s velikostí těla u Diptera, ale ne u Hymenoptera a Coleoptera, velikosti vajíček a objem ovarií korelovaly u všech tří rodů s velikostí těla. Zde je jasné, že existuje trade-off mezi velikostí vajíčka a počty vajíček. (Berrigan 1991, Stearns 1976).

Sladkovodní bezobratlí dosahují disperze pomocí mechanismů, které lze obecně rozdělit na aktivní (vlastními silami, nejčastěji letem) a pasivní (přeprava větrem – anemochorie, větším zvířetem – zoochorie) (Bilton et al. 2001, Incagnone et al. 2015, Williams 2006). Kromě letu dospělého jedince je aktivní disperze méně obvyklá. Pasivní disperze se vyznačuje tím, že druhy bezobratlých mají speciální vývojové stádium odolné vůči vysušení. Vytvoření bank propagulí (dormantního stádia) v sedimentech podporuje rozptýlení v čase a může být obzvláště důležité pro pasivní kolonizátory tím, že umožňuje dočasný únik z nepříznivých podmínek (Bilton et al. 2001). Zanedbatelný není ani vliv člověka na disperzi sladkovodních organismů. Lidé se stavbou kanálů spojujících oddělené vody a transportem pitné vody se významně podílí na přesunu mnoha organismů. Obecně lze nazvat přenos organismů působením člověka jako antropochorii. Příkladem může být rozšíření dvou druhů klanonožců – *Boeckella triarticulata* a *Neodiaptomus schmackeri* z východu do středomoří spolu s rybí násadou pro rybí farmy (Incagnone et al.2015).

### 2.2.1. Aktivní kolonizace

Aktivní sezónní migrace za účelem kolonizace obvykle vyžaduje vynaložení značné energie do pohybu, proto bývá využívána většími druhy živočichů (vážky, jepice, vodní brouci a vodní ploštice), zároveň je potřeba mechanismů pro vyhledávání a vyhodnocování nových vodních ploch. Načasování je pro aktivní kolonizaci velmi důležité. Vzdušná kolonizace dočasných vod bývá časově nejvíce zaměřena na jarní, letní, a dokonce i podzimní měsíce, především však ty, které jsou svou charakteristickou teplotou pro kolonizaci nejvhodnější. Po jejich osídlení dochází k nakladení vajíček, larvy rostou rychleji v podmínkách s dostatkem potravy a za omezené kompetice. Dospělci této nové generace dospívají krátce před příchodem suché fáze. Embryonální vývoj může probíhat i v nepřítomnosti vody, a to v ochranné želatinové matrix (Wiggins et al. 1980).

Vodní hmyz se při výběru vhodného habitatu může řídit různými signály prostředí. Například samice komárů rodu *Culex* dokáží detekovat přítomnost predátora, a následně se takovému prostředí s predátorem, při kladení vajíček, vyhnout. V experimentu byla jako predátor použita *Notonecta irrorata* a bylo prokázáno, že samice komárů dokáží detekovat predátora ještě několik dnů poté, co byl predátor z vodního prostředí manipulativním zásahem odebrán (Blaustein et al. 2005). Některé alkoholy a aldehydy vypouštěné rostlinami do vody jako součást jejich metabolismu jsou spolu s dalšími druhově specifickými těkavými látkami používány jako ultimátní faktory při výběru stanoviště a zdrojů aktivními kolonizátory (Compton 2002). Řada druhů vodního hmyzu, zejména vodních brouků, ploštic a vážek, zřejmě k detekci vodních ploch využívá polarotaxi, tj. vnímání polarizovaného odraženého světla od povrchu (Csabai et al. 2006, Popham 1953). To vysvětluje, proč se mnoho druhů vodních brouků a vážek snáší dolů a sedá na třpytivé horké povrchy asfaltových vozovek či povrchy automobilů, od kterých se odráží světlo podobně jako od vodní hladiny. Také jepice jsou při rojení velmi přitahovány horizontálně polarizovaným světlem odraženým od suchého povrchu asfaltových vozovek, které napodobují vysoce polarizované vodní povrchy (Kriska et al. 1998). Čím je asfalt tmavší a hladší, tím více je jím hmyz přitahován (Williams 2006).

Aktivitu kolonizátorů ovlivňuje celá řada biotických a abiotických faktorů. Podle Fernanda (1958) je kolonizace vodních brouků výsledným produktem série kroků chování jedinců. Prvním krokem, který představuje základ pro kolonizaci je disperze. Disperzní let je nejdůležitější a často i jedinou možností pro vodní hmyz (hlavně brouky a ploštice) najít

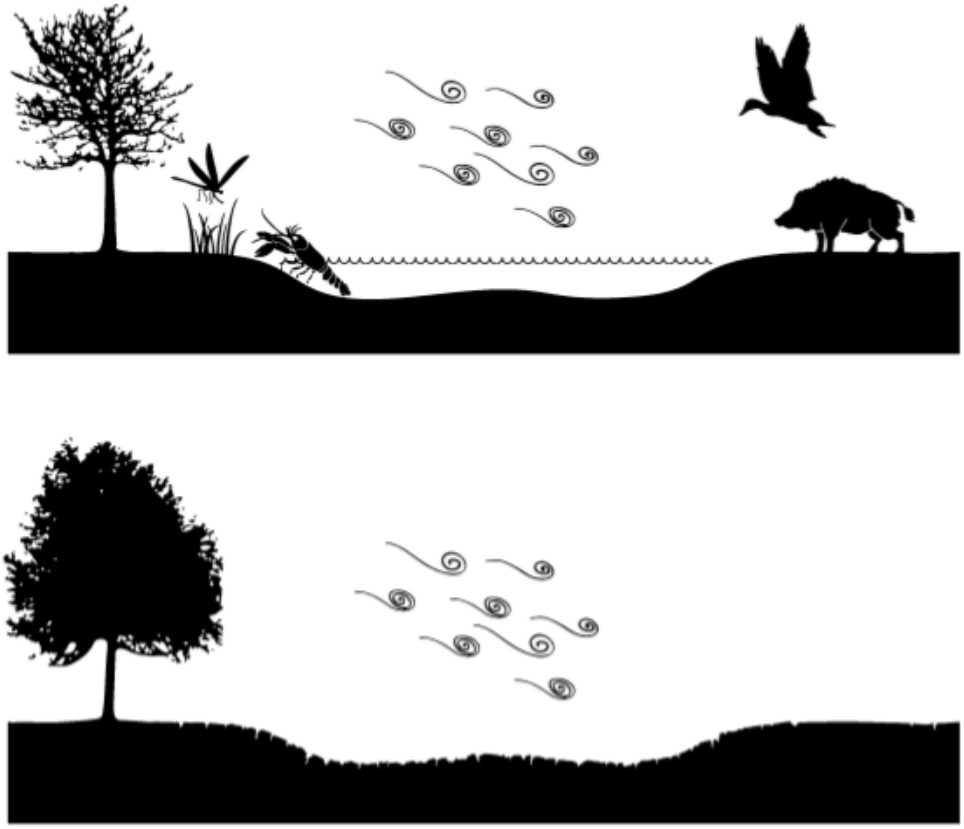
nové vodní habitaty (Csabai et al. 2012). Dále je nutná lokalizace habitatu a posledním krokem je samotný výběr habitatu. Vedle toho, že disperze ovlivňuje populační dynamiku, distribuci druhů a složení společenstva, je rovněž důležité zjistit, které faktory ovlivňují disperzi (Yee et al. 2009). Všechny předchozí kroky jsou v zásadě výsledkem evoluce řízené dvěma typy faktorů: proximátními (např. teplota a světlo) a ultimátními (např. dostupností potravních zdrojů). Vodní brouci odpovídají přímo na proximátní faktory změnami své fyziologie a chování. V případě změn teploty vody a vzduchu, změny intenzity světla a jeho hloubky průniku do vody, deště, či kombinace těchto faktorů vede nastalá situace k opuštění habitatu, odletu a nalezení nového vhodného habitatu. U samic bývá odlet z původního habitatu a následné hledání habitatu nového iniciováno vývojem ovarií a nedostatkem potravy nutné ke správnému vývoji vajíček (Fernando 1958). Zvýšená míra disperze byla také experimentálně pozorována v prostředí s nízkou hustotou vodní vegetace nebo vyšší populační hustotou u potápníků *Graphoderus occidentalis* a *Rhantus sericans*. (Yee et al. 2009).

Ultimátní faktory, jakými jsou potrava a substrát, nemusí být přímo spojeny s proximátními faktory, ale hmyz může často předvídat jejich vývoj tak, aby byl pro ně samotné a pro jejich potomstvo příznivý. Toto vše je spojeno s evolucí sezónní disperze (Fernando 1958). Mnoho druhů také vykazuje rozdílnou aktivitu během různých období. Brouci a ploštice měli na jaře větší aktivitu během dne, zatímco v létě a na podzim u nich byla zaznamenána nejvyšší aktivita večer. Optimální teplota pro let je u každého druhu trochu jiná. (Csabai et al. 2012).

### 2.2.2. Pasivní kolonizace

Pasivní kolonizaci, kdy jedinci využívají pro přesun anemochorii nebo zoochorii, lze nalézt u malých organismů, například zooplanktonu. Velmi lehké organismy mohou být přepravovány vzdušnými proudy. Silný vítr může přemístit organismy, např. efipia perlooček či buňky řas, z již vysychajících dočasných vod (Williams 2006). V experimentech, které vedl Maguire (1963), se zkoumala pasivní kolonizace. Bylo zjištěno, že počet různých organismů se snižuje se zvyšující se výškou nad zemí, zároveň se podobně snižuje početnost organismů se zvyšující se vzdáleností od zdroje, ze kterého se šíří. V porovnání s aktivní kolonizací je kolonizace pasivní více závislá na náhodě (Williams

2006). Protože je při pasivní kolonizaci vždy riziko toho, že se nedostanou organismy do vhodného habitatu ve vhodný čas, vyskytují se u pasivně kolonizujících organismů přezimující stádia. U přezimujících stádií (efipia žábronožců, vajíčka klanonožců) dochází k morfologické konvergenci, ve smyslu podobné povrchové struktury, která jim zajišťuje lepší přenos do nového habitatu (Incagnone et al. 2015).



Obr. 4: Disperzní vektory (vítr a zvířata) během vodní fáze (nahoře) a během fáze sucha (dole) v dočasných vodách (podle Incagnone et al. 2015), vlnité spirály znázorňují přenos větrem.

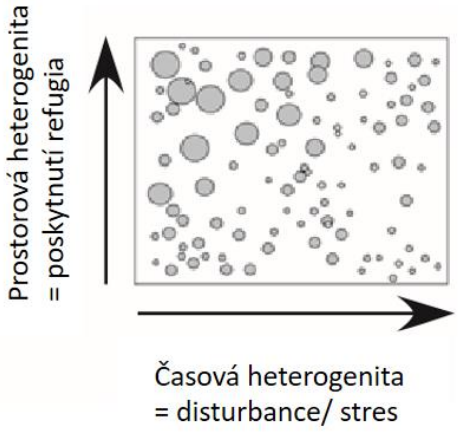
Zatímco během vodní fáze může být pasivní disperze uskutečňována pomocí větších živočichů a pomocí větru, během suché fáze je hlavním disperzním vektorem vítr, viz obr. 4 (Incagnone et al. 2015).

Závěrem je možné říci, že kolonizace malých stojatých vod je velmi komplexním jevem, který závisí na mnoha biotických a abiotických faktorech. Aktivní kolonizátoři dokáží vyhodnotit příznivé podmínky pro kolonizaci daného habitatu, zatímco pasivní kolonizátoři dokáží přečkat i nepříznivé podmínky ve formě přezimujících stádií.

## 2.3. Vliv struktury prostředí na společenstva

Vodní ekosystémy vykazují silné výkyvy v přírodních podmínkách na mnohonásobných prostorových a časových škálách (Allen a Starr 1982). Kromě množství živin a základních fyzikálně-chemických charakteristik vody patří k nejdůležitějším abitoickým podmínkám určujícím složení společenstev struktura prostředí (Downes et al. 1995). K její charakteristice a popisu se používá mimo jiné habitatová heterogenita (heterogenita prostředí) a komplexita. Struktura prostředí je dána kombinací kvalitativních a kvantitativních komponent přítomných struktur. Místo pojmu habitatová struktura se v závislosti na daném prostředí používají i pojmy jiné, a to například substrátová heterogenita (Menge et al. 1985), topografická komplexita (Walters a Wethey 1996) nebo také habitatová komplexita (Floater 2001, Stoner a Lewis 1985). Byly určeny dva komponenty habitatové struktury, a to heterogenita a komplexita. Oba jsou závislé na měřítku (Cooper et al. 1997, Crowl et al. 1997). Komplexita struktury se vztahuje na absolutní množství nebo hustotu struktury a heterogenita ke změnám ve struktuře (McCoy a Bell 1991).

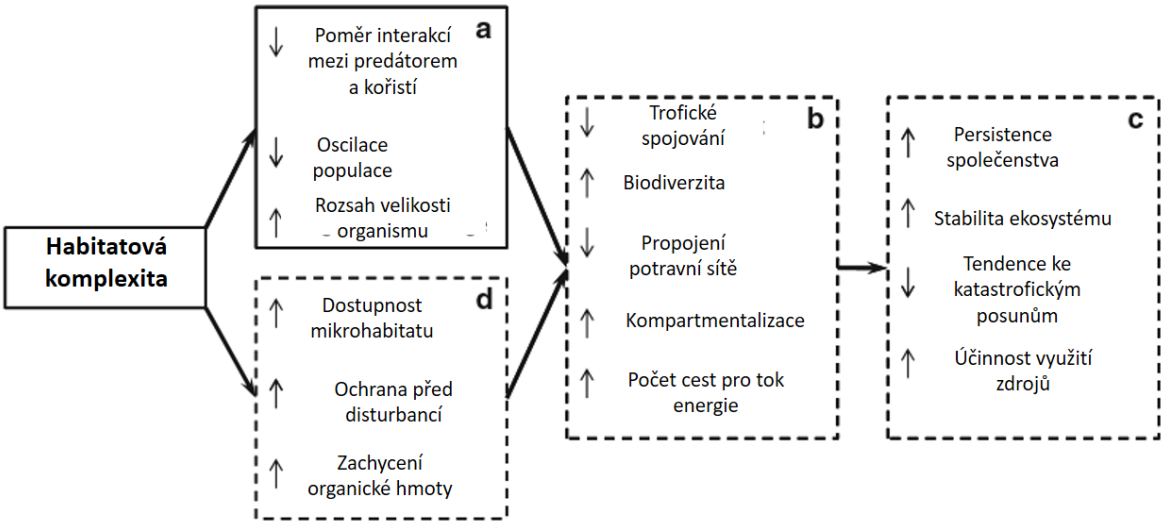
Heterogenita prostředí roste s rostoucí heterogenitou v prostoru a čase (viz obr. 5) (Zalewski a Naiman 1984), přičemž prostorová heterogenita je definována jako variace prostoru v distribuci bodového vzoru (Dutilleul a Legendre 1993). Prostorová heterogenita bývá na začátku vyšší, s postupem času se zmenšuje, viz obr. 5.




Obr. 5: Závislost prostorové heterogenity na heterogenitě časové (Statzner a Bêche 2010)

Řadou empirických studií byl dokázán pozitivní vztah mezi heterogenitou prostředí a lokální druhovou diverzitou (Johnson a Simberloff 1974, Hortal et al. 2009, MacArthur a MacArthur 1961, Tews et al. 2004). Hypotéza heterogenity prostředí (MacArthur a MacArthur 1961) tvrdí, že druhová bohatost stoupá s počtem ekologických nik, tedy že soužití druhů je snadnější ve více heterogenních prostředích, protože odlišné taxony mohou profitovat na odlišných podmínkách prostředí (Massicotte et al. 2015).

Prostorová heterogenita ovlivňuje diverzitu druhů třemi hlavními mechanismy. Prvním z nich je *zvýšení gradientů prostředí* a množství typů habitatů, zdrojů a strukturální komplexity, to vede ke zvýšení počtu dostupných nik v prostoru, a tak spolu může více druhů koexistovat (Currie 1991, Tews et al. 2004). Za druhé, heterogenní oblasti pravděpodobně poskytnou *refugia* před nepříznivými podmínkami prostředí a v době změn klimatu by měly podporovat druhovou perzistenci (Seto et al. 2004). Za třetí *pravděpodobnost speciace* v důsledku izolace a adaptace na různé podmínky životního prostředí se zvyšuje s vyšší heterogenitou prostředí (Rosenzweig 1995). Tyto vztahy platí nejen pro malé stojaté vody, ale i pro jiná prostředí.




Obr.6: Vliv habitatové komplexity na procesy a vlastnosti ekosystému (Kovalenko et al. 2012).

Prostorová heterogenita se zvyšuje se zvyšujícím se množstvím makrofyt. V makrofytech se nachází mnohem větší množství velkých bezobratlých než v habitatech bez vegetace (Heck a Crowder 1991). Abundance a bohatost společenstev velkých bezobratlých se zdá být úměrná hustotě či biomase sladkovodních makrofyt (Crowder a Cooper 1982, Stoner a Lewis 1985). Spíše než na hustotě konstrukčních prvků rostliny, záleží více na jejím tvaru. Odlišné druhy makrofyt zároveň mají sklon k podpoře rozdílných epifytických společenstev (Rooke 1986). Tvar a hustotu konstrukce makrofyt lze považovat za samostatné komponenty strukturální komplexity (složitosti) (Stoner a Lewis 1985).

To, že se různá společenstva (epibionti, perifyton, organismy ve formě biofilmu) vyskytují na různých druzích makrofyt, bývá přičítáno především vlivu habitatové struktury. Přičemž více strukturně komplexní habitaty budou podporovat pestřejší a bohatší společenstva tím, že poskytují větší plochu pro sběr potravy, její uchycení a dále intersticiální prostor, který působí jako útočiště před predací (Heck a Crowder 1991). Klíčovou roli hraje povrchová plocha makrofyt. Předpokládá se, že složitější struktura makrofyt bude mít větší povrchovou plochu (Dvořak a Best 1982). Pokud použijeme napodobeniny makrofyt, můžeme studovat, jaký vliv bude mít povrchová struktura na tvorbu společenstev v daném habitatu. Vodní vegetace má na kolonizaci velmi významný vliv, poskytuje úkryt kořisti a prostor pro čekání na kořist predátorovi. Warfe a Barmuta (2006) vytvořili tři typy umělých rostlin stavbou podobných těm přírodním, od nejvíce komplexní (typ *Myriophyllum variifolium* – stolístek*)* přes středně komplexní (typ *Triglochin procera* – bařička*)* až po nejvíce jednoduchou (typ *Eleocharis sphacelata* – bahnička*)*, jednotlivé umělé rostliny a jejich živé předlohy jsou znázorněny na obr. 7. První s nejvyšší komplexitou a druhá s prostřední komplexitou měly stejné velikosti povrchové plochy, přesto byl vyšší nános perifytonu a vyšší četnost velkých bezobratlých byla na maketě rostliny s vyšší komplexitou. Je možné, že tvar prostředí je významnější než plocha na povrchu. Listy na *Myriophyllum* směřují směrem dovnitř k hlavnímu stonku, vystavena je tak pouze polovina celkového povrchu plochy, zatímco *Eleocharis* a *Triglochin* mají vystaven téměř celý povrch (Warfe a Barmuta 2004). Tvar stanoviště a s ním spojená refugia jsou mnohem důležitější pro makrozoobentos a distribuci perifytonu než absolutní plocha povrchu (Warfe a Barmuta 2006). Bylo také zjištěno, že habitatová struktura (struktura stanoviště) má významný vliv na úspěšnost predátora. Habitatová struktura může být vytvořena například porostem makrofyt (Warfe 2002). Výskyt makrofyt má jasný vliv na rybí predaci a na složení makrozoobentosu a perifytonu. Vše bylo zkoumáno v nížinné řece pomocí multifaktoriálních klecí. Výsledkem bylo, že rybí

dravci jsou méně úspěšní lovci ve více konstrukčně složitějších makrofytech a z toho vyplývá, že silné přímé a nepřímé efekty rybích dravců jsou méně pravděpodobné ve strukturálně komplexním stanovišti. Vždy je to však ovlivněno tím, jaké je převažující složení společenstva. Nejbohatší a nejrozmanitější byla společenstva velkých bezobratlých a společenstva perifytonu, a to na umělých rostlinách s největší strukturní komplexitou, kterou měla napodobenina *Myriophyllum*. Zároveň však v takovém prostředí s vyšší strukturní komplexitou byla vysoká míra predace.

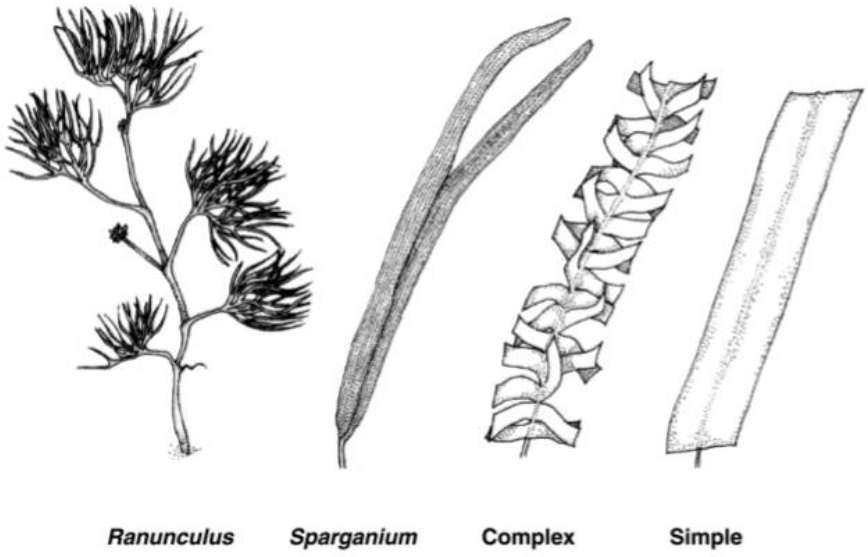
Velké druhy bezobratlých jednoznačně reagují na přítomnost makrofyt a přítomnost refugií, která poskytují. Více strukturně komplexní makrofyta podporují utvoření více hojného a různorodějšího společenstva velkých bezobratlých (Crowder et al. 1998). Struktura vodních rostlin ovlivňuje distribuci velkých bezobratlých, protože odlišně tvarovaná makrofyta podporují odlišná společenstva velkých bezobratlých (Cyr a Downing 1988). Ve vodních systémech s rostlinami se obvykle úspěch lovu predátora snižuje se vzrůstající habitatovou strukturou (Nelson 1979). Avšak může nastat i opačný případ, kdy vegetace poskytuje natolik vhodné místo pro číhání predátora na kořist, že dochází ke vzrůstajícímu predačnímu tlaku na druh kořisti (Klečka a Boukal 2014). Strukturní komplexita habitatu obvykle snižuje účinnost lovu predátora tím, že redukuje schopnost chycení kořisti. Hustota kořisti se zvyšuje s rostoucí habitatovou strukturou, protože poskytuje potravu a substrát kořisti a stejně tak množství úkrytů před predátory. Mírně strukturované habitaty vykazují predátory nejrychleji rostoucí s vysokou šancí na ulovení kořisti. Habitatová strukturní komplexita má jasný vliv na ekologické interakce. Více typů mikrohabitatu znamená větší prostor pro více nik, což umožňuje koexistenci kompetitorů a vytrvání druhů kořisti a predátora. V místech se sníženou predací dochází ke zvýšenému tlaku na druhy kořisti, aby tato místa s nízkou predací obsadily. Redukce predace způsobená komplexitou habitatu vede ke stabilizaci interakcí mezi predátorem a kořistí (Warfe a Barmuta 2006). Pokud habitatová struktura stanoviště ovlivňuje přímo nebo nepřímo úspěšnost dravce, potom by to mohlo ovlivnit, jak silně je regulována predace. Důležité je zdůraznit, že predace závisí na prostředí, ve kterém k ní dochází (Power 1992). Přímé a nepřímé vlivy predace pravděpodobně závisí také na složení společenstva potencionální kořisti, interakci mezi predátorem a kořistí, a také na čase pozorování a období, ve kterém probíhá. Vždy záleží na vhodném využití mikrohabitatu predátorem a kořistí (Klečka a Boukal 2014). Habitatová struktura pozměňuje sílu interakcí mezi predátorem a kořistí v mnoho druhovém prostředí (Carter et al. 2010, Diehl 1992). Mezi sezonami se mohou tyto

interakce měnit. Počáteční rozdíly ve složení společenstva mohou ovlivnit sukcesi společenstva a následně pomoci určit, jakým směrem by mohla probíhat případná disturbance, vnitrodruhová predace a kompetiční interakce (Warfe a Barmuta 2006).

Obr.7: Umělé rostliny (vlevo) a jejich přírodní vzory (vpravo). Nejvíce komplexní struktura stolístku *Myriophyllum variifolium*, středně komplexní struktura bařičky *Triglochin procera* a nejjednodušší struktura bahničky *Eleocharis sphacelata* (převzato z práce Warfe a Barmuta 2006).

Taniguchi et al. (2003) zkoumal vliv komplexity prostředí jiných druhů makrofyt na osídlení daného habitatu. Využil komplexity živých vodních rostlin a umělých rostlin s podobnou komplexitou jako mají ty živé. Z živých rostlin byl zvolen *Ranunculus yezoensis* se složitou strukturou stavby rostliny a *Sparganium emersum* s jednoduchou strukturou. Podle přírodních rostlin byly vytvořeny rostliny umělé, jedny s vysokou komplexitou (složité) a druhé s nízkou komplexitou (jednoduché) viz obr 8. Na živých rostlinách nebyl

rozdíl v abundanci bezobratlých na složité i jednoduché formě rostlin. Zatímco na umělých rostlinách bylo více bezobratlých nalezeno na složitější formě než na jednoduché. Druhová bohatost byla vyšší v prostředí se složitější rostlinou živou než jednodušší živou. Podobně byla druhová bohatost vyšší v prostředí s umělou složitější rostlinou než v prostředí s jednoduchou umělou rostlinou. Množství částic organické hmoty a chlorofylu a ukázalo smíšené vzory na přírodních a umělých rostlinách, to naznačuje, že dostupnost těchto zdrojů není prvořadým faktorem, který ovlivňuje abundanci bezobratlých na rostlinách (Taniguchi et al. 2003).




Obr. 8: Rostliny *Ranunculus yezoensis* a *Sparganium emersum* a jejich umělé napodobeniny s ohledem na jejich komplexitu (složitá, jednoduchá). (Taniguchi et al. 2003).

## 2.4. Vliv živinových vstupů na kolonizaci a dynamiku společenstev

Tok energie potravním řetězcem je především spojen s množstvím a kvalitou živin, které jsou k dispozici primárním producentům jako základnímu článku potravního řetězce. Toky energie ovlivňují počet trofických stupňů a v nich produktivitu a druhovou pestrost a bohatost (Cardinale et al. 2009). Pokud se zaměříme na přenos živin nezávisle na působení živočichů, převažuje v tekoucích vodách horizontální transport (z horního do dolního toku) a ve vodách stojatých transport vertikální (z eufotické zóny do sedimentu), což je případ i malých vodních ploch (Vanni 2002).

Pro nejníže stojící organismy v potravní pyramidě jsou důležité živiny rozpuštěné ve vodě – uhlík, dusík, fosfor (Cross et al. 2005). Koloběh těchto prvků ve své konečné podstatě ovlivňuje trofické interakce, populační dynamiku a role druhů v ekosystému (Elser et al 1998, Elser a Urabe 1999, Vanni et al. 2002). Odlišnostem, tak podobnostem, mezi základním složením potravy a základními požadavky konzumentů ovlivňujícím základní procesy v ekosystému se snaží porozumět ekologická stechiometrie (Sterner a Elster 2002).

Ve většině vodních ekosystémů je nejdůležitější koloběh fosforu, který většinou limituje primární produkci. Při dlouhodobém sledování změn množství živin během sukcese byla celková proměnlivost mnohem nižší pro SRP než pro dusík. Bylo zaznamenáno, že heterogenita koncentrace živin rostla znatelně od počáteční do pozdní sukcese (Dent a Grimm 1999).

Základními typy živinových vstupů v malých stojatých vodách bývá nejčastěji jíl, listový opad a detrit. Tyto látky se podílí na zvýšené turbiditě v prostředí. Turbidita neboli zákal vody je způsobena nerozpuštěnými látkami ve vodě. Lind et al. (1992) zkoumal vliv turbidity na množství fytoplanktonu. Bylo zjištěno, že fytoplankton v nejmělčí a nejvíce turbidní nádrži byl nejproduktivnější na jednotku objemu. Zatímco nejméně turbidní nádrž měla na jednotku objemu fytoplanktonu nejméně. Naměřené hodnoty chlorofylu a v nejmělčím a nejvíce turbidním prostředí byly dvojnásobné oproti ostatním nádržím s nižší turbiditou. Vrstva detritu je tvořena materiálem vzniklým rozkladem rostlinných (hlavně listy) a živočišných složek (Anderson a Sedell 1979). Detrit je zpracováván nejprve tzv. drtiči a poté mikroorganismy. Poté bývá energie převážně fixována autotrofními organismy a detritivory, následně je energie přenášena dál skrze potravní řetězec. Mimo jiné

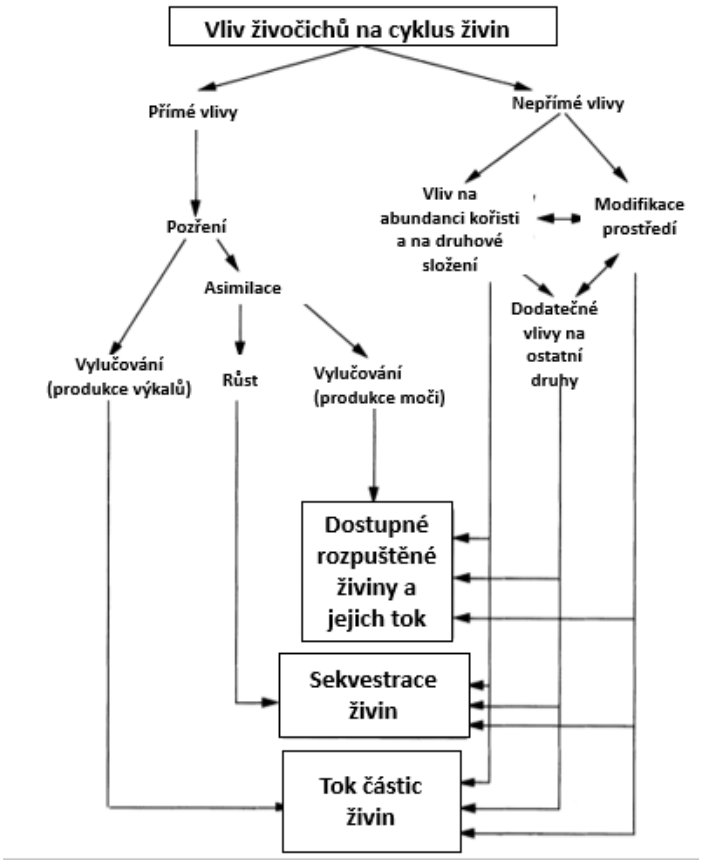
se detritem živí řada skupin vodních bezobratlých, pro které může představovat první zdroj potravy po úspěšné kolonizaci nového prostředí (Anderson a Sedell 1979). Většina bentických druhů přijímá části detritu především v raných fázích vývoje a s dospíváním přechází na řasy, mikroorganismy či živočichy. Dominantní skupinou kouskovačů (shredders) jsou chrostíci (Trichoptera) a pošvatky (Plecoptera). Dále sem lze zařadit některé skupiny dvoukřídlých, a to především pakomáry (Chironomidae) (Coffman et al. 1971). Bezobratlí preferují detrit již částečně rozložený a kolonizovaný mikroorganismy (Janke a Trivinho-Strixino 2007).

Rychlost rozkladu listů je primárně závislá na množství ligninu a pH prostředí. Čím více ligninu obsahují, tím probíhá jejich dekompozice pomaleji (Janke a Trivinho-Strixino 2007). V kyselých vodách s nízkým pH také dochází k rozkladu listů pomaleji než ve vodách zásaditých, vyskytuje se tak v nich menší množství detritivorů, a také menší množství velkých bezobratlých. (Kok a Van Der Velde 1994).

Minerály obsažené v jílu zásadním způsobem ovlivňují metabolismus mikroorganismů ve sladkých vodách, jejich produkty mohou měnit vnitřní prostředí vody pro ostatní organismy (Jackson 1989). Vodní vegetace v malých nádržích má také modifikační vliv na chemismus vody těchto nádrží, zejména na obsah minerálních prvků (Joniak et al. 2007).

Ve vodních systémech, ale i v terestrických systémech, je produkce řas a celkově primární produkce závislá na množství světla a živin. Kvalita primární produkce je závislá na relativním poměru mezi světlem a živinami (Sterner et al. 1997). V případě, že primární producenti přijímají vysoké množství světla ku malému množství fosforu, je následně vytvořená biomasa jako potrava chudá. Naopak pokud primární producenti přijímají malé množství světla, ale vysoké množství fosforu, je biomasa jako potrava velmi bohatá (Sterner a Elser 2002). Pokud jsou herbivoři nuceni živit se biomasou chudou na fosfor, jsou fosforem limitováni spíše než uhlíkem, potom může limitace fosforem způsobit snížení účinnosti herbivorů. Chemické složení řas a sinic může nakonec zvýšit účinnost všech dalších článků potravního řetězce, právě díky postupnému toku energie z nižších do vyšších článků potravního řetězce. Například rybí predátoři, kteří se živí zooplanktonem, který se živil na živiny bohatým fytoplanktonem, dorůstají větších rozměrů než ti, kteří se živili na živiny chudými herbivory (Malzahn et al. 2010)

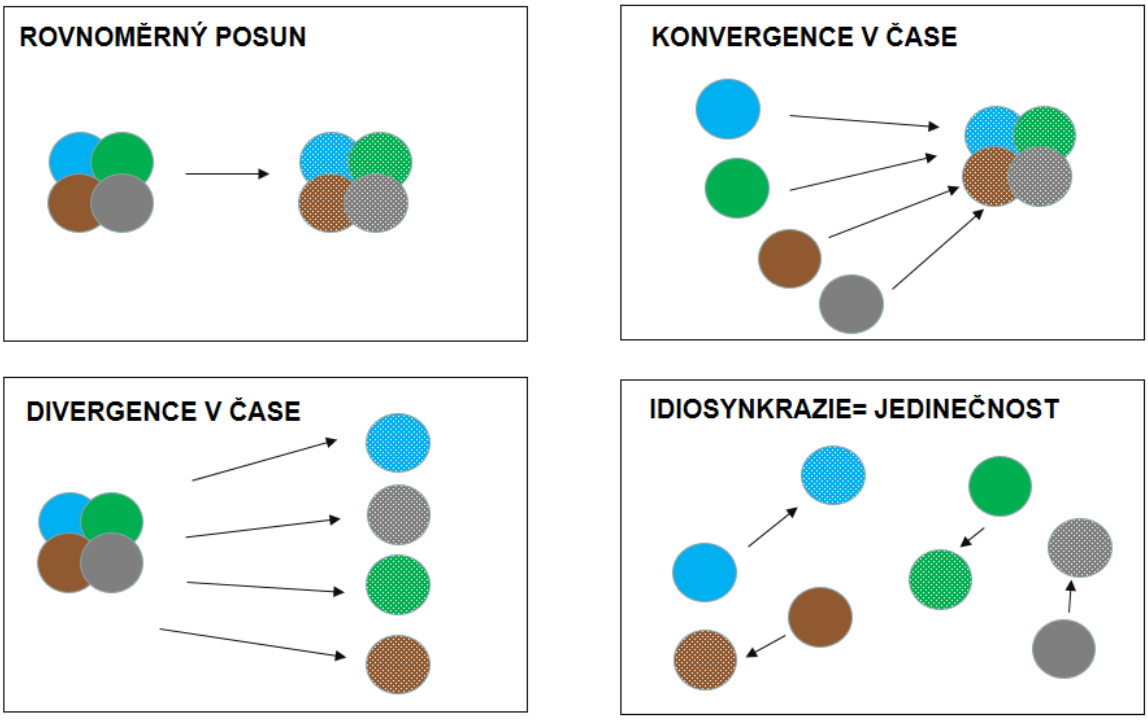
Živočichové mají velmi silné účinky na vodní potravní sítě a také je nutné zohlednit roli zvířat jako zprostředkovatelů živin (Carpenter et al. 1985), viz obr. 9. Živočichové mohou mít vliv na koloběh živin v mnoha ohledech a lze je charakterizovat jako přímé a nepřímé. Přímé účinky jsou ty, které vycházejí z fyziologické transformace živin z jedné formy na jinou v rámci svých vlastních těl. To zahrnuje spotřebu živin a jejich alokaci do růstu a pouze zbytek do výkalů. Nepřímé efekty nastanou, když živočichové ovlivní nutriční toky přes dopady na jejich kořist nebo na fyzické struktury habitatu. Živočichové mají četné přímé a nepřímé účinky na tok živin prostřednictvím účinků na jejich kořist nebo modifikují fyzické prostředí. Trofická kaskáda však také ovlivňuje koncentrace živin, relativní rozdělení živin do různých ekosystémových zásobníků a také rozsah a závažnost limitace živinami. Změna v trofické struktuře, která byla způsobena trofickou kaskádou lze považovat rovněž za změnu v cyklu fosforu (Carpenter et al. 1985).




Obr. 9: Schéma vlivu živočichů na cyklus živin (Vanni 2002).

## 2.5. Shrnutí a hypotézy pro vlastní pokus

Proces utváření společenstva je závislý na mnoha abiotických a biotických faktorech. Abiotické podmínky prostředí (pH, teplota, obsah rozpuštěného kyslíku, turbidita), vnitrodruhové interakce a struktura habitatu ovlivňují to, jak bude vypadat společenstvo. Proces kolonizace je, kromě jiného, závislý na tom, jak vzdálené od sebe jsou jednotlivé vodní plochy, a také na tom, zda se jedná o aktivní či pasivní kolonizaci. Za určitý čas od začátku kolonizace může dojít k rovnoměrnému posunu ve složení společenstva do stavu rovnováhy. Rovněž za určitých podmínek prostředí může dojít ke konvergenci či divergenci ve složení společenstva v čase. Popřípadě může být sukcesní vývoj společenstev odlišný v každém prostředí, nakonec je každé společenstvo v odlišných podmínkách prostředí jedinečné (viz obr. 10).




Obr. 10: Různý vývoj společenstev v čase (podle Ruhí et al. 2013).

V případě malých vodních ploch není příliš znám vliv struktury habitatu na diverzitu kolonizujících organismů. V rámci experimentu podrobně popsaného v následující části této práce jsem zkoumala následující otázky:

Bude mít přítomnost vegetace vliv na zvýšení počtu druhů predátora, a tím podpoří myšlenku, že vegetace poskytuje vhodné místo pro číhání na kořist pro predátora? Nebo bude mít vegetace vliv na zvýšení počtu druhů kořisti, a tím podpoří názor, že primárně poskytuje úkryt pro kořist před predátorem?

Sníží přítomnost jílu schopnost detekce kořisti predátorem? Nebo jíl poskytne živiny, které podpoří osídlení takového prostředí dalšími druhy? Turbidní prostředí poskytuje vhodné prostředí pro nárůst množství fytoplanktonu, bude to znamenat i nárůst množství zooplanktonu a jeho predátorů?

V případě přítomnosti vegetace i jílu zároveň, výhody kterého z těchto dvou faktorů převáží?

# 3. Materiál a metody

## 3.1. Založení a průběh experimentu

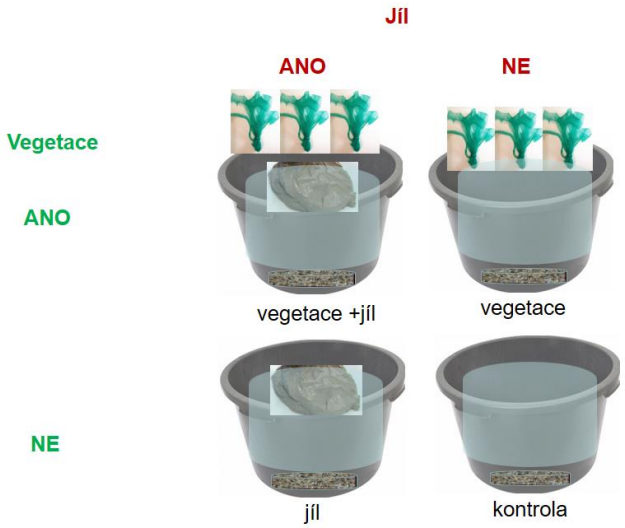
Kolonizační experiment probíhal po dobu tří měsíců od 13. 7. do 10. 10. 2012 na zahradě Pedagogické fakulty JU nacházející se v univerzitním kampusu v Českých Budějovicích (48.9756292°N, 14.4468561°E). K vytvoření habitatů podobajících se přirozeným malým stojatým vodám bylo použito 70 černých plastových nádob (maltovníků) o objemu 45 litrů. Nádoby, opatřené odtokovým otvorem se sítem s oky o velikosti 0,5 mm a připevněným kouskem tkaniny vyčnívajícím nad vodu jako můstek pro migraci živočichů, byly napuštěny vodovodní vodou a na dno nasypán 600 ml písku o velikosti zrn 0,05–2 mm.

Obr.11: Rozložení jednotlivých maltovníků na pokusné ploše.

Dále bylo do každé nádoby přidáno 180 ml rybniční vody filtrované přes sítko s velikostí ok 40 μm z Nového vrbenského rybníka pro inokulaci fytoplanktonu a jako zdroj fosforu bylo přidáno 0,25 ml $NaH_2PO_4$ (0,2 $\mu g.l^{-1}$). Po šesti dnech od začátku pokusu byl do každé nádoby ještě přidán vzorek zooplanktonu (60 ml) z rybníka Domin, který obsahoval následující druhy: kopepodity a dospělci *Cyclops* sp., *Mesocyclops leuckarti, Thermocyclops crassus, Endiaptomus gracilis, Ceriodaphnia quadrangula, Bosmina longirostris, Daphnia magna* a *Daphnia galeata*.

V experimentu jsem jako proměnné prostředí zkoumala vliv umělé vegetace a přidaného jílu v plném faktoriálním uspořádání, tj. byla vytvořena čtyři prostředí: „kontrola“ bez přidané vegetace a jílu, prostředí s vegetací se třemi umělými rostlinami

vyrobenými z plastové síťoviny, prostředí s jílem vytvořené přidáním 45 g čerstvého jílu (velikost částic < 5 µm) dovezeného před zahájením pokusu (tj. před 13. 7. 2012) z pískovny Cep I (48.9119264N, 14.8864897E) u Suchdola nad Lužnicí a prostředí s přidanou umělou vegetací i jílem (obr. 13).




Obr. 13: Faktoriální uspořádání zkoumající vliv jílu a umělé vegetace.

Experimentální nádrže byly kolonizovány vodním hmyzem z vodních ploch nalézajících se v okolí (obr. 14). Nejbližší vodní plocha byla vzdálena 500 m a jednalo se o umělou retenční nádrž o ploše ca. 50 × 30 m, Další vodní plochy ve vzdálenosti ca. 1 km od pokusné plochy zahrnovaly nádrž Bagr o ploše ca. 250 × 120 m v parku Stromovka a další malé vodní nádrže v parku Stromovka a na okraji Č. Budějovic jižně a západně od experimentální plochy.

Obr. 14 Poloha pokusné plochy (žlutá hvězda) a blízkých vodních ploch (červené a zelené hvězdy), do vzdálenosti 1 km od pokusné plochy(www.mapy.cz).

Po celou dobu průběhu experimentu byla voda ve všech nádobách dvakrát týdně míchána. Ve dvou nádobách (s vegetací a s jílem) byly umístěny dataloggery, které po celou dobu měřily nepřetržitě teplotu u dna a u hladiny.

Sběr vzorků probíhal jedenkrát za měsíc. Třetina náhodně vybraných nádob s každým typem prostředí, viz obr. 13, byla destruktivně vzorkována: jejich obsah byl sléván přes síťku s velikostí ok 250 μm a následně zafixován 80 % ethanolem (schéma jednotlivých odběrů viz příloha č. 1, příloha č. 2). Před každým odběrem vzorků a na začátku pokusu byla měřena teplota, pH, vodivost, koncentrace kyslíku a turbidita ve všech nádobách. Zároveň byly odebrány vzorky zooplanktonu a vody. Zooplankton byl odebírán při každém odběru z 10 náhodně vybraných nádob přecezením 3 litrů vody z nádoby přes planktonku s velikostí ok 250 μm a zafixován 4 % roztokem formaldehydu. Prázdné nádoby byly následně zakryty a vyřazeny z experimentálního uspořádání.

## 3.2. Zpracování vzorků

Pro potřeby diplomové práce byly zpracovány vzorky z 1. (10.8.2012) a ze 3. (10. 10. 2012) odběru. Celkem se jednalo o 47 vzorků. Nejprve byli z jednotlivých vzorků odebráni velcí jedinci, zejména brouci, kteří se ve vzorku nacházeli v omezeném množství. Vzorek byl následně vzhledem k vysoké hustotě jedinců rozdělen v Petriho misce pomocí dělicího kříže na čtyři části a náhodně vybraná čtvrtina byla analyzována. Počty zjištěných jedinců byly přepočteny na celý vzorek. Vzorky jsem roztřídila do následujících základních taxonomických skupin: jepice (Ephemeroptera), Coleoptera – brouci, Diptera – dvoukřídlí, samostatně Chironomidae – pakomáři, Gastropoda – plži, Heteroptera – ploštice a Annelida – kroužkovci. Jedinci z některých skupin (hlavně jepice, ploštice a brouci) byli určeni do druhu. Pakomáři byly roztřízeni do podčeledí. Zooplankton byl určen do druhů a dále a vypočítán počet jedinců na 1 litr. Pro přehlednější zobrazení se používaly podčeledi, do kterých jednotlivé druhy zooplanktonu patří.

Spolu s rozdělením do taxonomických skupin byli jedinci zařazeni také do trofických skupin charakterizujících typ a způsob získávání potravy (viz tab. 1 a tab. 2) podle údajů z databáze Freshwaterecology.info (Schmidt-Kloiber a Hering 2015). Tento klasifikační systém zahrnuje 10 kategorií a každému druhu jsou přiřazeny jedna nebo více kategorií poměrně podle míry zastoupení v jeho potravě na škále 0–10, tj. jeden bod odpovídá 10% zastoupení v potravě. Celkové zastoupení dané kategorie ve vzorku bylo získáno jako součet jedinců všech druhů spadajících do dané kategorie, vážený procentuálním zastoupením daného typu potravy u každého druhu. Databáze Freshwaterecology.info nezohledňuje případné ontogenetické změny v zastoupení potravy.

Tab. 1: Klasifikační systém potravních typů (Schmidt-Kloiber a Hering 2015).

| | **Název kategorie** | **Zkratka** | **Přijímaná potrava** |
|---|---|---|---|
| **A)** | grazers and scrapers (sklízeči a seškrabávači) | gra | endolithické a epilithické nárosty řas, biofilm, částečně POM (částice organické hmoty), částečně tkáně živých rostlin |
| **B)** | Miners (minující) | min | listy vodních rostlin, řasy a buňky vodních rostlin |
| **C)** | xylophagous (xylofágní) | xyl | úlomky dřeva |
| **D)** | shredders (drtiči) | shr | spadané listy, rostlinné tkáně, CPOM (hrubé částice organické hmoty) |
| **E)** | gatherers/collectors (sběrači) | gat | sedimentované FPOM (jemné částice organické hmoty) |
| **F)** | active filter feeders (aktivní filtrátoři) | aff | suspendované FPOM, CPOM, mikro kořist, aktivně filtrovaná z vodního sloupce |
| **G)** | passive filter feeders (pasivní filtrátoři) | pff | suspendované FPOM, CPOM, kořist, voda filtrovaná z tekoucí vody pomocí specializovaných ústních částí a jiných zařízení |
| **H)** | Predators (predátoři) | pre | kořist |
| **I)** | Parasites (parazité) | par | z hostitele |
| **J)** | other feeding types (ostatní potravní typy) | oth | využívá jiné potravní zdroje, než které jsou v ostatních kategoriích |

Tab. 2 Kategorie typů potravy a počet bodů pro jednotlivé typy u příslušných taxonů (podle Schmidt-Kloiber a Hering 2015).

| **Taxon** | **gra** | **min** | **xyl** | **shr** | **gat** | **aff** | **pff** | **pre** | **par** | **oth** |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| *Agabus bipustulatus* (L., 1767) | - | - | - | - | - | - | - | 10 | - | - |
| *Anisus* sp. (Studer, 1820) | 5 | - | - | 3 | - | - | - | - | - | 2 |
| Ceratopogonidae | - | - | - | - | - | - | - | 10 | - | - |
| *Cloeon dipterum* (L., 1761) | 5 | - | - | - | 5 | - | - | - | - | - |
| *Corixa* sp. | 1 | - | - | - | 9 | - | - | - | - | - |
| Culicidae | - | - | - | - | - | 9 | - | 1 | - | - |
| *Enochrus* cf. *quadripunctatus* (Herbst, 1797) | 3 | - | - | 1 | 3 | - | - | 3 | - | - |
| *Gyraulus albus* (O. F. Müller, 1774) | 6 | - | - | 2 | - | - | - | - | - | 2 |
| *Helophorus* sp. | - | - | - | - | - | - | - | 10 | - | - |
| *Hydrobius fuscipes* (L., 1758) | 3 | - | - | - | 3 | - | - | 4 | - | - |
| *Hydroglyphus geminus* (F., 1792) | - | - | - | - | - | - | - | 10 | - | - |
| *Hydrochara caraboides* (L., 1758) | 3 | - | - | 3 | 1 | - | - | 3 | - | - |
| *Hydroporus palustris* (L., 1761) | - | - | - | - | - | - | - | 10 | - | - |
| *Hydroporus striola* (Gyllenhal, 1826) | - | - | - | - | - | - | - | 10 | - | - |
| *Hygrotus impressopunctatus* (Schaller, 1783) | - | - | - | - | - | - | - | 10 | - | - |
| *Chaoborus* sp. | - | - | - | - | - | - | - | 10 | - | - |
| *Chironomus* sp. | 2 | - | - | - | 5 | 3 | - | - | - | - |
| *Laccophilus minutus* (L., 1758) | - | - | - | - | - | - | - | 10 | - | - |
| *Notonecta* sp. | - | - | - | - | - | - | - | 10 | - | - |
| Oligochaeta | - | - | - | - | 10 | - | - | - | - | - |
| *Physa fontinalis* (L., 1758) | 6 | - | - | 2 | - | - | - | - | - | 2 |
| *Physella acuta* (Draparnaud, 1805) | 4 | - | - | 2 | 2 | - | - | - | - | 2 |
| *Procladius* sp. | 4 | - | - | - | - | - | - | 6 | - | - |
| *Psectrocladius* sp. | 7 | - | - | - | 3 | - | - | - | - | - |
| *Rhantus frontalis* (Marsham, 1802) | - | - | - | - | - | - | - | 9 | - | 1 |

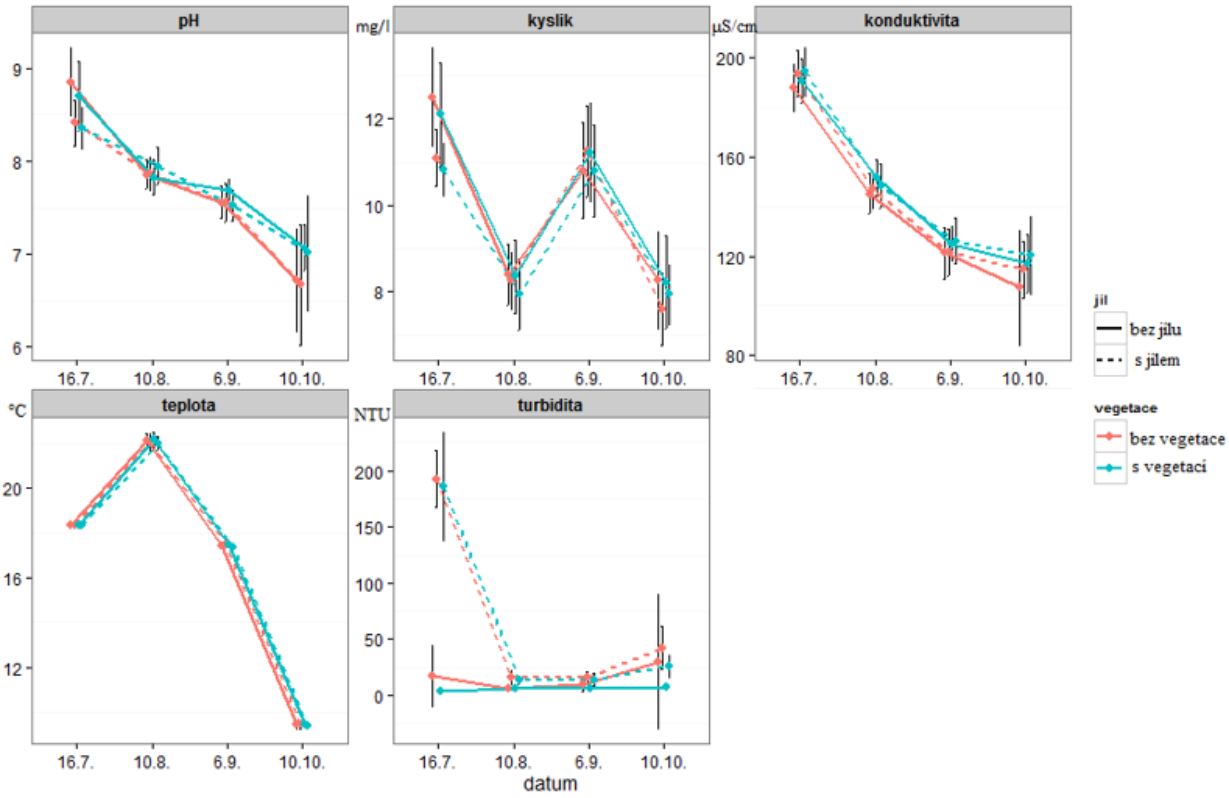
Vzorky vody byly odebrány po promíchání vody, po odebrání zamraženy a před analýzou přecezeny přes sítko s velikostí ok 40 μm. Byly stanoveny koncentrace rozpuštěný reaktivní fosfor (RRP), celkový obsah fosforu, dusičnanový dusík, celkový dusík, rozpuštěný dusík, celkový obsah uhlíku a obsah rozpuštěného uhlíku.

## 3.3. Statistická analýza dat

Data jsem analyzovala pomocí jednorozměrných statistických modelů. Pro trofické skupiny byl použit zobecnělý lineární model s negativně binomickým rozdělením. Pro skupiny podle potravních typů byl použit zobecněný linerání model s Gamma distribucí. V modelech byly zohledněny vliv jílu, vegetace, datumy vzorkování a jejich interakce jako vysvětlujících proměnných. V každé analýze jsem použila saturovaný model se všemi vysvětlujícími proměnnými a následně odstraňovala jednotlivé proměnné až bylo dosaženo nejlepšího AIC skóre (Anderson a Burnham 2002). Data byla zpracována v programu R verze 3.0.3 (R Development Core Team 2018) a grafy byly zpracovány s využitím balíčku ggplot2.

# 4. Výsledky

## 4.1. Charakteristiky prostředí

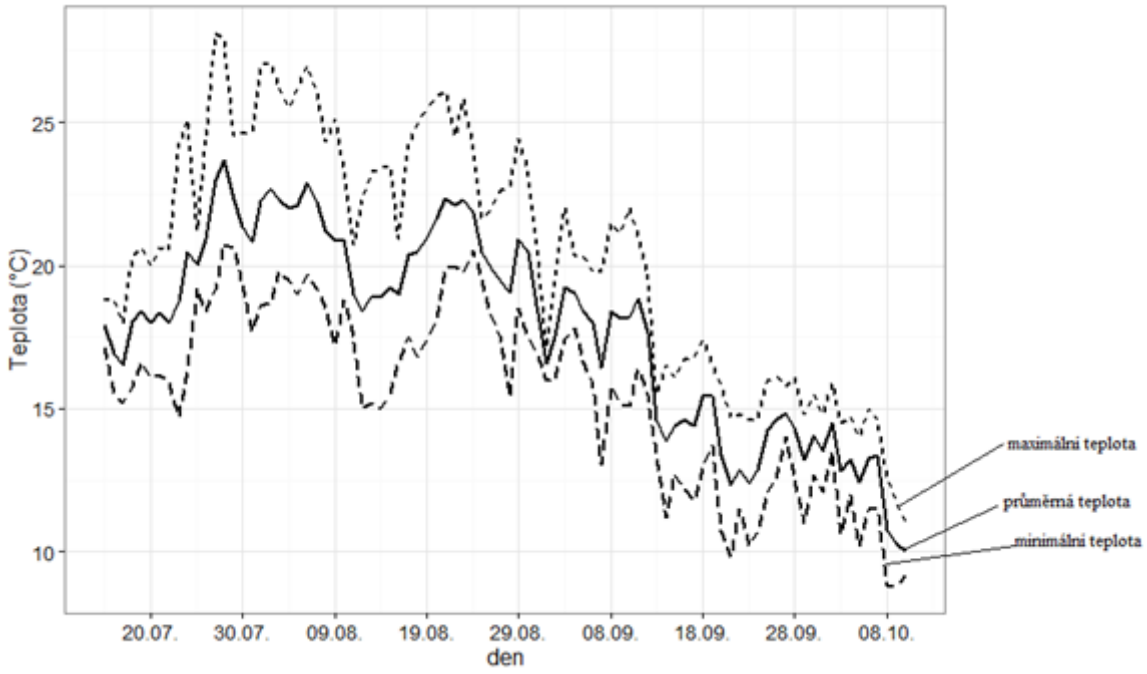



Obr. 15: Naměřené hodnoty abiotických faktorů v průběhu času.

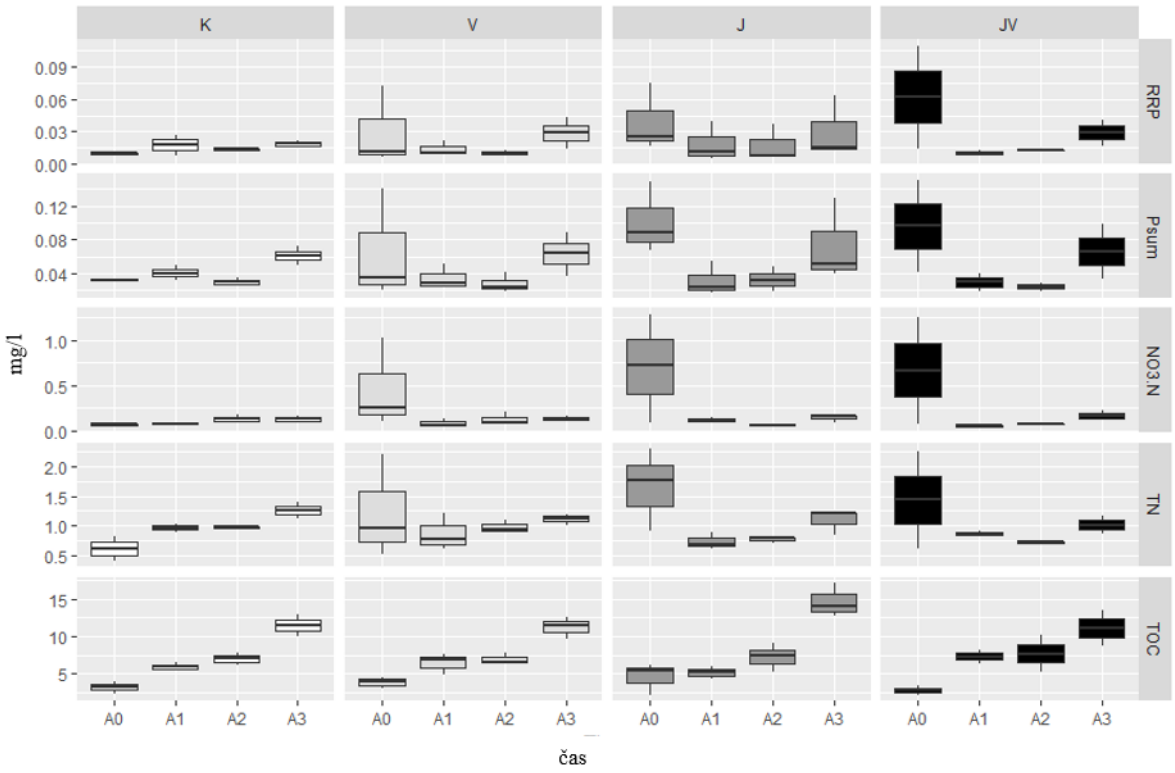
S výjimkou počátečních hodnot turbidity byly základní fyzikálně-chemické vlastnosti vody podobné ve všech typech prostředí. Během experimentu pH pozvolna klesalo od pH ~8,5–9 do pH ~6,5–7 a konduktivita klesala od 200 µS/cm k 120 µS/cm díky postupnému ředění dešťovou vodou ze srážek (obr. 15). Nejvyšší teploty během 4 odběrových termínů (cca. 24 °C) byly v srpnu a nejnižší (cca. 9 °C) v říjnu díky sezonalitě a zachycovaly hlavní trendy během experimentu (obr. 16). Množství rozpuštěného kyslíku během pokusu kolísalo mezi cca 8–12 $mg.l^{-1}$ a bylo nejvyšší na začátku pokusu zřejmě v závislosti na teplotě a měnícím se poměru dekompozice biomasy a fotosyntetické aktivity řas.

Nejvyšší hodnoty turbidity (200 NTU) byly zjištěny na počátku experimentu v maltovnících s přídavkem jílu, následně ale velmi rychle klesly na hodnoty srovnatelné s prostředím bez jílu (15 NTU) díky sedimentací a zpracováním jílu larvami pakomárů

a mikroorganismy. Malý nárůst turbidity na konci experimentu v prostředích s jílem je dán pravděpodobně nárostem biofilmu na jílových částicích.




Obr. 16: Průběh maximálních, průměrných a minimálních denních teplot v pokusných nádobách od začátku do konce experimentu.




Obr. 17: Výsledky chemické analýzy vody v jednotlivých typech prostředí (K= kontrola, V= s umělou vegetací, J= s jílem, JV= s jílem a umělou vegetací) a vzorkování (A0= začátek experimentu, A1= 1. vzorkování, A2= 2. vzorkování, A3= 3. vzorkování, ukončení pokusu). RRP (rozpuštěný reaktivní fosfor), Psum (celkové množství fosforu), $NO_3$.N (dusičnanový dusík), TN (celkový dusík), TOC (celkové množství organického uhlíku)

Množství rozpuštěného reaktivního fosforu (RRP) dosahovalo nejvyšších hodnot (0,025 mg/l) na úplném začátku experimentu, zcela nejvyšší bylo jeho množství v prostředí s umělou vegetací a jílem (0,110 mg/l). Po jednom měsíci hodnota klesla na množství, které zůstalo stejné až do konce 2. vzorkování. Poslední měsíc běhu experimentu se množství rozpuštěného reaktivního fosforu mírně zvýšilo (0,015 mg/l), především v prostředí s umělou vegetací a umělou vegetací a jílem.

Nejvyšší množství celkového fosforu (Psum) bylo naměřeno na počátku experimentu – 0,088 mg/l (především v prostředí s jílem a prostředí s jílem a umělou vegetací) a potom jeho množství postupem času klesalo (0,019 mg/l). Na konci experimentu došlo k mírnému nárůstu celkového množství fosforu ve všech prostředím, nejvíce v prostředí s jílem a umělou vegetací (0,023 mg/l).

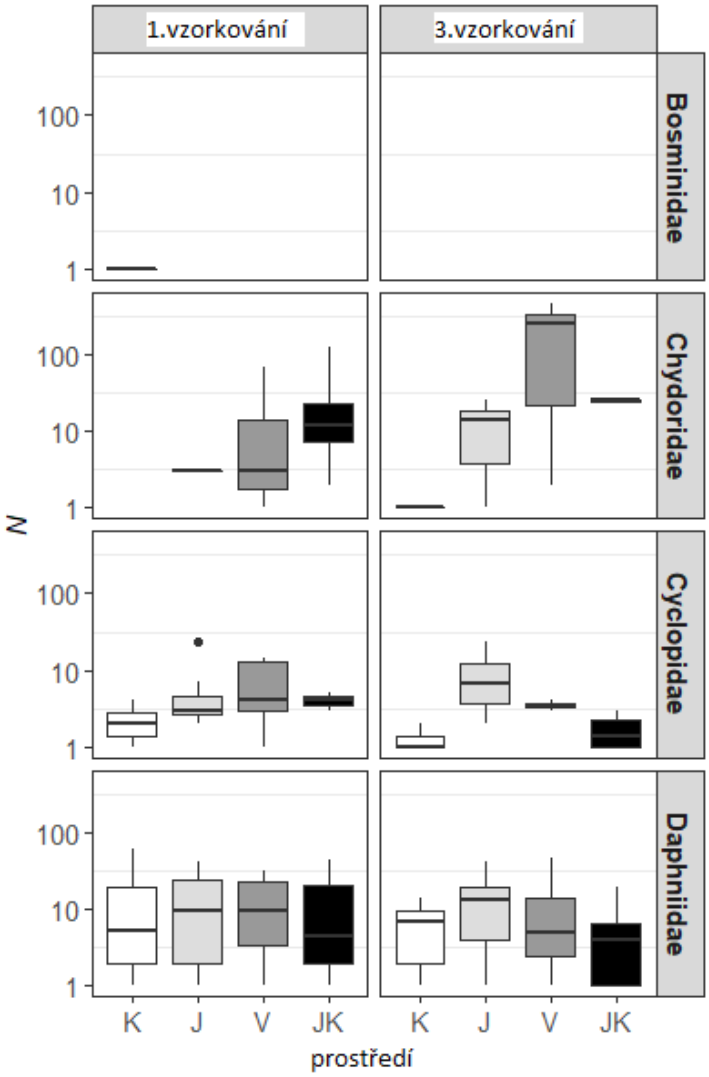
V kontrolním prostředí byly po celou dobu pokusu naměřeny stejné (nejnižší) hodnoty množství dusičnanového dusíku ($NO_3$.N). V ostatních prostředích (především v prostředí s jílem a v prostředí s jílem a umělou vegetací) bylo množství dusičnanového dusíku nejvyšší na počátku pokusu (1,29 mg/l). V průběhu experimentu ve všech prostředích množství dusičnanového dusíku pokleslo na velmi nízkou hladinu (0,04 mg/l).

Kromě kontrolního prostředí, ve kterém bylo na počátku pokusu nejnižší množství celkového dusíku (TN), bylo v ostatních prostředích na počátku experimentu množství dusíku nejvyšší (2,31 mg/l). V kontrolním prostředí množství celkového dusíku postupně narůstalo, zatímco v ostatních prostředích došlo k poklesu. Po tomto výrazném poklesu došlo v prostředích s umělou vegetací, s jílem a umělou vegetací a jílem k nárůstu celkového dusíku (0,40 mg/l).

Celkové množství organického uhlíku (TOC) se s časem postupně zvyšovalo, nejvyšší hodnoty dosáhlo v prostředí s jílem (17,2 mg/l).

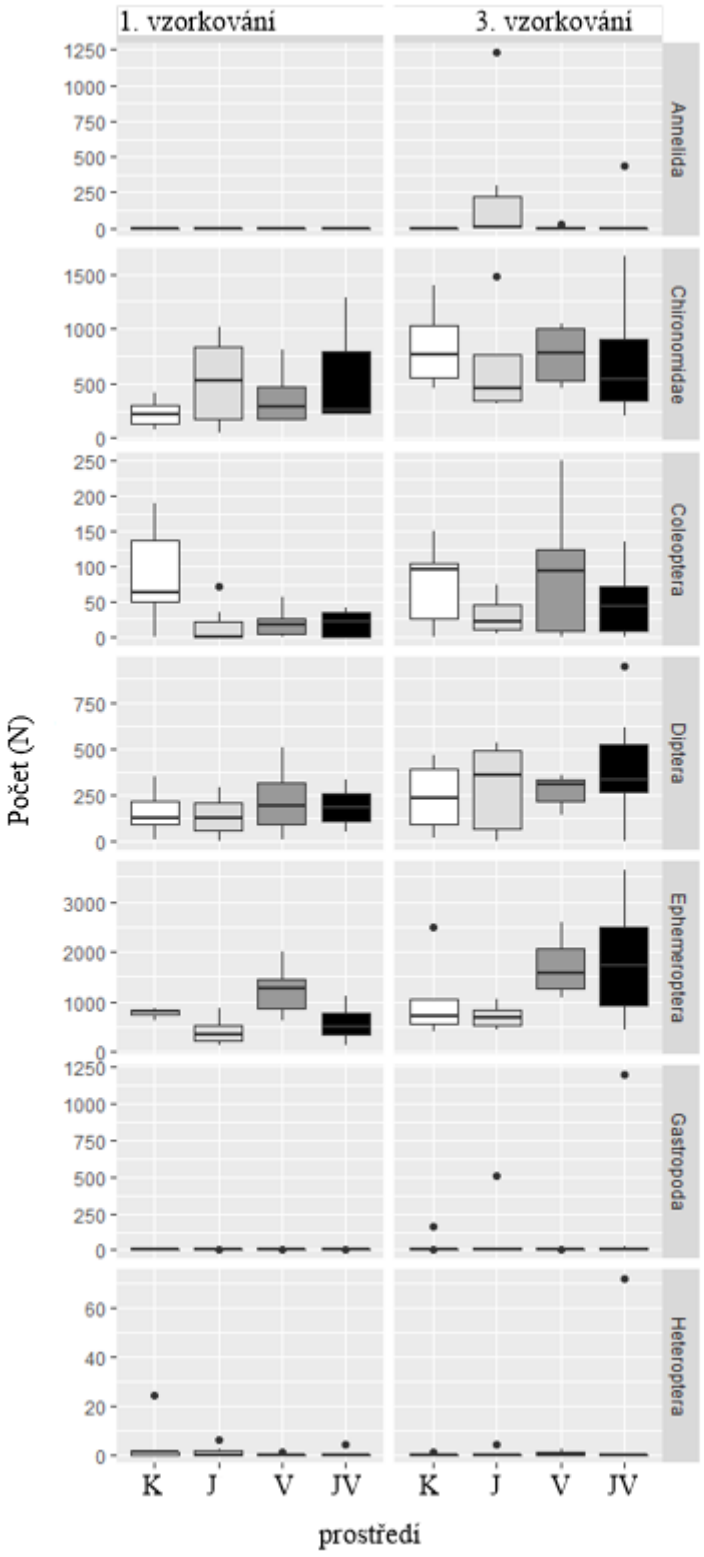
Grafické zobrazení naměřených hodnot je na obr. 17.

## 4.2. Složení společenstev




Obr. 18: Abundance hlavních skupin zooplanktonu v závislosti na čase vzorkování a typu prostředí (K – kontrola, J – jíl, V – vegetace, JV – jíl a vegetace).

Při prvním odběru se druhy čeledí Cyclopidae (dominantní kopepodit buchanky) a Daphniidae (dominantní *Daphnia galeata*) vyskytovaly rovnoměrně ve všech prostředích, zatímco druhy z čeledi Chydoridae (dominantní *Chydorus sphaericus*) byly nalezeny nejvíce v prostředí s vegetací a s jílem. Ze vzorků z třetího odběru vyplynulo, že druhy z čeledí Daphniidae a Cyclopidae upřednostňovaly prostředí s jílem, oproti tomu druhy z čeledi Chydoridae prostředí s vegetací. Pro čeleď Bosminidae (dominantní *Bosmina longirostris*) nelze s určitostí stanovit ve kterém prostředí bylo nejvíce jedinců, pro malé množství jedinců ve vzorcích (1 jedinec na 1 litr). Grafické zobrazení početnosti jednotlivých čeledí zooplanktonu je na obr. 18.




Obr.19: Abundance hlavních skupin velkých bezobratlých v jednotlivých typech prostředí (K – kontrola, J – jíl, V – vegetace, JV – jíl a vegetace) při prvním a třetím vzorkování.

Během experimentu postupně počet jedinců všech skupin vodních bezobratlých narůstal.

Zástupci ze skupiny kroužkovců (Annelida) se vyskytovaly pouze v omezeném množství pokusných nádob, a to celkem v sedmi nádobách ve vzorcích po 3 měsících běhu experimentu, ale vždy byly s převahou (pět nádob) a ve vyšším počtu jedinců nalézáni v prostředí, které obsahovalo jíl (nejvíce 1232 jedinců).

Pakomáři (Chironomidae) zpočátku osidlovali nejvíce prostředí s jílem, po třech měsících byli nejvíce zastoupeni v prostředí s vegetací (1044 jedinců) a v prostředí kontrolním (376 jedinců). Pakomáry, kteří byli ve vzorcích nalezeni, patřili do 3 podčeledí: Tanypodinae (draví), Orthocladiinae (převážně detritivorní) a Chironominae (detritivorní). Ze skupiny Chironominae jich byl největší počet v prvním odběru, zatímco ve třetím odběru začal narůstat počet jedinců z podčeledi Tanypodinae.

Ostatní larvy dvoukřídlých (Ceratopogonidae, Culicidae) nejprve preferovaly prostředí s vegetací, ale poté, ve třetím vzorkování, prostředí s jílem. Jejich počet mezi odběry rapidně klesl, staly se patrně kořistí predátorů, popřípadě dokončily svůj vývoj či zahynuly pro nedostatek živin.

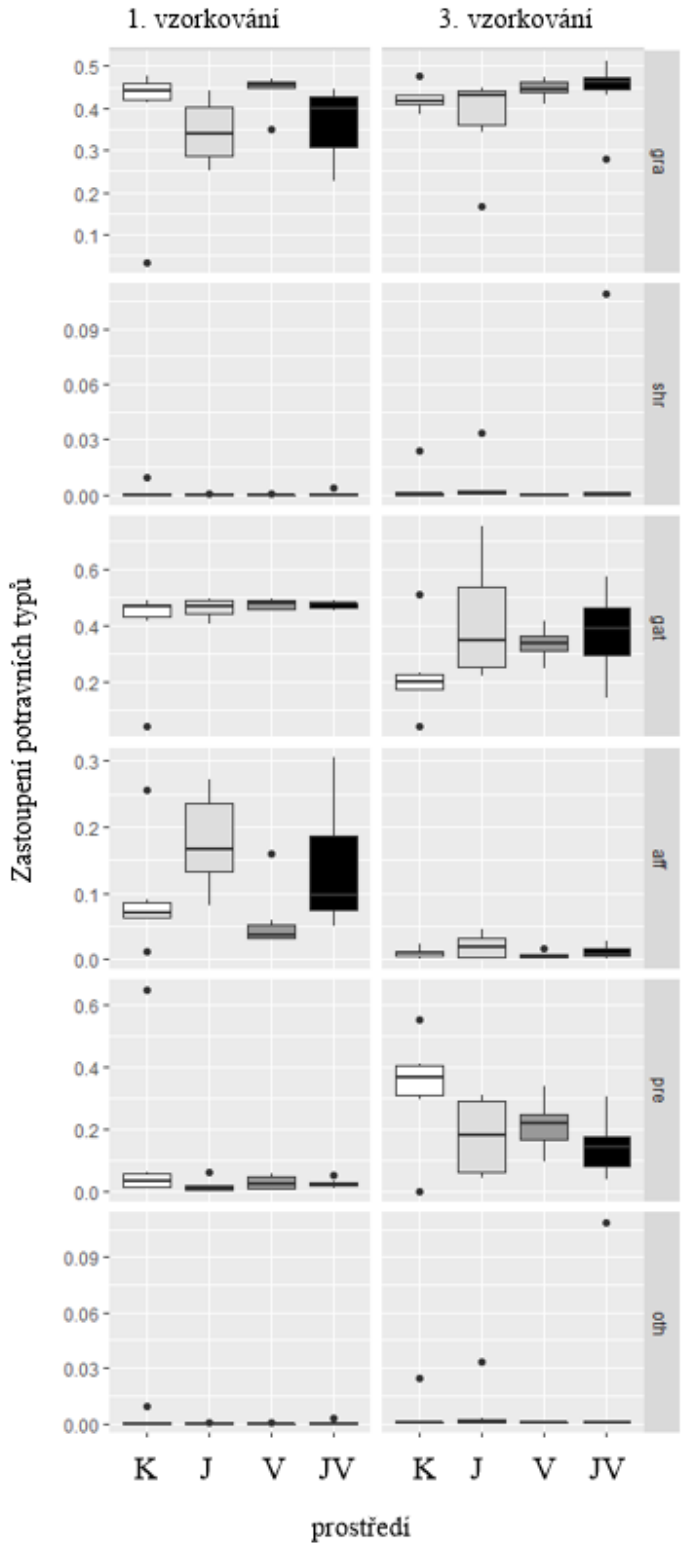
Brouci (Coleoptera) při prvním odběru byli ponejvíce v kontrolním prostředí (60 jedinců), časem se jejich počet zvýšil v prostředí s vegetací (100 jedinců). Nalezla jsem zástupce potápníků, vodomilů a proužníků: *Hydroglyphus geminus, Rhantus frontalis, Enochrus* cf. *quadripunctatus, Laccophilus minutus, Hydroporus palustris, Agabus bipustulatus, Hygrotus impressopunctatus* a *Helophorus sp*.

Nejpočetnější skupinou byly celkově jepice (Ephemeroptera), které byly zastoupeny pouze jedním druhem *Cloeon dipterum*. V prvním vzorkování byly ponejvíce nalézány v prostředí s vegetací (1400 jedinců) a ve třetím vzorkování v prostředí s vegetací a prostředí s jílem a vegetací (1600 jedinců).

Ploštice (Heteroptera) se zpočátku vyskytovaly více v prostředí kontrolním (25 jedinců), jejich počet byl však velmi nízký i v ostatních prostředích, ve třetím vzorkování bylo nejvíce ploštic nalezeno v prostředí s jílem a vegetací (5 jedinců). Ve vzorcích bylo nalezeno pouze několik jedinců rodů *Corixa* a *Notonecta*.

Grafické zobrazení abundance jednotlivých druhů vodních bezobratlých je na obr. 19.

## 4.3. Potravní typy




Obr.20: Poměrné zastoupení potravních typů velkých bezobratlých v jednotlivých typech prostředí při prvním a třetím vzorkování (zkratky viz tab. 2).

V prvním vzorkování bylo nejvíce seškrabávačů (Ephemeroptera – *Cloeon dipterum*) v prostředí s umělou vegetací. Výrazně vyšší počet seškrabávačů se vyskytoval v pokusných nádržích po třech měsících běhu pokusu. Nejvyšší počet seškrabávačů se vyskytoval v prostředí s jílem a s vegetací a v prostředí s vegetací po třech měsících běhu pokusu. Vliv na to měla umělá vegetace a na ní nárosty biofilmu, tak i obsah jílu, ve kterém se nacházely částice organické hmoty.

Drtičů bylo nalezeno málo napříč všemi typy prostředí, ve vzorcích ze třetího odběru jich bylo nalezeno nejvíce v prostředí s jílem a umělou vegetací (Gastropoda).
Sběračů bylo ve vzorcích z prvního odběru ve všech prostředích přibližně stejně, zatímco ve vzorcích ze třetího odběru jich bylo nejméně v prostředí kontrolním a nejvíce v prostředí s umělou vegetací a jílem (Annelida – Oligochaeta).

Aktivních filtrátorů s časem výrazně ubylo. V prvním vzorkování dominovali v prostředí s jílem, ve třetím vzorkování jich bylo nejvíce v prostředí s jílem (Culicidae).
Predátorů s časem přibývalo (Tanypodinae), oproti prvnímu vzorkování jich ve vzorcích ze třetího vzorkování bylo mnohem více a dominovali v prostředí kontrolním a prostředí s vegetací.

Ostatní potravní typy vykazovaly velmi nízké hodnoty výskytu ve všech prostředích (Gastropoda).
Grafické zobrazení jednotlivých potravních typů je na obr. 20.

## 4.4. Použité finální modely

V tab. 3 a tab. 4 jsou použité modely. Pro trofické skupiny byl použit zobecněný lineární model s negativně binomickým rozdělením. Pro potravní typy byl použit zobecněný lineární model s Gamma distribucí (viz kapitola 3.3).

Tab. 3: Finální modely a jejich koeficienty a předpovědi pro jednotlivé taxonomické skupiny. Modely: V+S:C = vegetace a sampling a jíl, C+S = aditivní vliv jílu a samplingu (vzorkování), S= vliv samplingu, C:S= vliv jílu a samplingu, V:C= vliv vegetace a jílu. Hodnoty koeficientů 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, S= vliv samotného samplingu (vzorkování), S: C vliv samplingu a přítomnosti jílu.

| Taxon | Finální model | Koeficient | | | | | | Předpověď modelu | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | | (Intercept) | V | C | V:C | S | S:C | 0 | V | C | V:C | S | S:C |
| **Ephemeroptera** | ~V+S:C | (6.59 ± 0.17)*** | (0.56 ± 0.15)*** | (-0.68 ± 0.21)** | -- | 0.32 ± 0.21 | (0.55 ± 0.30)# | 730 | 1281 | 367 | 645 | 1003 | 876 |
| **Coleoptera** | ~C+S | (3.79 ± 0.39)*** | -- | (-0.81 ± 0.43)# | -- | 0.69 ± 0.43 | -- | 44 | 44 | 19 | 19 | 88 | 39 |
| **Diptera** | ~S | (5.16 ± 0.22)*** | -- | -- | -- | (0.57 ± 0.31)# | -- | 174 | 174 | 174 | 174 | 309 | 309 |
| **Chironomidae** | ~C:S | (5.74 ± 0.19)*** | -- | (0.52 ± 0.27)* | -- | (0.94 ± 0.27)*** | (-0.67 ± 0.37)# | 312 | 312 | 528 | 528 | 798 | 689 |
| **Heteroptera** | ~V:C | 0.99 ± 0.96 | -1.95 ± 1.34 | -0.99 ± 1.32 | (3.71 ± 1.82)* | -- | -- | 3 | 0 | 1 | 6 | 3 | 1 |

Tab. 4: Finální modely, jejich koeficienty a předpovědi pro jednotlivé potravní typy. Modely, hodnoty koeficientů, úrovně signifikance a předpovědi viz Tab. 3

Gra= grazers, shr= shredders, gat= gatherers, aff= active filter feeders, pre= predators, oth= others.

| Potravní typ | Finální model | Koeficient | | | | | | Předpověď modelu | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | | (Intercept) | V | C | V:C | S | S:C | 0 | V | C | V:C | S | S:C |
| **gra** | ~C+V+S | (2.63 ± 0.16)*** | (-0.27 ± 0.16)# | 0.25 ± 0.16 | | -0.24 ± 016 | -- | 38 % | 42 % | 35 % | 38 % | 42 % | 38 % |
| **shr** | ~C*V+S | (1281 ± 699.5)# | 5622 ± 4190 | -2.62 ± 246.89 | -5729 ± 4194 | -1089 ± 690.0 | -- | 0.08 % | 0.01 % | 0.08 % | 0.09 % | 0.52 % | 0.59 % |
| **gat** | ~C*V+S +S:C | (2.73 ± 0.36)*** | (-0.71 ± 0.41) # | -0.63 ± 0.46 | 0.80 ± 0.54 | (1.23 ± 0.44)** | -0.84 ± 0.56 | 37 % | 50 % | 47 % | 45 % | 25 % | 40 % |
| **aff** | ~C*S | (13.59 ± 3.23)*** | -- | (-7.26 ± 3.59)* | -- | (118.02 ± 32.74)*** | -56.21 ± 36.57 | 7 % | 7 % | 16 % | 16 % | 8 % | 15 % |
| **pre** | ~C*S | (13.15 ± 4.81)** | -- | (34.81 ± 18.87)# | -- | (-9.48 ± 5.00)# | (-32.13 ± 19.06)# | 8 % | 8 % | 2 % | 2 % | 3 % | 16 % |
| **oth** | ~C*V+S +S:C | 643.1 ± 549.7 | 5004 ± 3186 | 2094 ± 1722 | -5102 ± 3190 | -415.6 ± 582.8 | -2163 ± 1733 | 0.15 % | 0.02 % | 0.04 % | 0.04 % | 0.44 % | 0.63 % |

# 5. Diskuse

Každé vytvořené prostředí poskytuje potenciálním kolonizátorům rozdílné výhody a nevýhody. Kontrolní prostředí nabízí čistou, ničím nezakalenou vodu, bylo by tedy vhodné pro vizuální predátory číhající na svou kořist. Prostředí turbidní, s jílem, poskytuje vhodné místo pro různé druhy kořisti a zároveň je jíl zdrojem minerálních látek a může sloužit jako stavební materiál pro tvorbu úkrytů (Grangvist a Mattila 2004). Zatímco existuje mnoho zdrojů, ve kterých použili při pokusech v turbidním prostředí jako predátora rybí druh (Abrahams a Kattenfeld 1997, Allen-Ankins et al. 2011), pouze několik zdrojů je soustředěno na jiné vrcholové predátory, jiné než ryby (např. Podhradská 2014). Nicméně závěry z experimentů s rybími predátory jsou v mnoha ohledech platné i pro predátory z jiných skupin. Prostředí s umělou vegetací nabízí možnost úkrytu druhům kořisti a zároveň může vegetace sloužit jako dobré místo k číhání na kořist (Warfe a Barmuta 2006). Autoři (Warfe a Barmuta 2006) se ve svých experimentech věnují vlivu komplexity vegetace na množství živočichů. V experimentu použili tři makety rostlin o rozdílných komplexitách (vysoká, střední, nízká). V mém pokusu byly použity umělé rostliny o střední komplexitě. U vysoké komplexity rostlin bylo zjištěno, že se snižuje množství predátorů, protože jim vysoká komplexita prostředí snižuje schopnost detekce kořisti. Naopak nízká komplexita vegetace je spojena s vyšší hustotou predátorů, protože jim takové prostředí nesnižuje schopnost detekce kořisti. Střední komplexita vegetace by tak měla přinášet výhody jak predátorům, tak i kořisti (Warfe a Barmuta 2006). Prostředí s vegetací a jílem v sobě slučuje výhody pro kořist i nevýhody pro predátora.

V části hypotézy pro vlastní pokus jsem si nejprve položila následující otázky: Bude mít přítomnost vegetace vliv na zvýšení počtu druhů predátora, a tím podpoří myšlenku, že vegetace poskytuje vhodné místo pro číhání na kořist pro predátora? Nebo bude mít vegetace vliv na zvýšení počtu druhů kořisti, a tím podpoří názor, že primárně poskytuje úkryt pro kořist před predátorem? Otázkou je, výhody kterého z obou faktorů (vegetace a jíl) převáží, v přítomnosti vegetace i jílu zároveň?

Odpověď přinesly výsledky experimentu. Během prvního měsíce byly jepice nejvíce nalézány v prostředí s vegetací, ale s postupem času začal být jejich počet vyšší i v prostředí s jílem a vegetací. To ukazuje na fakt, že se s časem rozvíjel vliv predace, a prostředí s jílem a vegetací v sobě kombinovalo výhody úkrytu (vegetace) pro jepice jakožto potenciální kořist a snížení schopnosti detekce (jíl) kořisti predátorem. Možnou odpovědí by mohlo také

být, že jepice v prostředí s vegetací dokončily svůj vývoj a imaga z prostředí vylétla, to ale vzhledem k sezóně není moc pravděpodobné. Brouci, jako predátoři, byli při prvním odběru ponejvíce v kontrolním prostředí, časem se jejich počet zvýšil v prostředí s vegetací, ta jim poskytovala možnost číhání na kořist a nepřítomnost jílu jim zaručovala výbornou detekci kořisti.

Dále jsem si položila další otázky: Sníží přítomnost jílu schopnost detekce kořisti predátorem? Nebo jíl poskytne živiny, které podpoří osídlení takového prostředí dalšími druhy? Turbidní prostředí poskytuje vhodné prostředí pro nárůst množství fytoplanktonu, bude to znamenat i nárůst množství zooplanktonu a jeho predátorů? Z literatury je známo, že minerály obsažené v jílu mají vliv na metabolismus mikroorganismů, kterými se živí jiné organismy (Jackson 1989). V mém experimentu jíl larvy pakomárů používaly jako stavební materiál pro své chodbičky, zároveň se patrně živily mikrobiálními nárosty na jílových částicích a počet larev pakomárů vzrůstal od prvního do třetího měsíce běhu experimentu. Počet dvoukřídlých rovněž v prostředí s jílem mírně vzrůstal. Zatímco během celého experimentu byl počet vodních brouků (predátorů) v prostředí s jílem nejnižší. To by potvrzovalo hypotézu, že turbidní prostředí snižuje schopnost detekce kořisti predátorem, a zároveň množství zooplanktonu v prostředí s jílem vzrůstá. Protože jsem se ve své práci nezabývala kvantifikací fytoplanktonu, lze jen nepřímo usuzovat podle nárůstu zooplanktonu, že turbidní prostředí v našem případě znamená zvýšení růstu fytoplanktonu. Tento poznatek je v protikladu s obecným tvrzením v literatuře, že turbidita způsobená anorganickým sedimentem limituje přístup světla k fytoplanktonu, a tím limituje jeho růst (Grobbelaar 1985, Jewson a Taylor 1978, Lind et al. 1997). Při detailnějších pokusech se ale zjistilo, že tato limitace světlem platí jen u velkých hustot anorganických sedimentů (Schallenberg et al. 2001).

Kromě heterogenity prostředí se na sukcesním vývoji společenstev podílí také další abiotické fyzikálně-chemické faktory, jakými je teplota, pH, množství rozpuštěného kyslíku. Přitom pH a množství rozpuštěného kyslíku jsou zároveň závislé na teplotě. Protože náš pokus probíhal v přírodních podmínkách, byl průběh teplot závislý na sezonalitě. Průměrné teploty od poloviny července do poloviny srpna nejdříve vzrůstaly a poté klesaly až do konce pokusu během října. Tomu samozřejmě odpovídal obsah rozpuštěného kyslíku, který s rostoucí teplotou klesal a s klesající teplotou vzrůstal, s výjimkou posledního měření v říjnu, kdy teplota i obsah rozpuštěného kyslíku byly nejnižší. Důvodem nízkého obsahu kyslíku v čase nízkých teplot, kdy by mělo být kyslíku rozpuštěno teoreticky nejvíce (Davis

1975), může být spotřeba kyslíku jednotlivými organismy, kterých bylo v té době v prostředí nejvíce.

PH v průběhu celého pokusu klesá od cca 8 do cca 6,5. Pokles je zřejmě způsoben rozkladem detritu až na huminové kyseliny a může být také způsoben tzv. kyselými dešti (Schindler 1988). Zajímavé je, že v prostředí, kde se vyskytuje jíl, je pokles pH méně výrazný, z čehož lze usuzovat, že jíl má určité pufrovací schopnosti. Celkově je možné říci, že hodnoty teploty, pH a rozpuštěného kyslíku dramaticky neovlivňují rozmnožování a růst kolonizujících organismů v časovém období mého pokusu.

Ve vzorcích zooplanktonu, který se přidával do pokusných nádob na začátku pokusu, bylo nalezeno mnohem méně druhů, než se jich vyskytovalo v nádobách v průběhu experimentu. Z toho lze usoudit, že se v průběhu experimentu dostaly do nádob pomocí pasivní kolonizace. Naopak některé druhy se kromě začátku v dalších vzorcích neobjevily, byly patrně snadnou kořistí.

Vzhledem k tomu, že celý experiment byl experiment kolonizační, u kterého jsou vnější zásahy do jeho průběhu nežádoucí, a celou dobu je snaha o jejich minimalizaci a o přiblížení podmínek těm přirozeným ve volné přírodě, tak i v případě neprůkazného výsledku, lze tvrdit, že ani v přirozeném prostředí by to zřejmě nevyšlo jinak. Zároveň nelze nijak ovlivnit to, kolik druhů a v jaké početnosti bude prostředí osidlovat, vychází to ze samé podstaty kolonizačního experimentu.

Do budoucna by bylo zajímavé zaměřit se ještě více na vliv proměnlivosti jednotlivých abiotických faktorů spolu s vlivem heterogenity prostředí. Uměle řízená změna teplot, pH a obsahu kyslíku (jeho přidávání do prostředí) by prozradila více o nárocích jednotlivých skupin organismů. Výsledkem by mohl být přehled podmínek, které jsou jednotlivé skupiny živočichů schopné ještě tolerovat, popřípadě se na ně adaptovat, a které už ne. O některých skupinách jsou hodnoty tolerance teploty a pH již známé, ale u většiny skupin zatím tato rozmezí známá nejsou. Přínosem tohoto případného experimentu by bylo zjištění rozmezí abiotických faktorů, při kterých ještě ke kolonizaci dochází.

# 6. Závěr

Cílem mé práce bylo vypracovat literární rešerši na téma vlivu heterogenity prostředí na sukcesní vývoj společenstev malých stojatých vod a provést kolonizační mesokosmový experiment, který sledoval vliv umělé vegetace, jílu a kombinace vegetace a jílu na složení společenstva při přirozené kolonizaci, v období od jednoho do třech měsíců. Během daného období došlo k postupné kolonizaci mesokosmů, které simulovaly malé stojaté vody. Již po jednom měsíci byla nalezena většina druhů v menším počtu oproti třem měsícům běhu pokusu, kdy bylo nalezeno více druhů, a především více jedinců daných druhů. Vliv prostředí na počet druhů a počet jedinců byl zřejmý již po jednom měsíci, a ještě se zvýraznil po třech měsících. V případě zooplanktonu, byly po třech měsících zástupci čeledi Daphnidae a Cyclopidae nalezeni ve větším počtu v prostředí s jílem, zatímco zástupci čeledi Chydoridae v prostředí s vegetací. Větší množství larev pakomárů bylo po prvním měsíci nalezeno v prostředí s jílem a po třech měsících v prostředí kontrolním a prostředí s vegetací. Ostatní dvoukřídlí preferovali po prvním měsíci prostředí s vegetací a po třech měsících prostředí s jílem. Brouci upřednostňovali po prvním měsíci prostředí kontrolní a po třech měsících prostředí s vegetací. Jepic bylo nalezeno po prvním měsíci více v prostředí s vegetací a po třech měsících v prostředí s vegetací a jílem. Ploštic bylo po prvním měsíci nejvíce v kontrolním prostředí a po třech měsících v prostředí s jílem a vegetací. V kontrolním prostředí se po třech měsících vyskytovalo nejvyšší množství predátorů. V prostředí s jílem se po třech měsících nacházel nejvyšší počet sběračů, zatímco v prostředí s vegetací bylo nejvíce seškrabávačů a rovněž tak v prostředí s jílem a vegetací. Dá se říci, že predátorům nevyhovuje prostředí turbidní (s jílem). To koresponduje i s tím, že v těchto prostředích se daří lépe skupinám kořisti, přičemž pro každý druh je preference prostředí jiná.

# 7. Seznam použité literatury


Abrams PA, Leimar O, Nylin S, Wiklund C (1996) The effect of flexible growth rates on optimal sizes and development times in a seasonal environment. *The American Naturalist* 147: 381–395

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

Allen TFH, Starr TB (1982) *Hierarchy: perspectives for ecological complexity*. Chicago, University of Chicago

Allen-Ankins S, Stoffels RJ, Pridmore PA, Vogel MT (2012) The effects of turbidity, prey density and environmental complexity on the feeding of juvenile Murray cod *Maccullochella peelii*. *Journal of Fish Biology* 80:195–206

Anderson NH, Sedell JR (1979) Detritus processing by macroinvertebrates in stream ecosystems. *Annual Review Entomology* 24:351–377

Anderson DR, Burnham KP (2002) Avoiding pitfalls whwn using information-theoretic methods. *Journal of wildlife management* 66: 912–918

Barnes LE (1983) The colonization of ball-clay ponds by macroinvertebrates and macrophytes. *Freshwater Biology* 13: 561–578

Berrigan D (1991) The allometry of egg size and number in insects. *Oikos* 60: 313–321

Bilton DT, Freeland JR, Okamura B (2001) Dispersal in Freshwater Invertebrates. *Annual Review of Ecology and Systematics* 32: 159–181

Black RW, Munn MD, Plotnikoff RW (2004) Using macroinvertebrates to identify biota-land cover optima at multiple scales in the Pacific Northwest, USA. *Journal of the North American Benthological Society* 23: 340–362

Blaustein L, Schwartz SS (2001) Why study ekology in temporary pools? *Israel Journal of Zoology* 47: 303–312

Blaustein L, Blaustein J, Chase J (2005) Chemical detection of the predator *Notonecta irrorata* by ovipositing *Culex* mosquitoes. *Journal of Vector Ecology* 30: 299–301

Bohonak AJ, Jenkins DG (2003) Ecological and evolutionary significance of dispersal by freshwater invertebrates. *Ecology Letters* 6:783–796

Booth BD, Larson DW (1999) Impact of language, history, and choice of system on the study of assembly rules. In Weiher E, Keddy PA (eds), *Ecological assembly rules: perspectives, advances, retreats*. Cambridge University Press, Cambridge, UK, 206–229

Bordalo MD, Vieira HC, Rodrigues ACM, Rosa R, Soares AMVM, Pestana JLT (2017) Combined effects of predation risk and food quality on freshwater detritivore insects. *Marine and Freshwater Research* 69: 74–81

Brock MA, Nielsen DL, Shiel RJ, Green JD, Langley JD (2003) Drought and aquatic community resilience: the role of eggs and seeds in sediments of temporary wetlands. *Freshwater Biology* 48: 1207–1218

Cañedo–Argüelles M, Rieradevall M (2011) Early succession of the macroinvertebrate community in shallow lake: Response to changes in the habitat condition. *Limnologica* 41: 363–370

Cardinale BJ, Bennett DM, Nelson CE, Gross K (2009) Does productivity drive diversity or vice versa? A test of the multivariate productivity-diversity hypothesis in streams. *Ecology* 90: 1227–1241

Carpenter SR, Kitchell JF, Hodgson JR (1985) Cascading trophic interactions and lake productivity. *BioScience* 35: 634–39

Carter MW, Shoup DE, Dettmers JM, Wahl DH (2010) Effects of turbidity and cover on prey selectivity of adult smallmouth bass. *Transactions of American Fisheries Society* 139: 353–361

Coffman WP, Cummins KW, Wuycheck JC (1971) Energy flow in woodland stream ekosystém. I.Tissue support trophic structure of the autumnal community. *Archiv für Hydrobiologie* 68: 232–276

Compton SG (2002) Sailing with the wind: dispersal by small flying insects. *Dispersal Ecology* 113–133

Connell JH (1978) Diversity in tropical rain forests and coral reefs. *Science* 199: 1302–1309

Cooper SD, Barmuta LA, Sarnelle O, Kratz K, Dichl S (1997) Quantifying spatial heterogeneity in streams. *Journal of the North American Benthological Society* 16: 174–188

Cross WF, Benstead JP, Frost PC, Thomas SA (2005) Ecological stoichiometry in freshwater benthis systems: recent progress and perspectives. *Freshwater Biology* 50: 1895–1912

CrowderLB, McCollum EW, Martin TH (1998) *Changing perspective on food web interactions in lake littoral zones. The Structuring Roles of Submerged Macrophytes in Lakes.* Springer–Verlag, New York, 240–249

Crowder LB, Cooper WE (1982) Habitat structural complexity and the interaction between bluegills and their prey. *Ecology* 63: 1802–1813

Crowl TA, Townsend CR, Bouwes N, Thomas H (1997) Scales and causes of patchines in stream invertebrate assemblages: top–down predator effests? *Journal of the North American Benthological Society* 16: 277–285

Csabai Z, Boda P, Bernáth B, Kriska G, Horváth G (2006) A ´polarisation sun–dial´ dictatec the optimal time of day for dispersal by flying aquatic insects. *Freshwater Biology* 51: 1341–1350

Csabai Z, Kálmán Z, Szivák I, Boda P (2012) Diel flight behaviour and dispersal patterns of aquatic Coleoptera and Heteroptera species with special emphasis on the importance of seasons. *Naturwissenschaften* 99: 751–765

Currie DJ (1991) Energy and large-scale patterns of animal- and plant- species richness. *American Naturalist* 137, 27–49

Cyr H, Downing JA (1988) The abundance of phytophilous invertebrates on different species of submerged macrophytes. *Freshwater Biology* 20: 365–374

Davis JC (1975) Minimal Dissolved Oxygen Requirements of Aquatic Life with Emphasis on Canadian Species: a Review. Journal of the Fisheries Research Board of Canada 32: 2295–2332

Dent CL, Grimm NB (1999) Spatial Heterogeneity of Stream Water Nutrient Concentrations over Successional Time. *Ecology* 80: 2283–2298

Diehl S (1992) Fish predation and benthic community structure: the role of omnivory and habitat complexity. *Ecology* 73: 1646–1661

Dijkstra KDB, Monaghan MT, Pauls SU (2014) Freshwater Biodiversity and Insect Diversification. *Annual Review of Entomology* 59 :143–163

Downes BJ, Lake PS, Schreiber SG (1995) Habitat structure and invertebrate assemblages on stream stones: A multivariate view from the riffle. *Australian Journal of Ecology* 20: 502–514

Dudgeon D, Arthington AH, Gessner MO, Kawabata ZI, Knowler DJ, Lévêque C, Naiman RJ, Prieur–Richard AH, Soto D, Stiassny MLJ, Sullivan CA (2006) Freshwater biodiversity: importance, threats, status and conservation challenges. *Biological Rev*iew 81: 163–182

Dutilleul P, Legendre P (1993) Spatial heterogeneity against heteroscedasticity: an ecological paradigm versus a statistical concept. *Oikos* 66: 152–171

Dvořak J, Best EPH (1982) Macroinvertebrate communities associated with the macrophytes of Lake Vechten: structural and functional relationships. *Hydrobiologia* 95: 115–126

Elser JJ, Chrzanowski TH, Sterner RW, Mills KH (1998) Stoichiometric constraints on food–web dynamics: a whole lake experiment on the Canadian Shield. *Ecosystems* 1: 120–136

Elser JJ, Urabe J (1999) The stoichiometry of consumer-driven nutrient recycling: theory, observations, and consequences. *Ecology* 80: 735–751

Feio MJ, Dolédec S, Graça MAS (2015) Human disturbance affect the long-term spatial synchrony of freshwater invertebrate communities. *Environmental Pollution* 196: 300–308

Fernando CN (1958) The colonization of small freshwater habitats by aquatic insects.I.General discussion, methods and colonization in the aquatic Coleoptera. *Ceylon Journal of Science (Biological Sciences)* 1: 117–54

Floater GJ (2001) Habitat complexity, spatial interference, and “minimum risk distribution”: a framework for population stability. *Ecological Monographs* 71: 447–468

Florencio M, Díaz-Paniagua C, Gómaz-Rodríguez C, Serrano L (2014) Biodiversity patterns in a macroinvertebrate community of a temporary pond network. *Insect Conservation and Diversity* 7: 4–21

Flory EA, Milner AM (2000) Macroinvertebrate community succession in Wolf Point Creek, Glacier Bay National Park, Alaska. *Freshwater Biology* 44, 465–480

Gaston KJ (1994) *Rarity*. Chapman and Hall, London

Gliwicz ZM, Pijanowska J (1989) The Role of Predation in Zooplankton Succession. *Plankton Ecology*. 253–296

Godoy BS, Queiroz LL, Lodi S, Nascimento de Jesus JD, Oliveira LG (2016) Successional colonization of temporary streams: An experimental approach using aquatic insects. *Acta Oecologica* 77: 43–49

Granqvist M, Mattila J (2004) The effects of turbidity and light intensity on the consumption of mysids by juvenile perch (*Perca Fluviatilis* L.) *Hydrobiologia* 514: 93–101

Grobbelaar JU (1985) Phytoplankton productivity in turbid waters. *Journal of Plankton Research* 7: 653–663.

Hanski I (1991) Reply to Nee, Gregory and May. *Oikos* 62: 88–89

Hanski I, Kouki J, Halkka A (1993) *Three explanations of the positive relationship between distribution and abundance of species. Species Diversity in Ecological Communities: Historical and Geographical Perspectives*, University of Chicago Press, Chicago, 108–116

Heck KLJ, Crowder LB (1991) *Habitat structure and predator-prey interactions in vegetated aquatic systems. In: Bell SS, McCoy ED, Mushinsky HR (eds) Habitat*

*structure: the physical arrangement of objects in space*. Chapman and Hall, London, 281–299

Hortal J, Triantis KA, Meiri S, Thébault E, Sfenthourakis S (2009) Island species richness increases with habitat diversity. *Am. Nat*. 174: E205–E217

Chase JM (2003) Community assembly: when should history matter? *Oecologia* 136 :489–498

Incagnone G, Marrone F, Barone R, Robba L, Naselli–Flores L (2015) How do freshwater organisms cross the „dry ocean"? A review on passive dispersal and colonization processes with a special focus on temporary ponds. *Hydrobiologia* 750: 103–123

Jackson DA, Peres–Neto PR, Olden JD (2001) What controls who is where in freshwater fish communities– the roles of biotic, abiotic, and spatial factors. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 58: 157–170

Jackson TA (1989) The influence of clay minerals, oxides, and humic matter on methylation and demethylation of mercury by micro– organisms in freshwater sediments. *Applied Organometallic Chemistry* 33: 1–30

Janke H, Trivinho–Strixino S (2007) Colonization of leaf litter by aquatic macroinvertebrates: a study in a low order tropical stream. *Acta Limnologica Brasiliensia* 19: 109–115

Jeffries MJ (2011) The temporal dynamics of temporary pond macroinvertebrate communities over a 10-year period. *Hydrobiologia* 661: 391–405

Jewson D, Taylor J (1978) The influence of turbidity on net phytoplankton photosynthesis in some Irish lakes. *Freshwater Biology* 8: 573–584.

Jocqué M, Riddoch BJ, Brendonck L (2007) Successional phases and species replacements in freshwater rock pools: towards a biological definition of ephemeral systems. *Freshwater Biology* 52: 1734–1744

Johnson MP, Simberloff DS (1974) Environmental determinants of island species numbers in the British Isles. *Journal of Biogeography* 1: 149–154

Joniak T, Kuczyńska–Kippen N, Nagengast B (2007) The role of aquatic macrophytes in microhabitual transformation of physical–chemical features of small water bodies. *Hydrobiologia* 584: 101–109

Klecka J, Boukal DS (2014) The effect of habitat structure on prey mortality depends on predator and prey microhabitat use. *Oecologia* 176: 183–191

Kneitel JM, Chase JM (2004) Disturbance, predator, and resource interactions alter container community composition. *Ecology* 85, 2088–2093

Kok CJ, Van Der Velde G (1994) Decomposition and macroinvertebrate colonization of aquatic and terrestrial leaf material in alkaline and acid still water. *Freshwater Biology* 31: 65–75

Kovalenko KE, Sidinei MT, Warfe DM (2012) Habitat complexity: approaches and future directions. *Hydrobiologia* 685: 1–17

Kriska G, Horváth G, Andrikovics S (1998) Why do mayflies lay their eggs en masse on dry asphalt roads? Water–imitating polarized light reflected from asphalt attracts Ephemeroptera. *Journal of Experimental Biology* 201: 2273–2286

Law R, Morton RD (1993) Alternative permanent states of ecological communities. *Ecology* 74: 1347–1361

Layton RJ, Voshell JR (1991) Colonization of New Experimental Ponds by Benthic Macroinvertebrates. *Environmental Entomology* 20: 110–117

Ledger ME, Harris RML, Milner AM, Armitage PD (2006) Disturbance, biological legacies and community development in stream mesocosms. *Oecologia* 148: 682–691

Lind OT, Doyle R, Vodopich DS, Trotter BG (1992) Clay turbidity: Regulation of fytoplankton production in large, nutrient-rich tropical lake. *Limnol.Oceanogr.* 37: 549–565

Lind, OT, Chrzanowski TH, Davalos–Lind L (1997) Clay turbidity and the relative production of bacterioplankton and phytoplankton. *Hydrobiologia* 353: 1–18.

MacArthur R, MacArthur JW (1961) On bird species diversity. *Ecology* 42: 594–598

Maguire B (1963) The Passive Dispersal of Small Aquatic Organisms and Their Colonization of Isolated Bodies of Water. *Ecological monographs* 33: 161–185

Malzahn AM, Hantzsche F, Schoo KL, Boersma M, Aberle N (2010) Differential effects of nutrient–limited primary production on primary, secondary or tertiary consumers. *Oecologia* 162: 35–48

Massicotte P, Proulx R, Cabana G, Rodríguez MA (2015) Testing the influence of environmental heterogeneity on fish species richness in two biogeographic provinces. *PeerJ* 760: 1–17

McCoy ED, Bell SS (1991*) Habitat structure: evolution and diversification of a complex topic. Habitat Structure: The Physical Arrangement of Objects in Space*. Chapman and Hall, London, 3–27

Menge BA, Lubchenco J, Ashkenas LR (1985) Diversity, heterogeneity and consumer pressure in a tropical rocky intertidal community. *Oecologia* 65: 394–405

Mittelbach GG, Schemske DW (2015) Ecological and evolutionary perspectives on community assembly. *Trends in Ecology a Evolution* 30: 241–247

Nee S, Gregory RD, May RM (1991) Core and satellite species: theory and artefacts. *Oikos* 62: 83–87

Nee S, Read AF, Greenwood JJD, Harwey PH (1991) The relationship between abundance and body size in British birds. *Nature* 351: 312–313

Nelson WG (1979) Experimental studies of selective predation on amphipods: consequences for amphipod distribution and abundance. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 38: 225–245

Newbold JD, O´Neill RV, Elwood JW, Van Winkle W (1982) Nutrient Spiralling in Streams: Implications for Nutrient Limitation and Invertebrate Activity. *The American Naturalist* 120: 628–652

Ngodhe SO, Raburu PO, Achieng A (2014) The impact of water quality on species diversity and richness of macroinvertebrates in small water bodies in Lake Victoria Basin, Kenya. *Journal of Ecology and the Natural Environment* 6: 32–41

Nicolet P, Biggs J, Fox G, Hodson MJ, Reynolds C, Whitfield M, Williams P (2004) The wetland plant and macroinvertebrate assemblages of temporary ponds in England and Wales. *Biological Conservation* 120: 261–278

Odum EP (1964) The strategy of ecosystem development. *Science* 164: 262–270

Peckarsky BL (1986) Colonization of natural substrates by stream benthos. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 43: 700–709

Peckarsky BL, Abrams PA, Bolnick DI, Dill LM (2008) Revisiting the classics: considering nonconsumptive effects in textbook examples of predator-prey interactions. *Ecology* 89: 2416–2425

Pinel-Alloul B, Niyonsenga T, Legendre P, Gril G (1995) Spatial and environmental components of freshwater zooplankton structure. *Écoscience* 2: 1–19

Pintar MR, Resetarits WJ (2017) Prey–driven control of predator assemblages: zooplankton abundance drives aquatic beetle colonization. *Ecology* 98: 2201–2215

Podhradská E (2014) Vliv vybraných abiotických faktorů na predaci ve vodním prostředí. Diplomová práce. Jihočeská univerzita v Českých Budějovicích

Popham EJ (1953) Observations on the migration of corids (Hemiptera) into a new aquatic habitat. *Entomologist´s Monthly Magazine* 89:124–125

Power ME (1992) Habitat heterogeneity and the functional signifikance of fish in river food webs. *Ecology* 73: 1675–1688

Rooke B (1986) Macroinvertebrates associated with macrophytes and plastic imitations in the Eramosa Rover, Ontario, Canada. *Archiv for Hydrobiologie* 106: 307–325

Rosenzweig ML (1995) *Species Diversity in Space and Time*. Cambridge University Press, Cambridge

Ruhí A, Boix D, Gascón S, Sala J, Quintana XD (2013) Nestedness and successional trajectories of macroinvertebrate assemblages in man-made wetlands. *Oecologia* 171: 545–556

Seto KC, Fleishman E, Fay JP, Betrus CJ (2004) Linking spatial patterns of bird and butterfly species richness with Landsat TM derived NDVI. *International Journal of Remote Sensing* 25: 4309–4324

Sheldon AL (1983) Colonization dynamics of aquatic insects. *Ecology of Aquatic Insects*. 401–429

Shurin JB, Cottenie K, Hillebrand H (2009) Spatial autocorrelation and dispersal limitation in freshwater organisms. *Oecologia* 159: 151–159

Schallenberg M, Friedrich U, Burns CW (2001) Postulated responses of phytoplankton and bacteria to predicted increases if inorganic suspended sediments in oligotrophic lakes. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research* 35: 763–779

Schindler DW (1988) Effects of Acid Rain on Freshwater Ecosystems. *Science* 239: 149–157

Schmidt-Kloiber A, Hering D (2015) www.freshwaterecology.info – an online tool that unifies, standardises and codifies more than 20,000 European freshwater organisms and their ecological preferences. *Ecological Indicators* 53: 271–282

Statzner B, Bêche LA (2010) Can biological invertebrate traits resolve effects of multiple stressors on running water ecosystems? Freshwater Biology 55: 80–119

Stearns SC (1976) Life–history tactics: a review of the ideas. *Quarterly Review of Biology* 51: 3–47

Sternberg K, Buchwald R (1999) *Die Libellen Baden-Württembergs*. Ulmer, Stuttgart

Sterner RW, Elser JJ, Fee Ej, Guildford SJ, Chrzanowski TH (1997) The light: nutrient ratio in lakes: The balance of energy and materials affects ekosystém structure and proces. *American Naturalist* 150: 663–684

Sterner RW, Elser JJ (2002) *Ecological stoichiometry: the biology of elements from molecules to the biosphere*. Princeton University Press

Stoner AW, Lewis FGI (1985) The influence of quantitative and qualitative aspects of habitat complexity in tropical seagrass meadows. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 94: 40–49

Taniguchi H, Nakano S, Tokeshi M (2003) Influencis of habitat complexity on the diversity and abundance of epiphytic invertebrates on plants. *Freshwater Biology* 48: 718–128

Tews J, Brose U, Grimm V, Tielbörger K, Wichmann MC, Schwager M (2004) Animal species diversity driven by habitat heterogeneity/diversity: the importance of keystone structures. *Journal of Biogeography* 31: 79–92

Townsend CR, Scarsbrook MR (1997) The intermediate disturbance hypothesis, refugia, and biodiversity in streams. *Limnology and Oceanography* 42: 938–949

Vanni MJ (2002) Nutrient Cycling by Animals in Freshwater Ecosystems. *Annual Review of Ecology and Systematics* 33: 341–370

Verberk WCEP, Siepel H, Esselink H (2008) Life– history strategies in freshwater macroinvertebrates. *Freshwater Biology* 53: 1722–1738

Walters LJ, Wethey DS (1996) Settlement and early post–settlement survival of sessile marine invertebrates on topographically complex surfaces: the importance of refuge dimensions and adult morphology. *Marine Ecology Progress Series* 137:161–171

Warfe DM (2002) *The role of habitat structure in freshwater food web*. PhD dissertation, University of Tasmania

Warfe DM, Barmuta LA (2004) Habitata structural complexity mediates the foraging success of multiple predator species. *Oecologia* 141: 171–178

Warfe DM, Barmuta LA (2006) Habitat structural complexity mediates food web dynamics in a freshwater macrophyte community. *Oecologia* 150: 141–154

Wellborn GA, Skelly DK, Werner EE (1996) Mechanisms creating community strusture across a freshwater habitat gradient. *Annual Review of Ecology and Systematics* 27: 337–363

Wiggins GB, Mackay RJ, Smith IM (1980) Evolutionary and ecological strategies of animals in annual temporary pools. *Archiv für Hydrobiologie* 58: 97–206

Williams DD (2006) *The biology of temporary waters*. Oxford University Press

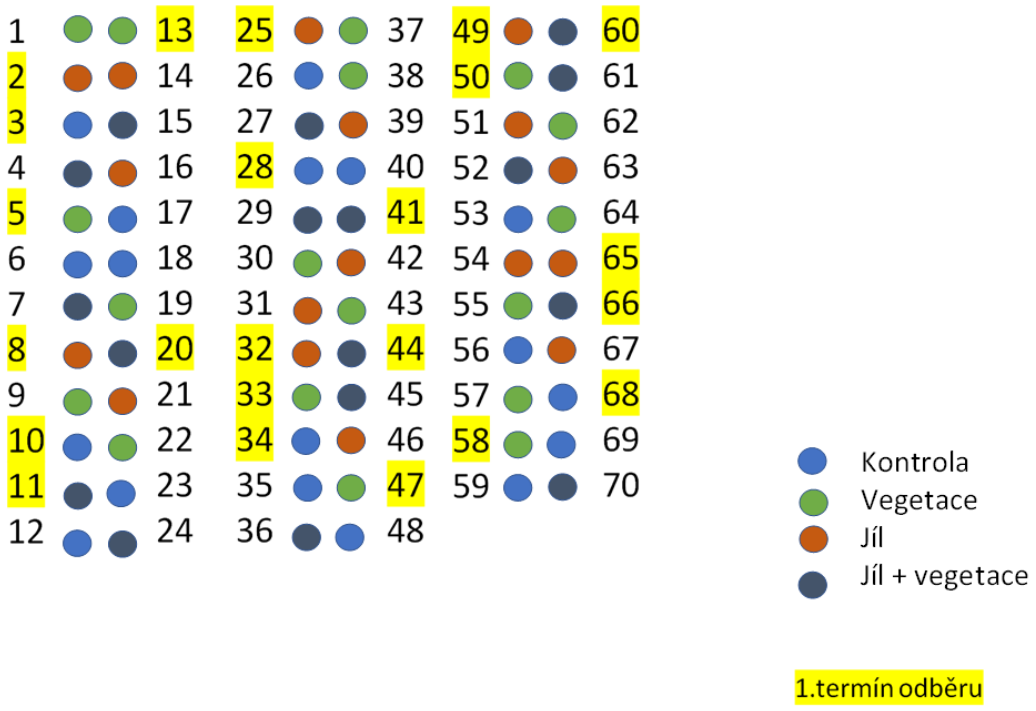
Williams DD, Hynes HBN (1976) Stream habitat selection by aerially colonizing invertebrates. *Canadian Journal of Zoology* 55: 1071–1076

Wrubleski DA (1999) *Northern prairies marshes (Delta Marsh, Manitoba). Invertebrates in Freshwater Wetlands of North America– Ecology and Management*. Wiley, 571–601

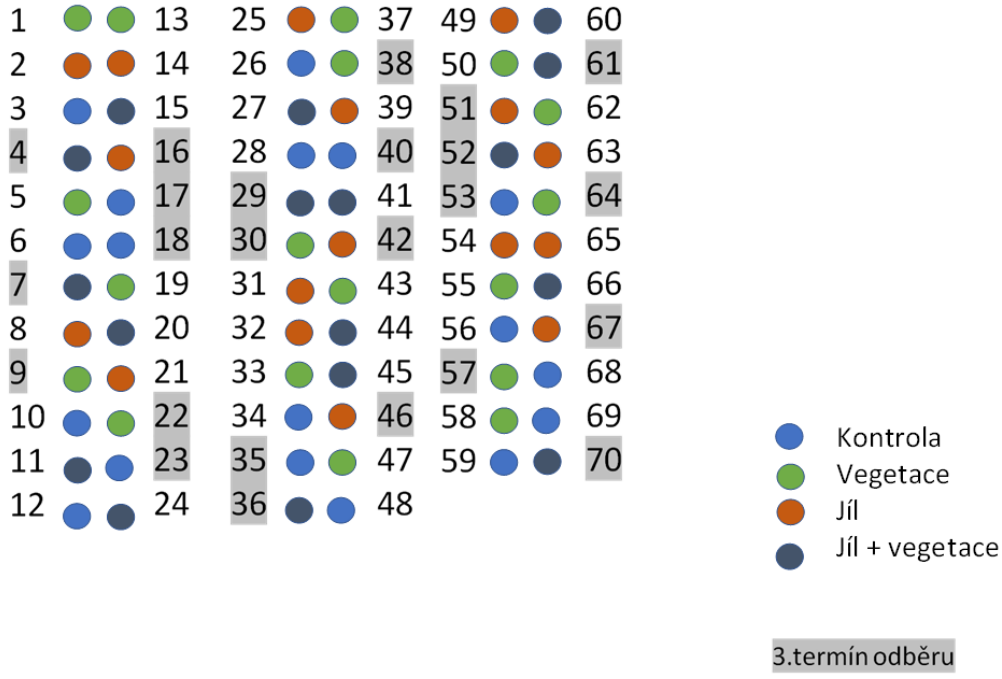
Yee DA, Taylor S, Vamosi SM (2009) Beetle and plant density as cues initiating dispersal in two species of adult predaceous diving beetles. *Oecologia* 160: 25–36

Zalewski M, Naiman RJ (1984) The regulation of riverine fish communities by a continuum of abiotic-biotic factors. *Habitat modification and freshwater fisheries*. Batterworth Scientific Ltd., London, UK, pp. 3–9

# 8. Přílohy




Příloha č. 1: Schéma rozmístění nádob v prostoru se žlutě vyznačenými mesokosmy z 1. termínu odběru.




Příloha č. 2: Schéma rozmístění nádob v prostoru se šedě vyznačenými mesokosmy z 3. termínu odběru.