

Univerzita Karlova
Přírodovědecká fakulta

Studijní program: Biologie
Studijní obor: Ekologie a evoluční biologie



Vojtěch Macháček

Limitní faktory pro přežívání *Unionoidea* v hyporeálu
sladkých vod se zaměřením na *Margaritifera*
margaritifera

Limit factors for survival of *Unionoidea* in the
freshwater hyporeal with a focus on *Margaritifera*
margaritifera

Bakalářská práce

Školitelka: RNDr. Jitka Horáčková, Ph.D.

Praha, 2019

Prohlášení

Prohlašuji, že jsem závěrečnou práci zpracoval samostatně a že jsem uvedl všechnu literaturu a použité informační zdroje. Tato práce ani její podstatná část nebyla předložena k získání jiného nebo stejného akademického titulu.

V Praze 1. 5. 2019

Vojtěch Macháček

Poděkování

Chtěl bych poděkovat vedoucí mé bakalářské práce RNDr. Jitce Horáčkové, Ph.D. za její čas, odborné vedení, trpělivost, ochotu, cenné rady a vůli a chuť do života, kterou mně v průběhu zpracování zásobovala. Další poděkování patří Mgr. Michalu Bílému, Ph.D.; RNDr. Zuzaně Hořické, Ph.D. a Mgr. Pavlu Koženému za odborné konzultace.

Abstrakt

Tato bakalářská práce pojednává o fyzikálních, mechanických, chemických a biologických faktorech, které omezují výskyt, přežívání a rozmnožování velkých mlžů skupiny Unionoidea. Důraz je kladen na perlorodku říční (*Margaritifera margaritifera*) pro niž je v České republice realizován záchranný program, neboť patří u nás i v Evropě k nejohroženějším mlžům. Kromě již vcelku detailně prozkoumaných faktorů jako jsou – teplota vody, konduktivita, dynamika řeky, struktura říčního dna, pH, koncentrace různých forem dusíku, fosforu a kyslíku či interakce velkých mlžů s jinými živočichy, se v práci věnuji relativně nové problematice pesticidů a farmak. Ty se (ne)činností člověka objevují v tocích, přičemž o jejich vlivu na velké sladkovodní mlže je dosud známo jen málo. Dále se podrobněji zabývám i problematikou vápníku, který je pro mlže zásadní, neboť si z něj vytvářejí své schránky, ačkoliv není dosud objasněno, v jaké formě jej přijímají.

Klíčová slova

Unionoidea, *Margaritifera margaritifera*, limitní faktory, perlorodka říční, hyporeál, intersticiál, sladkovodní mlži

Abstrakt v angličtině

This bachelor thesis deals with physical, mechanical, chemical and biological factors that limit the occurrence, survival and reproduction of large bivalve molluscs of the Unionoidea superfamily. Accent is placed on freshwater pearl mussel (*Margaritifera margaritifera*) for which a rescue action plan is being implemented in the Czech Republic, as it is one of the most endangered bivalve mollusc in our country and in Europe. In addition to the already thoroughly explored factors as – water temperature, conductivity, river dynamics, river bed structure, pH, concentration of various forms of nitrogen, phosphorus and oxygen, and the interaction of large bivalve molluscs with other animals, I deal with relatively new issues of pesticides and pharmaceuticals. These are appearing in the streams due to human (in)activity, and we know almost nothing about their impact on large freshwater bivalve molluscs. I also deal in more detail with the issue of calcium, which is essential for bivalve molluscs, because they make their shells out of it, although it is not yet clear which form they accept.

Klíčová slova v angličtině

Unionoidea, *Margaritifera margaritifera*, limit factors, freshwater pearl mussel, hyporheal, interstitial, bivalve molluscs

Obsah

Úvod	1
Rozšíření a stupně ohrožení mlžů skupiny Unionoidea.....	2
Cíle práce	2
Metodika	2
Faktory ovlivňující život mlžů v hyporeálu sladkých vod.....	4
Fyzikální a mechanické faktory ovlivňující život mlžů	4
Teplota vody.....	4
Konduktivita	6
Mechanické překážky a mrtvé dřevo ve dně.....	7
Sezónní dynamika a vodní režim v závislosti na klimatických poměrech.....	7
Dynamika říčního dna a proudění	9
Složení a struktura říčního dna.....	10
Chemické faktory omezující život mlžů	11
pH	11
Dusík	12
Dusičnanové ionty – NO_3^-	12
Dusičnanový dusík - N-NO_3	13
Amonné ionty - NH_4^+	14
Rozpuštěný kyslík	15
Fosfor.....	16
Vápník.....	16
Pesticidy.....	17
Farmaka	18
Biologické faktory omezující život mlžů	19
Predátoři.....	19
Hostitelé	20
Potrava a její příjem	21
Nemoci	22
Směry budoucího výzkumu	24
Závěr.....	25
Seznam použité literatury	26

Úvod

Populace velkých sladkovodních mlžů na celém světě během 20. století výrazně poklesly (Bauer a Wächtler 2001; Bogan 1993; Douda 2010). Ve střední Evropě došlo na mnoha místech k vymření kolonií velkých mlžů, mnoho druhů z řady oblastí téměř zmizelo a početnost jedinců ve zbývajících populacích stále klesá (Bauer a Wächtler 2001). Nalezení hlavních příčin současných problémů na jednotlivých lokalitách je však velmi složité, neboť kromě aktuální situace zde hrají významnou roli i historické změny související s průmyslovou a technologickou revolucí. Většina toků prošla v nedávné minulosti různými úpravami, byla ovlivněna kvalita vody v povodích a změnily se i hodnoty různých faktorů, které jsou potenciálně limitující pro rozšíření jednotlivých druhů (Farris a Hassel 2006). Hlavní, velké mlže ohrožující vlivy představují především znečištění vody a degradace jejich stanovišť (Douda 2010).

Nalezení faktorů, které ovlivňují životaschopnost ohrožených mlžů, je základem pro jejich ochranu. Bohužel je těchto faktorů velmi mnoho a jejich výzkum v terénu často ztěžuje fakt, že jde o malé zbytkové populace ohrožených druhů. V současné době jsou některé z negativních vlivů a klíčových faktorů prostředí velkých mlžů již známy a víme jak zavádět jednotlivá ochranná opatření, která v konečném důsledku nejen pomohou zabránit vymírání velkých mlžů, ale rovněž zlepši kvalitu vody v tocích potažmo v povodích (Douda 2010; Geist 2010; Simon et al. 2018). Jak se však v některých případech ukazuje, zlepšení kvality vody v toku či zamezení erozi a eutrofizaci pro záchranu ohrožených mlžů nestačí. Kvůli složitému vývojovému cyklu velkých mlžů (ze skupiny Unionoidea) a rozdílnosti potřeb a chování jejich jednotlivých stadií je třeba rozlišovat při výzkumu jejich ekologie mezi juvenilními, subadultními a adultními jedinci. Zatímco o ekologii, biologii, resp. limitujících faktorech adultních velkých mlžů máme již poměrně dostatek informací, u juvenilních stadií jsou naše znalosti značně kusé nebo žádné. Juvenilní jedinci skupiny Unionoidea jsou totiž vzhledem k velikosti pod 1 mm a prostředí, které obývají, v podmínkách *IN-SITU* v podstatě nenalezitelní. Žijí obvykle v hyporeálu tekoucích vod či nádrží a jsou odkázáni pouze na vodu intersticiální, jejíž vlastnosti jsou ovlivněny poněkud jinými faktory než je tomu u volné vody (Geist a Auerswald 2007; Sparks a Strayer 1998).

Rozšíření a stupně ohrožení mlžů skupiny Unionoidea

Unionoidea celosvětově zahrnují nejméně 800 druhů ze 180 rodů (Bogan 2007). V České republice žije celkem osm druhů. **Perlorodka říční (*Margaritifera margaritifera*)** se v České republice vyskytuje už jen na několika málo místech a patří společně s **velevrubem malířským (*Unio pictorum*)** mezi kriticky ohrožené druhy. **Velevrub tupý (*Unio crassus*)** je silně ohrožený a je předmětem ochrany v síti lokalit soustavy NATURA 2000, ačkoliv situace v České republice je poněkud jiná, neboť velevrub malířský je u nás rozšířen poměrně běžně v silných populacích, zatímco velevrub tupý je již v podstatě kriticky ohrožen a jeho populace trvale klesají a vymírají (Douda a Beran 2009). **Velevrub nadmutý (*Unio tumidus*)** je veden v Červeném seznamu ČR jako zranitelný, **škeble plochá (*Pseudanodonta complanata*)** patří za ohroženou a vzácně jí můžeme potkat v Lužici, Vltavě nebo Labi. **Škeble říční (*Anodonta anatina*)** je nejběžnější zástupce velkých mlžů v ČR, kterou na rozdíl od silně ohrožené **škeble rybníčné (*Anodonta cygnea*)** můžeme najít kromě stojatých vod i v tocích. Nově introdukovaný druh z východní Asie, **škeble asijská (*Sinanodonta woodiana*)**, se postupně díky přirozené rybí migraci a člověkem zprostředkovaným převozem ryb šíří do řady toků nejen v ČR, ale po Evropě a střední Americe. (Simon et al. 2010, Douda et al. 2016). V Evropě se celkově vyskytuje 12 druhů z šesti rodů (Bauer a Wächtler 2001), v Asii se vyskytuje 231 druhů z 57 rodů (Zieritz et al. 2018), v Severní Americe 302 druhů z 53 rodů (Bogan 2007), v Jižní Americe 246 druhů z 8 rodů (Torres et al. 2018), v Africe 32 druhů z 6 rodů, v Austrálii pak jeden druh (Bogan 2007).

Cíle práce

Cílem předložené práce je: 1) shrnout známé základní faktory limitující životní cyklus sladkovodních velkých mlžů skupiny Unionoidea se zvláštním zaměřením na juvenilní stadia žijící v hyporeálu sladkých vod; 2) vytvořit bibliografii k tématu; 3) diskutovat a identifikovat dosud nevyřešené problémy s cílem navrhnout směry budoucího výzkumu. Zvláštní důraz je kladen na kriticky ohroženou perlorodku říční (*Margaritifera margaritifera*), jejíž populace v České republice i ve střední Evropě jsou i přes veškeré dlouholeté snahy o jejich záchranu stále na ústupu.

Metodika

Nomenklatura českých mlžů je uváděna dle Horsák et al. (2013), nomenklatura ostatních mlžů skupiny Unionoidea se řídí dle Bauer a Wächtler (2001). K vyhledávání vědeckých

článků bylo užito hlavně internetové servery researchgate.net, scholar.google.cz a pubmed.gov za využití klíčových slov: Unionoidea, *Margaritiferidae*, limiting factor, benthos, hyporheal, freshwater molluscs a dalších. Z literatury jsem kromě více než osmdesáti článků nejvíce pracoval s českou Metodikou podpory perlorodky říční (Simon et al. 2018) a s knihou Restoration of Freshwater Pearl Mussel Streams (Degerman et al. 2009).

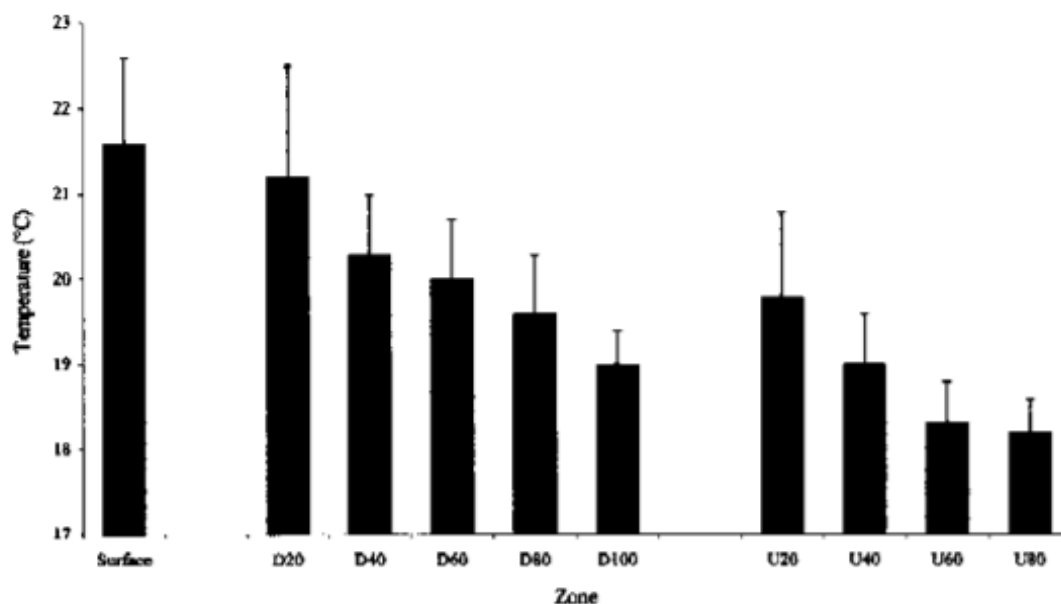
V rámci přípravy této bakalářské práce jsem se za účelem získání terénních znalostí dané problematiky podílel s týmem, ve kterém pracuje moje školitelka, na výzkumu hyporeálových vod Teplé Vltavy v úseku výskytu perlorodky říční a na monitoringu výskytu jedinců.

Faktory ovlivňující život mlžů v hyporeálu sladkých vod

Fyzikální a mechanické faktory ovlivňující život mlžů

Teplota vody

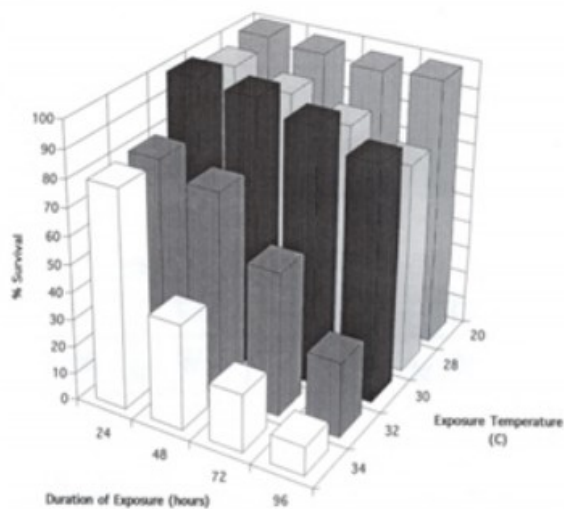
Teplota je zřejmě nejdůležitější faktor ovlivňující chování a intenzitu aktivity ektotermních živočichů (Block et al. 2013a). Pro Unionoidea, kteří jsou relativně limitováni schopností pohybu, hraje denní a sezónní fluktuace teploty vody velkou roli jako faktor limitující fyziologické mechanismy, které jsou základem pro přežívání a úspěšné rozmnožování (Huey a Stevenson 1979; Block et al. 2013b). Výměna povrchové vody a vody v hyporeálu probíhá díky efektu nazývanému *downwelling*. Ten přináší vodu z řeky do dna obvykle na straně duny ze sedimentu vystavené proti proudu. *Upwelling* pak vynáší spodní vodu do řeky většinou na straně dnového sedimentu po proudu. Tento efekt se děje na vzdálenostech v rozmezí centimetrů i stovek metrů a není zcela závislý na sklonu a tvaru dna, což často výrazně zužuje možnosti juvenilních mlžů osidlovat některá jinak příhodná stanoviště v řece (Hayashi a Rosenberry 2002). Teplota vody v *downwelling*ové zóně je v létě průměrně vyšší než v zóně *upwelling*ové (Obr. 1) a v obou zónách koreluje snižující se teplota se zvětšující se hloubkou hyporeálu, v zimě je to naopak. (Franken et al. 2001, Michal Bílý, pers. comm.).



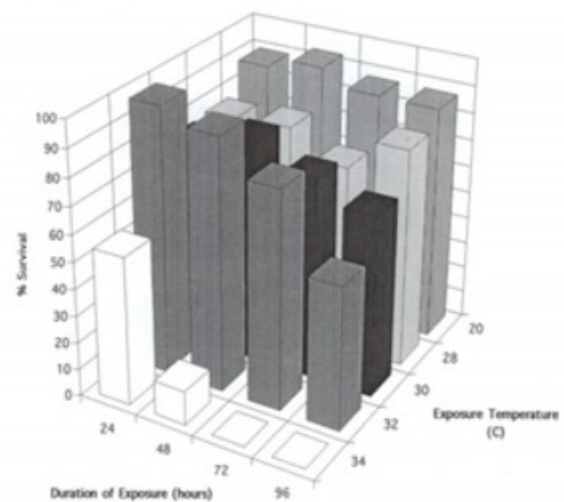
Obr. 1. Teplota vody v létě v *downwelling*ové a v *upwelling*ové zóně v různých hloubkách (převzato z: Franken 2001).

D = zóna *downwellingu*, U = zóna *upwellingu*; 20, 40, 60, 80, 100 = hloubka v cm.

Teplota vody hraje významnou roli i při metamorfóze parazitických stadií velkých mlžů. Při pokusech na juvenilních perlorodkách *M. margaritifera* prováděných v akvariijním prostředí bylo k dokončení metamorfózy na žábrách hostitele a vypouzdření juvenilních perlorodek potřeba sumy teplot 1300 až 1430 °C (suma teplot je součet průměrných denních teplot ve °C (AOPK ČR 2013)) s výjimkou pokusu založeného v měsíci červnu, kdy bylo potřeba sumy teplot 1733 °C. Oproti tomu v přírodních podmínkách bylo k dokončení metamorfózy a vypouzdření potřeba sumy teplot 1760 až 1860 °C, a to za předpokladu, že teplota vody v závěrečné fázi vývoje po dobu cca 15 dnů dosáhla nebo přesáhla 15 °C, což představuje sumu teplot cca 225 °C (Hruška 1992). Pro perlorodku říční činí maximální limitní teplota vody 25 °C dle Degerman et al. (2009), na českých tocích s výskytem perlorodky říční není obvykle dosahována ani teplota 20 °C (Simon et al. 2018), která je v našich řekách udávána jako maximální dle Absolon a Hruška (1999). Dimock a Wright (1993) vystavovali různým teplotám po různý čas týdenní juvenilny mlžů *Utterbackia imbecillis* a *Pyganodon cataracta* a došli k závěru (Obr. 2, 3), že LT₅₀ pro *U. imbecillis* je 96 hodin při teplotě 31,5 °C a pro *P. cataracta* je teplota 34 °C letální pro 46 % jedinců za 24 hodin, LT₁₀₀ je pak 72 hodin při 34 °C (LT označuje takzvanou letální toleranci a číslo 50 či 100 - kolik procent jedinců při vystavení určitým podmínkám uhne (Verma et al. 2014).



Obr. 2. Přežívání *Utterbackia imbecillis* v závislosti na teplotě a době vystavení teplotě (převzato z Dimock a Wright 1993).

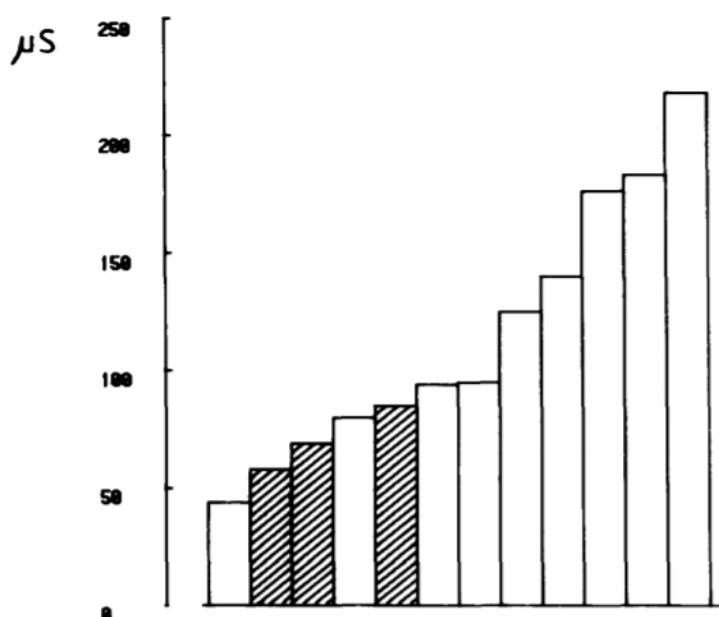


Obr. 3. Přežívání *Pyganodon cataracta* v závislosti na teplotě a době vystavení teplotě (převzato z Dimock a Wright 1993).

Konduktivita

Konduktivita, také označovaná jako specifická elektrická vodivost, odrážející celkovou koncentraci iontů ve vodě (Simon et al. 2018), by v řekách nezasažených eutrofizací nebo znečištěním neměla přesáhnout $80 \mu\text{S}/\text{cm}$ při 25°C (Bauer et al. 1980). Limitní hodnoty konduktivity volné i hyporeálové vody se samozřejmě i mezi jednotlivými druhy Unionoidea liší a závisí i na dalších lokálních podmínkách prostředí i na časové expozici druhu vůči vyšším hodnotám konduktivity. Například Douda (2007) uvádí, že druh *Unio crassus* se v Lužnici vyskytuje nejvíce na místech s naměřenou konduktivitou $250\text{--}280 \mu\text{S}/\text{cm}$.

Rozšíření *M. margaritifera* je v současnosti omezeno na oligotrofní toky, které jsou chudé na živiny a vápník, což vede k nízkým hladinám konduktivity, obvykle $\kappa_{25} < 200 \mu\text{S}/\text{cm}$ (Geist 2005). Degerman et al. (2009) tvrdí, že konduktivita by v případě *M. margaritifera* neměla přesáhnout $\kappa_{25} < 100 \mu\text{S}/\text{cm}$. Michal Bílý (pers. comm.) tvrdí, že by neměla přesáhnout $\kappa_{25} < 90 \mu\text{S}/\text{cm}$ a podle Absolon a Hruška (1999) dokonce jen $\kappa_{25} < 70 \mu\text{S}/\text{cm}$. Pozorování na španělských perlorodkových řekách ukázalo, že perlorodky se rozmnožují i při $\kappa_{18} < 85 \mu\text{S}/\text{cm}$, respektive $\kappa_{17,8} < 58 \mu\text{S}/\text{cm}$ (Bauer 1986, Obr. 4). Je tedy vidět, že limitní hodnoty κ pro druh nejsou nikdy absolutní a mění se lokálně i v čase dle místních poměrů. O dlouhodobých limitních hodnotách κ v hyporeálu pro juvenilní *M. margaritifera* není patrně nic známo.



Obr. 4. Vyšrafované sloupečky značí konduktivitu na řekách s populací *M. margaritifera*, bílé konduktivitu na řekách, kde již pravděpodobně vyhynula (převzato z Bauer 1986).

Mechanické překážky a mrtvé dřevo ve dně

Snaha člověka měnit koryta pro lepší nebo pohodlnější využívání, ať už ke splavování dřeva, odvádění vody stojící na polích, produkci elektrické energie nebo napájení rybníků, se bohužel podepsala nejen na morfologii koryt (narovnávání a úpravy koryt, rušení meandrů aj.), ale i na odstraňování větších překážek, jako jsou mrtvé dřevo a velké kameny. Struktura dna se tak stala mnohem méně diverzifikovanou, s méně vhodnými, stabilními habitaty pro sladkovodní mlže. Celkový průtok vody se zvýšil a z říčních koryt se často staly v podstatě kanály. Větší průtok vody má za následek vymývání štěrku a malých kamínků – substrátu, ve kterém například perlorodky žijí a který bývá za běžných průtoků deponován v klidnějších místech (Degerman et al. 2009).

Padlé stromy mají v korytě řeky velký vliv na dynamiku sedimentu, jelikož dochází k jeho usazování v proudovém stínu za dřevem. V momentě, kdy kmen zetlí nebo je odnesen povodní, dochází k přesouvání štěrkových lavic, což může vytvářet, ale i ničit příhodná stanoviště pro některé velké sladkovodní mlže. Dalším efektem je vytváření příhodných podmínek pro trdlišť lososovitých ryb, které slouží jako hostitelé pro glochidiální stadium mlžů čeledi *Margaritiferidae*. Další pozitivní vliv může mít vznik turbulentního proudění, které napomáhá *downwellingu*, který je patrně pro místa s výskytem juvenilních mlžů důležitý, neboť trvale zajišťuje potřebné prokysličené hyporeálové vody. Negativní vliv naopak nastává v momentě, kdy dřevní akumulace vytvoří vzdutí. Dochází pak před ní k sedimentaci jemného materiálu a k zanášení případných kolonií mlžů (Pavel Kožený, pers. comm.).

Vannote a Minshall (1982) ve své práci uvádějí, že kolonie *Margaritifera falcata* v Severní Americe vykazují nejvyšší hustotu a stáří v místech, kde velké kameny (větší než 1 m na šířku) stabilizují ve dně menší oblázky a štěrk. Tyto kameny podle nich mají mít významný efekt při velkých záplavách, jelikož chrání kolonie, které poté slouží jako refugium k obnovování druhu v místech, která byla zničena povodní. Zda stejná místa vyhovují i juvenilním stadiím perlorodek v hyporeálu není dosud objasněno.

Sezónní dynamika a vodní režim v závislosti na klimatických poměrech

V letních měsících chladnější podzemní voda vystupující *upwellingem* na povrch poskytuje živočichům v hyporeálu ochranu před vyššími teplotami, kterých může dosahovat povrchová

voda a které mohou zpomalit jejich růst, například kvůli překročení optimální fyziologické teploty (Power et al. 1999). Vyšší letní teploty vody zároveň snižují rozpustnost kyslíku (Dunne a Leopold 1978). I když v našich perlorodkových tocích není dosahováno ani přes léto příliš vysokých teplot, v posledních horkých létech docházelo ke zvyšování teploty vody i na 25,5 °C (Černá et al. 2017), což oproti teplotě 10 °C sníží koncentraci kyslíku při 100% saturaci o 2,950 mg/l rozpuštěného O₂ (tj. 26 %). Ke konci podzimu pozorovali Amyot a Downing (1997) mlže *Elliptio complanata*, který se začal zahrabávat do dna a zůstal zahrabaný až do konce jara. Kromě úniku predátorům tak totiž lépe přečkává případné jarní záplavy (Hinch et al. 1989). Také se díky tomu vyhne případnému zamrznutí, protože intersticiál bývá o 2–3 °C teplejší než volná voda (Lurman et al. 2014).

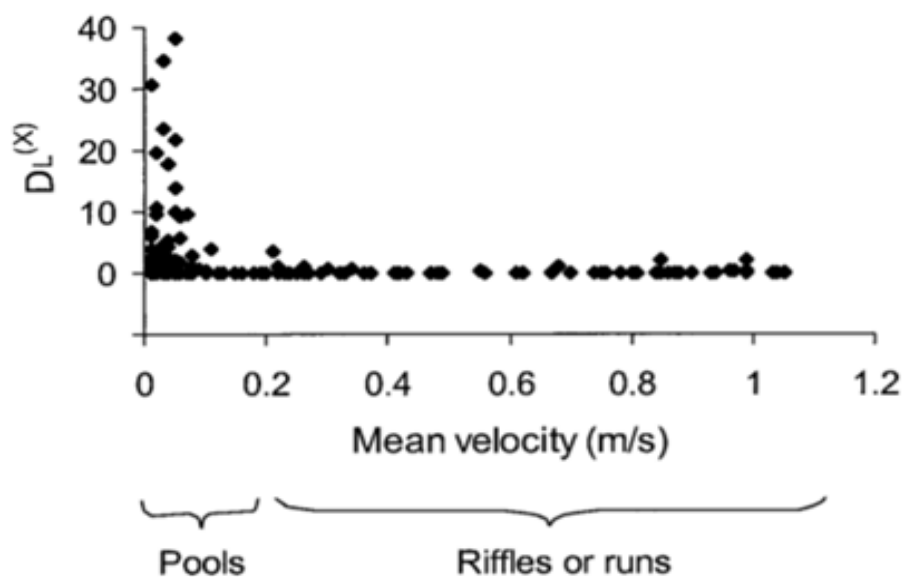
V zimním období je aktivita juvenilních a snad i subadultních perlorodek v přirozených podmínkách jen minimální (Simon et al. 2018). Nicméně Lurman et al. (2014) zjistili, že v zimě dochází u *Unio tumidus* naopak oproti podzimu ke zvyšování objemu přefiltrované vody a to zřejmě z důvodu, že v zimě je v potocích menší koncentrace řas (jejich potrava), než v ostatních ročních obdobích, tudíž musí přefiltrovat více vody než v letních měsících.

Bentické organismy jsou obvykle adaptovány na středně velké nebo předvídatelné sezónní přívaly vody, nicméně větší záplavy mohou eliminovat velkou část organismů jejich stržením se substrátem dna a následným omíláním během transportu. Často po záplavách musí dojít k rekolonizaci některých narušených stanovišť, kterou zajišťují přeživší jedinci z vyšších či nižších poloh, případně přítoků, kde vlna nebyla tak ničivá (Thorpe a Covich 2010; Altmann 2013). Záplavy také ovlivňují ekosystém řeky přeskupením dnového substrátu, potrháním vegetace a zvýšeným driftem bezobratlých živočichů včetně velkých mlžů. Mnoha živočichům se povede vyhnout nejhorším účinkům povodní schováním pod kameny a velké překážky, jejich šance na udržení se ale s klesajícím počtem těchto objektů značně snižují (Hastie et al. 2000b; Degerman et al. 2009). Perlorodky jsou při povodni ohroženy především množstvím sedimentů, které je nesené proudem. Při pohybu větších předmětů v korytě hrozí i mechanické poškození schránky. Vlivem silného proudu mohou být jak juvenilové, tak i dospělé perlorodky splaveny níže po proudu, kde mohou být pro jejich život nevhodné podmínky (Simon et al. 2018). Bohužel, kvůli vzácnosti a nepředvídatelnosti těchto událostí je o jejich podrobném dopadu na ekosystém a velké mlže známo jen velmi málo a je třeba dalších zkoumání (Degerman et al. 2009).

Mlži nejsou běžně nacházeni mělčeji než v půlmetrové hloubce vodního sloupce (Hendelberg 1961). Důvodem je pravděpodobně to, že tyto a větší hloubky mohou vysychat jen ojediněle, případně jsou méně disturbovány tajícími ledy. Zároveň byla pozorována úmrtí velkých mlžů vyskytujících se v menších hloubkách při extrémním ochlazení na začátku zimy, dříve, než se stačila vytvořit ochranná vrstva ledu a sněhu (Degerman et al. 2009). Velcí mlži však zároveň obývají jen málokdy hloubky vody větší než 2 metry, i když Hendelberg (1961) popsal i výskyt jedinců *M. margaritifera* v hloubce 3 metry. Perlorodky obecně žijí v tocích a v místech, která v létě nevysychají, a zároveň v zimě nepromrzají. To je podmíněno stabilním průtokem vody a hloubkou, která zaručí ochranu před zamrznáním (Degerman et al. 2009). Příznivá jsou zalesněná povodí, kde díky zastínění nedochází k rychlým změnám teplot vody, proud vody je obvykle pomalejší, vodní kapacita prostředí vyšší a riziko úniku sedimentů a cizorodých látek z okolí nižší (Degerman et al. 2009). V České republice se však poslední kolonie *M. margaritifera* vyskytují z hlediska nadmořské výšky na své horní hranici areálu výskytu, kde zastínění toku má za následek snížení teploty vody pod mez, kdy je perlorodka ještě schopna reprodukce.

Dynamika říčního dna a proudění

Morfologický charakter toků je pro všechny velké mlže, zejména pro perlorodku říční, velmi důležitý. Z hydrodynamického hlediska záleží zejména na struktuře dnového substrátu, mozaice různých typů prostředí (mikrohabitatů) a proudových poměrech (Simon et al. 2018). Velké kolonie *M. margaritifera* se nacházejí v částech toku s mírně tekoucí vodou a na místech, kde jsou chráněny před extrémními proudy (Johnson a Brown 2000; Howard a Cuffey 2003). Hastie et al. (2000) uvádějí, že obvyklá rychlost proudění pro výskyt *M. margaritifera* je 0,25–0,75 m/s. Howard a Cuffey (2003) pak ukazují, že největší výskyt jedinců *Margaritifera falcata* byl v tůních s rychlostí proudění do 0,25 m/s (Obr. 5).



Obr. 5. Počet jedinců *Margaritifera falcata* v závislosti na rychlosti proudění (převzato z Howard a Cuffey 2003).

Důležitou vlastností toku je meandrování, které probíhá ve dvou úrovních. Laterálně (ze strany na stranu) a vertikálně (nahoru a dolů). Na strmých úsecích je laterální meandrování méně výrazné, částečně proto, že gravitace vytváří rovnější kanál a částečně proto, že hrubší substrát má větší odolnost vůči erozi. Meandrování v horních částech toku je střídáno rychle tekoucími úseky a hlubšími tůněmi (s častým výskytem *M. margaritifera*). Dále po proudu (na středním toku) se řeka začíná rozšiřovat, prohlubovat a má menší výškový gradient. Boční meandrování se zde stává výraznější, vertikální však zůstává. V těchto oblastech je perlorodka často nahrazována jinými druhy velkých sladkovodních mlžů (Degerman et al. 2009) např. *Unio crassus*, *Anodonta anatina* aj.

Složení a struktura říčního dna

Materiál dna koryta je kvalitativně a kvantitativně odlišný v příčném i podélném profilu toku. Podle hydraulických poměrů převládá v prudce tekoucích tocích kamenité dno se štěrkopískovými usazeninami, v mírně tekoucích úsecích jsou dominantní štěrkopískové a písčité usazeniny a v lenitických řekách převládají písčité až písčitobahnité sedimenty (Lellák a Kubíček 1992). Velikost zrněk štěrku nebo písku ovlivňuje propustnost s jakou se voda s rozpuštěnými látkami pohybuje skrz sediment a zároveň slouží jako podpora a úkryt. Proto je dnový materiál důležitým limitujícím faktorem pro přežívání hyporeálních živočichů včetně velkých mlžů (Lellák a Kubíček 1992; Strayer et al. 1997). Sediment se skládá z kusů hornin a

biologického materiálu, který byl připraven vodou. Distribuce bentických bezobratlých je ovlivněna nejen složením dna, ale i dynamikou připlouvajícího erozního materiálu a změnami v substrátu spojenými s využíváním okolní půdy (Strayer et al. 1997; Geist a Auerswald 2007). Jemný písek nebo jílové částice se mohou ukládat a zanášet mezery mezi většími kameny a tím zhutňovat dno. Tento proces se nazývá kolmatace a má za následek snižování množství kyslíku, hnilobné procesy a následný úhyn zde žijících živočichů (Lellák a Kubíček 1992; Geist a Auerswald 2007). Zanášení dna erozními splaveninami je často následkem špatně prováděných úprav v toku i špatného hospodaření na pozemcích v blízkosti toků a kromě úhynu juvenilních jedinců velkých mlžů má za následek migraci jejich adultů, kteří si často již nenajdou vhodná stanoviště a driftojí dále po proudu (Box a Mossa 1999; Simon et al. 2018).

V belgické řece Meuse zjistili Libois a Hallet (1987), že největší výskyt *Unionoidea* různého stáří je v jemném substrátu (písek a štěrk) a naopak nejmenší výskyt byl prokázán ve dně tvořeném bloky kamenů nebo skálou.

Nejpříhodnějším stanovištěm pro dospělé *M. margaritifera* jsou stanoviště s hrubším štěrkopískovým sedimentem, který je stabilizován většími kameny (Geist a Auerswald 2007; Galová 2017; Simon et al. 2018). Nicméně pro juvenilní stadium je spíše důležitý průtočný štěrkový intersticiál umožňující pevné ukotvení, zajišťující dostatek kyslíku a dostatečný přísun potravy (Simon et al. 2018).

Chemické faktory omezující život mlžů

pH

Ve sladkých vodách je pH velice variabilní a je primárně určeno geologickou skladbou dna. Kyselost a zásaditost vody je určována rovnováhou mezi kyselinou uhlíčitou a jejími solemi, případně volným oxidem uhličitým a hydrogenuhličitanem (Lellák a Kubíček 1992). Primárním zdrojem hydrogenuhličitanu jsou kameny v sedimentu, především vápenec (Haag 2012). Dalšími zdroji vápníku ve vodě jsou detrit pocházející z vegetace (Simon et al. 2018) a splachy půd s dlouhodobým působením kyselých dešťů (Hruška 1998; AOPK ČR 2013). Problematika obsahu vápníku ve vodě i jeho vstřebávání mlži je rozebírána v dalších kapitolách. Jelikož si mlži stavějí schránky z uhličitanu vápenatého (CaCO_3), jsou pro ně pH a

pufrační schopnost vody životně důležité. Čím má okolní prostředí nižší pH, tím rychleji dochází k samovolnému rozpouštění jejich schránky (Haag 2012).

Většina druhů velkých mlžů proto preferuje zásadité vody s pH vyšším než 7, diversity druhů klesá s klesajícím pH (Haag 2012). Nicméně Unionoidea mohou růst a rozmnožovat se i při rozmezí pH 5,6–8,3. Zajímavé je, že drobní okružankovití mlži z čeledi Sphaeriidae se vyskytují ještě v pH vody menším než 4,7–5,0 (Økland a Økland 1986; Thorp a Covich 1991). *M. margaritifera* dokáže žít podle Degerman et al. (2009) v rozmezí pH 6,1–7,5, absolutní spodní limit stanovený v české Metodice podpory perlorodky říční je pH 6,0 (Simon et al. 2018). Dimock a Wright (1993) při svých pokusech dokázali (Obr. 6), že pro juvenilní *Pyganodon cataracta* je ideální prostředí s pH větším než 5,0. Franken et al. (2001) ve své publikaci tvrdí (Obr. 7), že pH v hyporeálu je v místech s *downwellingem* víceméně konstantní, na místech s *upwellingem* klesá s hloubkou. I z těchto důvodů se zdá být pravděpodobné, že právě místa s *downwellingem* nesoucí prokysličenou vodu a vodu se stabilním pH, jsou vhodnými stanovišti pro juvenilní jedince Unionoidea.

Dusík

Zóna hyporeálu je důležitým místem odstraňování dusíku z říčních systémů (Wang et al. 2018). Kvalita vody a její kontaminace bývají často označovány jako klíčové faktory pro přežití sladkovodních mlžů, často silně ohrožených po celém světě. Znečištění živinami, hlavně dusíkem, se stalo globálně nejčastější příčinou degradace kvality vody (Moore a Bringolf 2018). Hlavními zdroji znečištění dusíkem jsou: splachy hnojených zemědělských půd, spady minerálních látek z atmosféry, komunální odpadní vody a průmyslové odpadní vody (Moore a Bringolf 2018; Vrba a Huleš 2007). Jen pro představu, v oblastech vzdálených od velkých průmyslových center, dálnic nebo frekventovaných silnic, je spad dusíku téměř nulový, naopak v jejich blízkosti dosahuje až 70 kg/ha, přičemž celostátní český průměr činí 40 kg/ha (Vrba a Huleš 2007). Při porovnání historických dat, které provedla Moorkens (2000) se ukazuje, že řeky s dlouhodobě přežívající populací *M. margaritifera* mají konstantně nízké hladiny oxidovaných dusíků.

Dusičnanové ionty – NO₃⁻

Limitní hladinou obsahu dusičnanů NO₃⁻ pro přežívání juvenilních stadií *M. margaritifera* je hodnota 2,5 mg/l NO₃⁻ (Absolon a Hruška 1999; Simon et al. 2018). Řada evropských

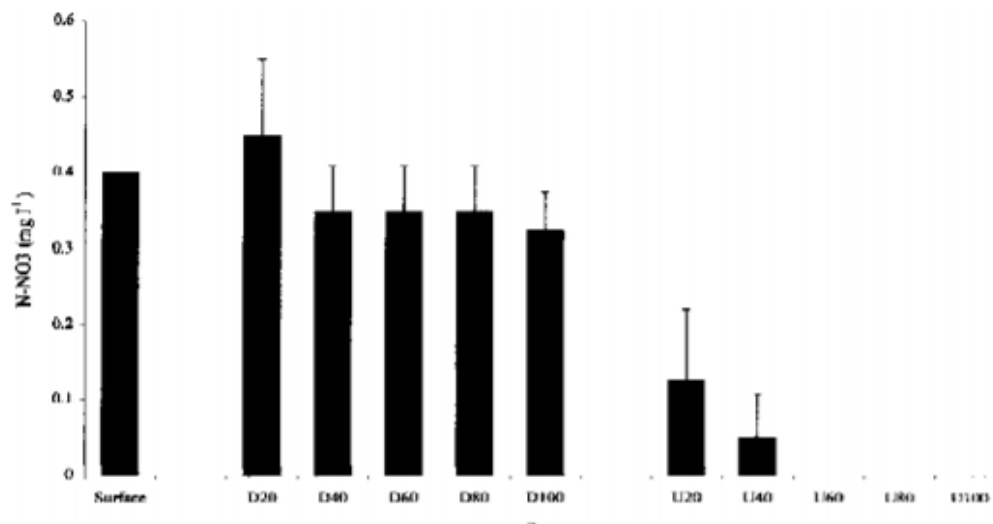
záchranných programů uvádí hodnoty ještě nižší, např. 1,7 mg/l NO_3^- (Araujo a Ramos 2001) nebo medián 0,125 mg/l NO_3^- (Degerman et al. 2009), což je dáno vždy lokálními poměry, proto se limitní hodnoty v různých regionech liší. Pro *Unio crassus* a *Pseudanodonta complanata* uvádí Douša (2010) horní limitní koncentraci 2,0 mg/l NO_3^- , pro *Unio tumidus*, *Unio pictorum* a *Anodonta anatina* pak 4,3 mg/l NO_3^- .

Ve dně čínské řeky Weihe (Wang et al. 2018) bylo provedeno měření, které ukázalo, že koncentrace NO_3^- s hloubkou hyporeálu jasně stoupá (0–15 cm – 1,99 mg/l; 15–30 cm – 3,10 mg/l; 30–45 cm – 3,16 mg/l). Lze tedy jasně předpokládat, že juvenilní stadia, která tráví veškerý život zahrabaná v sedimentu, na rozdíl od adultních jedinců, kteří z části vylézají a filtrují volnou vodu, mohou žít jen ve velmi tenké vrstvě substrátu, aniž by byla zesponu ohrožena koncentrací NO_3^- a shora odnesením proudem vody. O preferencích obývaných hloubek substrátu však máme u juvenilních stadií velkých mlžů jen velmi málo informací (Ulvholt 2005; Geist a Auerswald 2007). Scheder et al. (2015) uvádějí, že v mlýnském náhonu s konstantním prouděním a se stálým substrátem vzniká okolo 5 cm hloubky dna bariéra, pod kterou se díky horší výměně intersticiální a volné vody ukládají a akumulují různé látky, z nichž některé mohou být pro organismy toxické. Tato skutečnost onu obyvatelnou vrstvu pro juvenilní Unionoidea ještě více zužuje.

Dusičnanový dusík - N-NO_3

Narozdíl od amonných iontů publikovali Franken et al. (2001) článek, kde ukazují, že koncentrace N-NO_3 s hloubkou klesá (Obr. 8) a to jak při *downwellingu*, tak *upwellingu*. Při *upwellingu* je koncentrace ještě výrazně menší. Vysvětluje to skutečností, že biofilm může provádět aerobní a anaerobní procesy zároveň, čímž ovlivňuje výsledné hodnoty.

Další studie naznačují, že se stoupající koncentrací dusičnanového dusíku (N-NO_3^-) se snižuje výskyt populací sladkovodních mlžů. Horní limit koncentrace N-NO_3^- ve vodě pro přežití juvenilů *U. crassus* byl experimentálně stanoven na 2,0 mg/l, pro *A. anatina* pak 4,3 mg/l (Douša 2010).



Obr. 8. Koncentrace N-NO₃ v *downwellingové* a v *upwellingové* zóně v různých hloubkách (převzato z Franken 2001).
D = zóna *downwellingu*, U = zóna *upwellingu*; 20, 40, 60, 80, 100 = hloubka v cm.

Měření koncentrace dusičnanového dusíku nad a pod výpustí čistírny odpadních vod ukázalo změny koncentrace N-NO₃⁻ z 1,8 mg/l (160 m nad) na 16,5 mg/l (u výpustě z ČOV) a poté postupný pokles na 2,8 mg/l (600 m pod ČOV), což kontrolní jedince druhu *Amblema plicata* spolehlivě zabilo na všech kontrolních stanovištích (Nobles a Zhang 2015). Jediný druh, kterému se daří dlouhodobě přežívat vyšší koncentrace N-NO₃⁻ je *Ligumia subrostrata*, která byla nalezena na stanovišti s průměrnou koncentrací dusičnanů 2,6 mg/l (Nobles a Zhang 2015).

Amonné ionty - NH₄⁺

Amonný kation NH₄⁺ vzniká protonací amoniaku NH₃ a jeho obsah v hyporeálu prudce vzrůstá oproti volné vodě až do hloubky 15–30 cm a poté klesá. Wang et al. (2018) uvádějí obsahy NH₄⁺ takto: volná voda – 1,02 mg/l; hyporeál 0–15 cm – 13,94 mg/l, 15–30 cm 15,64 mg/l, 30–45 cm – 4,17 mg/l. Změny koncentrací NO₃⁻ a NH₄⁺ jsou dány aerobní nitrifikací a denitrifikací bakteriemi jejichž pochody jsou závislé na koncentracích kyslíku (Zarnetske et al. 2012; Lafrenière a Lamoureux 2008). Absolon a Hruška (1999) a Simon et al. (2018) se shodují, že maximální množství NH₄⁺ pro přežívání *M. margaritifera* ve volné vodě by nemělo přesáhnout 0,1 mg/l. I zde je tedy předpoklad, že její juvenilní stadia by mohla najít vhodná hyporeálová stanoviště právě v místech *downwellingu* volné vody splňující zmíněné kritérium. Testování obsahu amonných iontů v hyporeálu perlorodkových toků v Čechách právě probíhá (Horáčková, pers. comm.).

Rozpuštěný kyslík

Zatímco hladina kyslíku rozpuštěného ve volné vodě je dána hlavně difuzí ze vzduchu, fotosyntetickou aktivitou vodních rostlin, dýcháním organismů a teplotou (Lellák a Kubíček 1992), množství kyslíku v intersticiální vodě je ovlivněno zejména propustností substrátu a koncentrací organické hmoty v hyporeálu (Sparks a Strayer 1998). Dalším důležitým faktorem je *downwelling* a *upwelling*. Při *downwellingu* se volná voda bohatá na kyslík dostává do hyporeálu a zásobuje jím bentické organismy, *upwelling* naopak odnáší jimi odkysličenou vodu bohatou na odpadní látky (Valett 1993; Franken et al. 2001). *Upwelling* vynáší i odkysličenou vodu ze spodních vod, čímž v hyporeálu vytváří bezkyslíkaté prostředí, které je pro přežití hyporeálních bezobratlých naprosto nevhodné (Franken et al. 2001). Přítomnost kyslíku v hyporeálu je důkazem mísení volné a intersticiální vody, protože na produkci fotosyntézou nebývá v této vrstvě světlo a přenos difuzí je velmi pomalý (Brunke a Gonser 1997).

Polhill a Dimock (1996) uskutečnili sérii experimentů, přičemž vystavili juvenilny druhů *Pyganodon cataracta* a *Utterbackia imbecilli* postupně snižující se koncentraci kyslíku a sledovali jejich tep. U *P. cataracta* nastává snížení srdeční frekvence při dosažení koncentrace kyslíku na 0,43 mg/l, u *U. imbecilli* již při 3,5 mg/l. Jiný pokus, tentokrát s juvenilny *Elliptio complanata*, přinesl výsledky, při kterých jedinci nepřežili týden vystavení koncentraci 1,3 mg/l a díky velkým rozdílům mezi chováním skupin ve 2 mg/l a 4 mg/l a zároveň ne příliš velkým rozdílům mezi 4 mg/l a 8 mg/l se můžeme domnívat, že limitní koncentrace O₂ pro přežití *E. complanata* je v rozmezí 1,3–2 mg/l (Sparks a Strayer 1998). Chen et al. (2001) uskutečnili neinvazivní experiment s adultními jedinci druhů *Amblema plicata*, *Quadrula pustulosa*, *Elliptio complanata*, *Pleurobema cordatum* a *Villosa iris*. Pomocí křivky zachycující rychlost spotřeby kyslíku se dobrali výsledků, které označili jako: „Hodnoty, při jejichž snížení jedinci neudrží normální spotřebu kyslíku a mohou být tímto vystavení nějaké úrovni stresu, pokud budou žít v těchto podmínkách dlouhodoběji.“ Pro *A. plicata*, *Q. pustulosa* a *E. complanata* 2–3 mg/l, pro *P. cordatum* 3,5–4,0 mg/l, *V. iris* 6 mg/l rozpuštěného kyslíku.

Hodnocení přímého vlivu kyslíku je obtížné, protože data z mikrohabitatů s juvenilny jsou stále vzácná vzhledem k obtížnosti metody měření (Englund et al. 2008; Černá et al. 2018). Častější a jednodušší je měření redoxního potenciálu zavedené podle Geist a

Auerswald (2007). Redoxní potenciál měříme v mV a dokážeme z něj vyčíst, zda jsou měřené podmínky v hyporeálu oxické (nad 300 mV) nebo anoxické (pod 300 mV) i bez přímého měření rozpuštěného kyslíku (Schlesinger 1991; Geist a Auerswald 2007).

Fosfor

Celkový fosfor ve vodách tvoří fosforečnany jako hlavní složka rozpuštěného (celkového) reaktivního fosforu (vedle polyfosfátů a některých snadno rozložitelných organických látek obsahujících fosfor, např. ATP), a dále fosfor organický, obsažený např. v buňkách bakterií či fytoplanktonu a rovněž v detritu (Simon et al. 2018). Ve vodě rozpuštěné orthofosforečnany (PO_4^{3-} ; hlavní složka reaktivního fosforu) a polyfosforečnany jsou v podstatě vždy nežádoucí, a poškozující biotop zvyšováním úživnosti a tím přispívají k eutrofizaci (Simon et al. 2018). Naopak v partikulované organické podobě vázaný fosfor (pocházející z činnosti fauny a flóry) velcí mlži v potravě potřebují.

Ve švédských vodách je pro úspěšnou reprodukci perlorodek stanoveno, že koncentrace celkového fosforu nesmí přesáhnout 15 $\mu\text{g/l}$ (Lundstedt a Wennberg 1995; Söderberg et al. 2008). V Británii je limit stanoven na 30 $\mu\text{g/l}$ (Skinner et al. 2003), v Irsku dokonce na 5 $\mu\text{g/l}$ (Moorkens 2007). Na základě těchto dat přijal světový fond na ochranu přírody směrnici, ve které pro rozmnožování mlžů doporučuje zajistit prostředí s maximálně 10 $\mu\text{g/l}$ celkového fosforu (Degerman et al. 2009).

Horní limitní hodnotou pro úspěšné udržení českých populací *M. margaritifera* je dle Absolon a Hruška (1999) a Simon et al. (2018) 20–35 $\mu\text{g/l}$ celkového fosforu. Douda (2010) pak pro *U. crassus* uvádí 25 $\mu\text{g/l}$.

Vápník

Vápník je pro velké mlže potřebný kvůli stavbě schránky (Simon et al. 2018), avšak získávat jej mohou pouze jako součást potravy, tj. zabudovaný v organické hmotě odumřelých rostlinných částí (Hruška 1995). Ve vodě rozpuštěné formy vápníku jsou pro mlže nevyužitelné. Limitní maximální množství Ca^{2+} je v české Metodice podpory perlorodky říční pro druh *M. margaritifera* uváděno jako 8 mg/l (Absolon a Hruška 1999; Simon et al. 2018).

Biotopem perlorodky říční jsou živinami chudé (oligotrofní) horní části potoků a řek pramenící na geologickém podloží s nízkým obsahem vápníku (AOPK ČR, 2013a). Ve vodě jsou rozpuštěné formy vápníku pro perlorodku nevyužitelné a nárůst jeho koncentrací vede

k postupnému zničení příhodných podmínek v biotopu, i když samotný vápník přímo toxický pro perlorodky není (Simon et al. 2018). Ačkoliv perlorodky říční bývají řazeny mezi vápnostřežné (kalcifóbní) mlže, v potravních partikulích potřebují (zvláště v juvenilním stadiu vývoje) relativně vysoké zastoupení stravitelného, organicky vázaného, vápníku pro stavbu masivní schránky (Simon et al. 2018).

Jak uvádí Lhotský (1987), ve špatně udržovaných ekosystémech hospodářských lesů, ve kterých jsou společně se dřevem odváženy i bazické prvky (Ca, Mg, K) a navíc je půda promývána kyselými dešti, klesá většinou i obsah vápníku v bylinném opadu. Na morovém humusu poté nastupují acidofilní společenstva, která tento propad obsahu vápníku v půdě a následně i v povrchových vodách přilehlých povodí ještě prohlubují.

Přestože je vápník pro velké mlže velmi důležitý, v databázích jsem nenašel žádné relevantní výsledky na téma vápníku a jeho příjmu velkými mlži. Toto téma je celkově málo prozkoumané a bude tématem mojí navazující diplomové práce.

Pesticidy

Téma pesticidů a jejich efektu na sladkovodní mlže je velice obsáhlé a jistě si žádá další zkoumání. Nicméně účinky některých pesticidů na některé velké mlže byly již zkoumány.

Bringolf et al. (2007) porovnávali toxicitu aktivních složek několika běžně používaných pesticidů (atrazin, chlorpyrifos a permethrin) a pesticidních přípravků na glochidiích a juvenilních stadiích *Lampsilis siliquoidea*. Časná životní stadia *L. siliquoidea* nebyla nijak zvlášť citlivá na atrazin nebo permethrin ani pesticidní přípravky, které je obsahují (Aatrex 4L, Mosquito-B-Gone). Akutní toxicita na Lorsban a v něm obsažený chlorpyrifos si byla podobná, u glochidií nastala za 48 hodin, u juvenilů za 96 hodin. Hodnoty akutní toxicity byly u glochidií 0,50 mg/l a u juvenilů 0,25 mg/l látky. Další pokusy nicméně naznačují, že chlorpyrifos může být více toxický pro časná životní stadia. Z pokusů na adultech *Ischadium recurvum* zjistili Hemming a Waller (2004) LC50 po 96 hodinách 0,96 mg/l a Doran et al. (2001) popsali na adultech *Amblema plicata*, že koncentrace 1,2 mg/l chlorpyrifosu po dobu 96 hodin není smrtelná vůbec (LC znamená letální koncentraci (*lethal concentration*) a číslo 50, kolik procent jedinců umírá při vystavení dané koncentraci po určitou dobu (Rédei 2008)). Další studie Milam et al. (2005) popisuje toxicitu permethrinu na glochidiální stadia čtyř sladkovodních mlžů: *Leptodea fragilis*, *Utterbackia imbecillis*, *Lampsilis cardium* a *Ligumia subrostrata*. LC50 se u nich výrazně liší, od 14,9 µg do 3,515 mg/l koncentrace

permethrinu. Connors a Black (2004) popsali na *U. imbecillis* LC50 po 24 hodinách pro atrazin (nebo spíše přípravek Aatrex4L), a to 241,3 mg/l.

U perlorodek byly dosud zkoumány účinky různě ředěného roztoku glyfosátu (Rondoupu), který spolehlivě zabíjel juvenilní stadia i při ředěních pod mezí laboratorní detekce látky v roztoku (Simon et al., pers. comm.). O účincích dalších pesticidů, konkrétně na perlorodky, se nepodařilo najít další informace. Nicméně je důležité, že podle posledního testování obsahu asi 300 druhů pesticidů ve volné vodě Teplé Vltavy i horní Malše (tedy našich hlavních perlorodkových vod) byly všechny testy negativní nebo pod mezí detekce, neboť v těchto horních úsecích řek je tento typ znečištění prozatím minimální (VÚV TGM 2018).

Farmaka

Světová spotřeba léků se mezi roky 1985 a 2010 zvýšila až 10x (World Health Organization 2004; Gilroy et al. 2017). Nárůst spotřeby vede k nárůstu uvolňování léčiv do povrchových vod, což představuje potenciální hrozbu pro vodní organismy. Přesto, že většina přípravků není v nízkých koncentracích škodlivá, jejich nepřetržité uvolňování vede k jejich všudypřítomnosti ve vodním prostředí (Gilroy et al. 2017). Farmaceutické výrobky a výrobky osobní hygieny, například stimulanty, nesteroidní protizánětlivá činidla, antidepressiva, antikoncepce a léky na předpis jsou často zjištěny ve vodách, do kterých jsou vyvedeny vody z čistíren odpadních vod. Koncentrace těchto látek se v komunálních odpadních vodách pohybují v řádu maximálně jednotek µg/l (Lishman et al. 2006; de Solla et al. 2016).

Howard a Muir (2011) provedli analýzu 3193 farmaceutických látek, z nichž 275 již bylo nalezeno v přírodě. Z tohoto množství látek pak 92 z nich označili jako potenciálně bioakumulativních a 121 jako potenciálně neodbouratelných. 99 z nich pak byly látky, které mají vysoký objem výroby. Na základě těchto dat lze vyhodnotit, že další výzkum je nezbytný. Bohužel, ke zkoumání bioakumulací farmak bylo zatím provedeno jen málo studií (Bringolf et al. 2010; Hazelton et al. 2013; Gilroy et al. 2014; de Solla et al. 2016). Bringolf et al. (2010) zjistili, že zvýšená koncentrace (300 mg/l a 3000 mg/l) fluoxetinu (antidepressivum) má signifikantní efekt na rozmnožování *E. complanata*, *Lampsilis fasciola* a *Lampsilis cardium*. Největší koncentrace ve volné vodě ale dosahují prozatím 119 ng/l, 17,4 ng/g v mokřém sedimentu a 79,1 ng/g mokré váhy tkáně mušle. Gilroy et al. (2014) zkoumali toxicitu

Moxifloxacinu (antibiotikum), Rosuvastatinu (lék na snižování hladiny cholesterolu) a Drospirenonu (antikoncepce) na jedince *Lampsilis siliquoidea*, ale koncentrace, které signifikantně ovlivnily chování nebo způsobily smrt jedinců byly taktéž daleko přesahující koncentrace, které se mohou běžně vyskytovat. Dále (Gilroy et al. 2017) zkoušeli toxicitu Amitriptylinu (antidepresivum), Iopamidolu (kontrastní médium) a Sertralínu (antidepresivum) na glochidie, juvenilny a adulty *Lampsilis siliquoidea*, přičemž došli k výsledkům, že glochidie a juvenilové jsou 2x citlivější než adulti, Iopamidol není pro *L. siliquodea* toxický a LC50 Amitriptylinu a Sertralínu se pohybují řádově v mg/l, zatímco koncentrace naměřené v řece Grand River (ústí do Erijského jezera) jsou v jednotkách ng/l. Gilroy et al. (2017) ale namítají, že vzhledem k tomu, že léčiva jsou cíleně určena k vyvolání určité fyziologické reakce, potenciální efekt dlouhé expozice nízkým koncentracím nemusí být dobře posuzován standardními testy toxicity, při kterých se hledá LC50. Možný problém může nastat u léků proti bolesti, které jsou lidmi užívány mnohem častěji a tudíž i jejich koncentrace v odpadních vodách je mnohem vyšší. Chmíst et al. (in prep.) v současnosti dělá výzkum na *Unio tumidus* a jeho chování při různých koncentracích ibuprofenu. Ukazuje se, že jedinci vystavení koncentracím, které se běžně vyskytují ve vodě tekoucí z čistíren odpadních vod, vykazují sníženou aktivitu, častěji zavírají schránky, čímž snižují dobu aktivní filtrace, mají menší přírůstky schránek a postupně hynou (Chmíst et al. 2018).

Biologické faktory omezující život mlžů

Predátoři

Níže je uveden výčet hlavních predátorů velkých českých sladkovodních mlžů skupiny Unionoidea, i když Molloy et al. (1997) uvádějí, že např. slávička mnohotvárná (*Dreissena polymorpha*) z řádu *Veneroidea* má až 176 druhů predátorů, z nichž 65 patří mezi ryby, 36 jsou ptáci, další klanonožci, raci, krabi, žahavci, želvy, hlodavci, kroužkovci a dokonce i jiné slávičky, které filtrují planktonní larvy. Lze tak usuzovat, že Unionoidea bude predovat mnohem více živočichů, než je v současnosti známo.

Dospělci *M. margaritifera* mají silnou schránku, která je chrání před většinou potenciálních predátorů, tudíž predace je problém spíše pro juvenilní a subadultní stadia (Degerman et al. 2009). Podle Sousa et al. (2015, 2019) hrozí perlorodkám predace od invazního raka signálního (*Pacifastacus leniusculus*), který je úspěšně introdukovan i u nás,

například v roce 2017 neúmyslně do horní Malše (Simon et al. 2018). Existují však i očitá svědectví, kdy *P. leniusculus* predoval adultní jedince *Anodonta anatina* (J. Svobodová, pers. comm.).

Potenciální predátor perlorodek je i vydra říční (*Lutra lutra*), avšak je nutné vnímat její výskyt jako pozitivní, jelikož pomáhá při obměně rybí obsádky, čímž poskytuje více prostoru pro mladší pstruhy, kteří ještě nejsou vůči glochidiím imunní (AOPK ČR 2013).

Geist et al. (2006) naznačují, že úhoř říční (*Anguilla anguilla*) může být potenciální predátor Unionoidea včetně perlorodky, protože de Nie (1982) našel v jejich žaludcích zbytky *Anodonta anatina* a *Dreissena polymorpha*. Chvojková a Volf (2008) píše, že výskyt úhoře je možný i v Teplé Vltavě, přestože se již do toku nevysazuje a Hanák (2007) ve své diplomové práci pak potvrzuje jeho přítomnost v řece Blanici, kde je bohatá populace perlorodky říční, takže se tento způsob predace může týkat i našich perlorodkových toků.

Dalším predátorem je invazní ondatra pižmová (*Ondatra zibethicus*), která již působí problémy populacím perlorodek na ruské řece Varzuga (Degerman et al. 2009). Podle mezinárodní databáze Biolib se *O. zibethicus* vyskytuje jak v povodí Vltavy, tak v povodí Blanice, a tudíž lze předpokládat, že může páchat škody i v místních perlorodkových koloniích. Sousa et al. (2018) popisují ještě případy z Portugalska, kde divoká prasata (*Sus scrofa*) predují perlorodky při nižších stavech hladin a dokáží snížit stavy místních kolonií až o 40 %. Parisi et al. (1974) píše, že potkan obecný (*Rattus norvegicus*) není obvyklým predátorem skupiny Unionoidea, i když je popsáno pár příkladů okusu lastur.

Hostitelé

Velcí sladkovodní mlži skupiny Unionoidea se ve formě glochidie (larválního stadia) musí přichytit k hostitelské rybě, aby se mohli metamorfovat na juvenilního, dospělci podobného mlže (Taeubert a Geist 2013; Simon et al. 2018). Zůstává nejasné, zda se jedná o parazitický, mutualistický nebo komenzální vztah (Taeubert a Geist 2013). V minulosti byl hlavním hostitelem a zároveň šířitelem perlorodky říční v Čechách losos obecný (*Salmo salar*), ale po vybudování vodních děl na Labi jeho tah zcela ustal (Simon et al. 2018). Nyní ho jako jediný u nás nahradil pstruh obecný f. potoční (*Salmo trutta* m. *fario*), v zahraničí pak siven americký (*Salvelinus fontinalis*) (Dyk 1992). Složení rybího společenstva v řekách může negativně ovlivnit budování vodních nádrží a následně jejich rybí obsádka. Například z nádrže Lipno

vyplouvají na jaře boleni draví (*Aspius aspius*) a jelci tloušti (*Squalius cephalus*), z rybníků pak unikají do pstruhových pásem kaprovité a okounovité ryby, které vytlačují pstruhy do drobnějších přítoků a ti poté nejsou přítomni v době vypouštění glochidií v perlorodkových tocích (Hladík et al. 2015; Simon et al. 2018). S problémy nevhodné rybí obsádky a nedostatkem hostitelských ryb se u nás potýká např. i *Unio crassus*, jehož hostiteli jsou perlín ostrobřichý (*Scardinius erythrophthalmus*), jelec tloušť (*Squalius cephalus*), ježdík obecný (*Gymnocephalus cernua*), střevle potoční (*Phoxinus phoxinus*) a vranka obecná (*Cottus gobio*) (AOPK ČR 2007). Naopak například *Sinanodonta woodiana* byla shledána jako hostitelský generalista a úspěšně se šíří napříč Evropou (Douda et al. 2012). Sousa et al. (2015) našli v pozorovaných řekách invazní druhy ryb, jako hrouzka iberského (*Gobio lozanoi*) nebo slunečnici pestrou (*Lepomis gibbosus*) o nichž se domnívají, že by mohli ovlivňovat populaci pstruha potočního a tím i populaci perlorodky. Tyto výsledky jsou však zatím spekulativní a je třeba je ověřit. Škeble rybničná (*Anodonta cygnea*) platila donedávna za hostitelského generalistu, ale Huber a Geist (2017) zjistili, že výrazně nejvhodnější hostitelé jsou pro ni vedle pstruha obecného (*S. trutta*) i okoun říční (*Perca fluviatilis*) a amur bílý (*Ctenopharyngodon idella*).

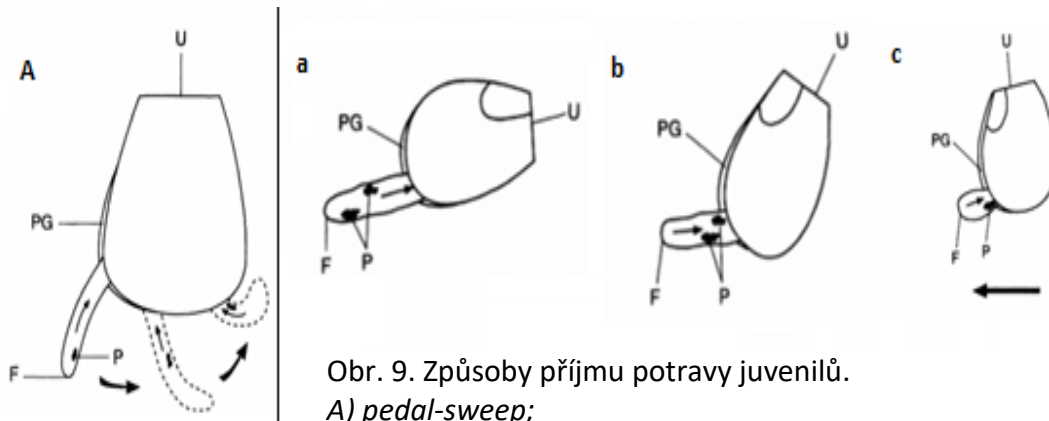
Taeubert a Geist (2013) zjistili, že mortalita hostitelských ryb roste při větším množství přisátých glochidií (10 % při 353 a až 60 % při 906 glochidiích na 1 gram rybí váhy) a stanovují proto množství 5–100 glochidií/g rybí váhy pro reintrodukcii „infikovaných“ pstruhů do přírody a 300 gl/g r. v. pro chov v laboratořích.

Potrava a její příjem

Velcí sladkovodní mlži se vyskytují ve vodách s různými stupni trofie, různým množstvím rozpuštěných organických látek a dalších vlastností vody, které ovlivňují jejich potravu i stravovací návyky (Bauer a Wächtler 2001). Díky procesu filtrace, mlži propojují bentickou a pelagiální část toků a nádrží přenosem energie a živin z vodního sloupce do sedimentu, a to biodepozicí organických látek a vylučováním živin (Vaughn 2010). Husté populace mlžů mohou dokonce ovlivňovat složení řas a produkci mikroorganismů v tocích a nádržích (Bauer a Wächtler 2001).

Aktivní příjem potravy juvenilů probíhá díky průtoku vody způsobeným ciliemi na jejich plášti a na noze, u starších jedinců pak tuto úlohu postupně přejímá pasivní filtrování protékající vody na plášťovém okraji (filtračním aparátem). Juvenilové *M. margaritifera* byli

zpozorování, jak špičkou nohy čistí zrnka písku, ze kterých pravděpodobně sbírají bakterie z bakteriálního mikrofilmu (Bauer a Wächtler 2001; Simon et al. 2018). Yeager et al. (1994) rozlišili sběr potravy u juvenilů na *pedal-sweep* a *pedal-locomotory* (Obr. 9), přičemž *pedal-sweep* používali jedinci *Villosa iris* při krmení tzv. tří-řasovou suspenzí (*Chlamydomonas*, *Ankistrodesmus* a *Chlorella*) a *pedal-locomotory* při přikrmování detritem.



Obr. 9. Způsoby příjmu potravy juvenilů.
 A) *pedal-sweep*;
 a,b,c) *pedal locomotory* (převzato z Yeager et al. 1994).

V biotopech typických pro *M. margaritifera* se jedná obvykle o detrit s partikulami menšími než 40 μm , nikoliv živé řasové buňky. Tím se perlorodka říční liší od většiny ostatních velkých sladkovodních mlžů, jejichž potrava je tvořena převážně živými buňkami jednobuněčných řas (Bauer a Wächtler 2001; Simon et al. 2018). Zajímavý poznatek přinesli Franken et al. (2001), kteří porovnávali množství bakterií a detritu v závislosti na *upwellingu* a *downwellingu*. Píší, že nenašli žádné rozdíly mezi hustotou osídlení bakterií nebo obsahu detritu, avšak obsah proteinů, který je brán jako měřítko biomasy bakteriálního biofilmu, byl značně vyšší v zóně *downwellingu*.

Efekt a produktivita filtrace samozřejmě závisí na filtračních schopnostech každého druhu, množství detritu a planktonu, hloubce, rychlosti proudění a dalších faktorech (Bauer a Wächtler 2001). Jeden jediný jedinec *M. margaritifera* dokáže za den přefiltrovat až 50 litrů vody (Simon et al. 2010), *U. crassus* dokonce až 86 litrů (Filipová 2016).

Nemoci

Chorobám velkých sladkovodních mlžů byla zatím věnována jen velmi malá pozornost (Grizzle a Brunner 2009). Eukaryotické organismy, zvláště motolice, roztoči a ciliáti (*Conchophthirus spp.*) jsou obvyklými obyvateli plášťové dutiny skupiny Unionoidea a někteří z nich mohou potenciálně snižovat *fitness* svého hostitele. Některé potenciálně patogenní bakterie byly ze sladkovodních mlžů izolovány, ale jejich úloha na onemocněních mlžů nebyla

dosud stanovena. Důkazy o virovém onemocnění byly nalezeny pouze u jedinců velevruba goliášího (*Hyriopsis cumingii*) (Grizzle a Brunner 2009; Carella et al. 2016). Virus postihuje jedince starší jednoho roku a způsobuje hydropické změny epitelu a rozpad buněk. *Hyriopsis cumingii* Lea plague disease (HCPD) asociuje s adenavirovým agens nazývaným *Hyriopsis cumingii* Lea plague Virus (HcPV) (Zhang et al. 1986; Zhong et al. 2011). Carella et al. (2016) sepsali tabulku patogenů sladkovodních mlžů nejčastěji zmiňovaných v literatuře (Tabulka 1).

Regnum	Phylum	Class	Species	Bivalve hosts
Virus	<i>Arenavirus</i>		<i>Lea plague Virus (HcPV)</i>	<i>Hyriopsis cumingii</i>
Fungi	<i>Heterokonta</i>	Oomycota	<i>Oomycetes saprofitas</i>	<i>Unio</i> spp.
Protozoa	<i>Ciliophora</i>		<i>Conchophthirus</i> spp.	<i>Elliptio complanata</i> , <i>Anodonta marginata</i> , <i>Anodonta implicata</i> , <i>Pyganodon cataracta</i> , <i>Lampsilis radiata</i> , <i>Lampsilis cariosa</i> , <i>Alasmidonta undulata</i> , <i>Anodonta cygnea</i>
			<i>Heterocinetopsis unionidarum</i>	<i>Pyganodon (=Anodonta) grandis</i> , <i>Lasmigona complanata</i>
			<i>Trichodina unionis</i>	<i>Anodonta cygnea</i> , <i>Unio</i> spp.
Metazoa	<i>Platelmintes</i>	Trematodes Digenea	<i>Aspidogaster conchicola</i> <i>Cotylaspis insignis</i> <i>Cotylogaster occidentalis</i> <i>Lophotaspis interiora</i>	<i>Indonaia caerulea</i> , <i>Corbicula striatella</i> , <i>Lamellidens corrianus</i>
			<i>Bucephalus polymorphus</i>	<i>Unio pictorum</i> , <i>Dreissena</i> spp.
			<i>Rhipidocotyle</i> spp.	<i>Unio pictorum</i> , <i>A. anatina</i>
			<i>Polylekithum</i> spp.	<i>A. plicata</i>
	<i>Artropoda</i>	Nematoda	<i>Hysterothylacium</i> sp.	<i>Diplodon suavidicus</i>
		Copepods	<i>Paraergasilus nylovi</i>	<i>Anodonta piscinalis</i>
			Mites	<i>Unionicola</i> spp. <i>Najadicola</i> spp.

Tab. 1. Nejčastěji v literatuře zmiňované patogeny sladkovodních mlžů (Carella et al. 2016).

Pauley (1968) zkoumal mrtvé perlorodky (*M. margaritifera*), které vykazovaly histologické změny v tkáni nohy. Perlorodky měly původní tkáň pokrytou polypoidními výrůstky, vředy, nodulárními ránami, vodnatými cystami a kalózními jizvami (Grizzle a Brunner 2009; Carella et al. 2016). Díky nim se pravděpodobně nebyly schopny zahrabávat, a tak hynuly na povrchu dna (Pauley 1968). Podobné symptomy měly i *Veneropsis stamiea* (Sparks a Chew 1966) způsobené larválními stadii tasemnic rodu *Echinobothrium*. Podobnost s výše zmíněným příkladem je ale nepravděpodobná, jelikož *Veneropsis* je mořský mlž.

Bohužel, tuto problematiku zatím nikdo neřešil a výzkum je nejspíš také v začátcích. Každoročně se s patogeny během chovu *Margaritifera margaritifera* potýkají i české chovy. Vše se řeší metodou pokus-omyl a častou výměnou vody a potravy. (Bohumil Dort, pers. comm.)

Směry budoucího výzkumu

Momentální výzkum, ochrana a reintrodukce *Margaritifera margaritifera* v Evropě dospěly do momentu, kdy víceméně víme, jaké podmínky adultním jedincům vyhovují pro přežívání a rozmnožování. Bohužel ale zatím nejsme schopni určit, jaké mikrohabitaty jsou příhodné pro juvenilní stadia, ať už pro odchované jedince námi introdukované zpět do řek nebo pro ty, kteří po odpadnutí z invadovaných ryb přecházejí do hyporeálu řek, který nemá jimi požadované vlastnosti. Proto je třeba se v současnosti zaměřit na studium různých faktorů působících na juvenilní stadia Unionoidea, potažmo *M. margaritifera*, v hyporeálu řek z různých úhlů pohledu.

Pokračováním této rešerše bude moje diplomová práce, zaměřená na vliv oxalátové (vápenatá sůl oxalátu se vzorcem CaC_2O_4) a citrátové (vápenatá sůl kyseliny citronové se vzorcem $\text{Ca}_3(\text{C}_6\text{H}_5\text{O}_7)_2$) formy vápníku v různých typech detritu, jakožto potravy pro *M. margaritifera*. Jelikož se zdá, že vlivem změn v hospodaření v krajině a snad i vlivem současných klimatických změn, se vegetační poměry, a tudíž i poměry těchto forem vápníku v podélném profilu perlorodkových toků v posledních desetiletích mohly výrazně proměnit, je nasnadě zjistit, zda případné problémy s přežíváním juvenilních stadií perlorodky netkví v úbytku či nedostatku vhodné potravy s dostatečným přísunem „správné“ citrátové formy vápníku. Je zde totiž předpoklad, že stejně jako u příbuzných plžů a dalších skupin živočichů, i mlži nedokáží přijímat oxalátovou formu vápníku, ale vyžadují pro ně dobře stravitelnou citrátovou formu vápníku, po které mohou dobře přirůstat a tvořit schránky.

Výzkum budu provádět ve spolupráci s Výzkumným ústavem vodohospodářským a Geologickým ústavem akademie věd. Získaná data by měla být posléze použitelná pro posouzení kvality detritu (potravy) pro perlorodku říční, popř. celou skupinu Unionoidea z hlediska obsahu různých typů vápníku na jednotlivých lokalitách jejich výskytu.

Závěr

V této práci je shrnut rozsah momentálních znalostí o různých faktorech ovlivňujících život, úspěšné rozmnožování a přežívání všech životních stadií mlžů skupiny Unionoidea. Tyto znalosti jsou založeny z velké části na odborných pracích z posledních třiceti let, během kterých se podařilo shromáždit relativně velké množství informací o jejich biologii. Bohužel však stále nevíme dost o jejich ekologii a požadavcích na jejich životní prostředí a vůbec největší mezery máme ve studiu juvenilních stadií, která jsou v hyporeálu prakticky nenalezitelná a je velice těžké je studovat. Proto je před námi ještě dlouhá cesta ve studiu velkých mlžů, neboť je potřeba včas předejít globálnímu vymizení těchto unikátních druhů kvůli činnosti člověka. V nejbližších letech bych se proto rád věnoval jejich dalšímu výzkumu, se zaměřením na studium příjmu různých forem vápníku. D

Seznam použité literatury

- Absolon K., Hruška J., 1999: Záchraný program Perlorodka říční (*Margaritifera margaritifera* Linnaeus, 1758) v České republice. – AOPK ČR, Praha, 27 pp.
- Altmann M., 2013: Hodnocení kvality vody a fyzického habitatu vodního toku ve vazbě na společenstva makrozoobentosu. – Bakalářská práce, Univerzita Karlova, Přírodovědecká fakulta. 59pp.
- Amyot J. P., Downing J. A., 1997: Seasonal variation in vertical and horizontal movement of the freshwater bivalve *Elliptio complanata* (Mollusca: *Unionidae*). – *Freshwater biology*, 37: 345–354.
- AOPK ČR, 2007: *biomonitoring.cz* [online]. [cit. 24.4.2019] Dostupné z: <http://www.biomonitoring.cz/druhy.php?druhID=4>
- AOPK ČR, 2013a: Záchraný program perlorodky říční v České republice. – Ms., AOPK ČR, Praha, 77 pp.
- Araujo R., Ramos M. A., 2001: Action plans for *Margaritifera auricularia* and *Margaritifera margaritifera* in Europe. – *Nature and environment*, 117: 29–66.
- Bauer, G., Schrimpf, E., Thomas, W., Herrmann, R., 1980: Zusammenhänge zwischen dem Bestandsrückgang der Flußperlmuschel im Fichtelgebirge und der Gewässerbelastung. – *Archiv für hydrobiologie*, 88(505): 13.
- Bauer, G., 1986: The status of the freshwater pearl mussel (*Margaritifera margaritifera* L.) in the south of its European range – *Biological conservation*, 38: 1–9.
- Bauer G., Wächtler K., 2001: Ecology and evolution of the freshwater mussels Unionoida. – Springer Verlag, Berlin Heidelberg, 395 pp.
- Block J. E., Gerald G. W., Levine T. D., 2013a: Temperature effects on burrowing behaviors and performance in a freshwater mussel. – *Journal of freshwater ecology*, 28(3): 375–384.
- Bogan A. E., 1993: Fresh-Water Bivalve Extinctions (Mollusca, Unionoida) - a Search for Causes. – *American zoologist*, 33(6): 599–609.
- Bogan A. E., 2007: Global diversity of freshwater mussels (Mollusca, Bivalvia) in freshwater. -*Hydrobiologia*, 595(1): 139–147.
- Box J. B., Mossa J., 1999: Sediment, Land Use, and Freshwater Mussels: Prospects and Problems. – *Journal of the north american benthological society*, 18(1): 99–117.
- Bringolf R. B., Cope W. G., Barnhart M. C., Mosher S., Lazaro P. R., Shea D., 2007: Acute and chronic toxicity of pesticide formulations (atrazine, chlorpyrifos, and permethrin) to glochidia and juveniles of *Lampsilis siliquoidea*. – *Environmental toxicology and chemistry*, 26(10): 2101-2107.
- Bringolf R. B., Robert B., Heltsley R. M., Newton T. J., Eads Ch. B., Fraley S. J., Shea D., Cope W. G., 2010: Environmental occurrence and reproductive effects of the pharmaceutical fluoxetine in native freshwater mussels. – *Environmental toxicology and chemistry*, 29(6):1311-1318
- Brunke M., Gonser T., 1997: The ecological significance of exchange processes between rivers and groundwater. – *Freshwater biology*, 37(1): 1–33.
- Carella F., Villari G., Maio N., De Vico G., 2016: Disease and disorders of freshwater Unionid mussels: a brief overview of recent studies. – *Frontiers*, 7: 489.
- Chen LY., Heath A. G., Neves R. J., 2001: Comparison of oxygen consumption in freshwater mussels (*Unionidae*) from different habitats during declining dissolved oxygen concentration. – *Hydrobiologia*, 450(1/3): 209–214.
- Chmist J., 2018: Effects of nonsteroidal anti-inflammatory drugs in freshwater bivalve behavioural reaction. – First Freshwater Mollusk International Society Meeting in Europe, Bringing the gap between freshwater mollusk research and conservation in the Old and New World. In: Riccardi N., Urbanska M., Lopes-Lima M., Crovato P., Book of abstracts, Verbania, Italy, September 16–20 2018.
- Chvojková E., Volf O., 2008: Splouvání Teplé Vltavy – hodnocení vlivů na vybrané zvláště chráněné živočichy. –

Správa NP a CHKO Šumava.

Connors D. E., Black M. C., 2004: Evaluation of Lethality and Genotoxicity in the Freshwater Mussel *Utterbackia imbecillis* (Bivalvia: *Unionidae*) Exposed Singly and in Combination to Chemicals Used in Lawn Care. – Archives of environmental contamination and toxicology, 46(3):362-371.

Černá M., Simon O., Bílý M., Douda K., Dort B., Galová M., Jandáková M., 2017: Within-river variation in growth and survival of juvenile freshwater pearl mussels assessed by in situ exposure methods. – Hydrobiologia, 810(1): 393–414.

De Nie H. W., 1982: A note on the significance of larger bivalve molluscs (*Anodonta* spp. and *Dreissena* sp.) in the food of the eel (*Anguilla anguilla*) in Tjeukemeer. – Hydrobiologia, 95(1): 307–310.

De Solla S. R., Gilroy È. A. M., Klinck J. S., King L. E., Mcinnis R., Struger J., Backus S. M., Gillis P. L., 2016: Bioaccumulation of pharmaceuticals and personal care products in the unionid mussel *Lasmigona costata* in a river receiving wastewater effluent. – Chemosphere, 146: 486–496.

Degerman E., Alexanderson S., Bergengren J., Henrikson L., Johansson B-E., Larsen B. M., Söderberg H., 2009: Restoration of freshwater pearl mussel streams. – WWF Sweden, Solna, 62 pp.

Dimock R. V., Wright A. H., 1993: Sensitivity of juvenile freshwater mussels to hypoxic, thermal and acid stress. – Journal of the Elisha Mitchell scientific society, 109(4): 183–192 .

Doran W. J., Gregory C. W., Rada R. G., Sandheinrich M. B., 2001: Acetylcholinesterase Inhibition in the Threeridge Mussel (*Amblema plicata*) by Chlorpyrifos: Implications for Biomonitoring. – Ecotoxicology and environmental Safety, 49(1): 91–98.

Douda K., 2007: The Occurrence and Growth of *Unio crassus* (Mollusca: Bivalvia: *Unionidae*) in Luznice River Basin in Respect to Water Quality. – Environmentalica, 21: 57–63.

Douda K., Beran L., 2009: Ochrana velevrubu tupého v České republice. – Ochrana přírody, 2:16-19.

Douda K., 2010: Effects of nitrate nitrogen pollution on Central European unionid bivalves revealed by distributional data and acute toxicity testing. – Aquatic conservation: marine and freshwater ecosystems, 20(2): 189–197.

Douda K., Vrtílek M., Slavík O., Reichard M., 2012: The role of host specificity in explaining the invasion success of the freshwater mussel *Anodonta woodiana* in Europe. – Biological invasions, 14: 127–137.

Douda K., Kalous L., Horký P., Slavík O., Velíšek J., Kolářová J., 2016: Metodika eliminace a prevence šíření invazního druhu škeblice asijská (*Sinanodonta woodiana*) ve vodních ekosystémech a akvakulturních zařízeních ČR, ČZU, Praha, 49 pp.

Dunne T., Leopold L. B., 1978: Water In Environmental Planning. – Freeman, New York, 818 pp.

Dyk V., 1992: Profilové ohrožovatelé lokalit perlorodky říční. – Erica, 1: 21–38.

Moorkens E. A., 2000: Conservation Management of the Freshwater Pearl Mussel *Margaritifera margaritifera*. Part 2: Water Quality Requirements. – Irish wildlife manuals, No. 9.

Englund D., Brunberg A., Jacks G., 2008: A case study of a freshwater pearl mussel (*Margaritifera margaritifera*) population in central Sweden. – Geografiska annaler, series a, physical geography, 90: 251–258.

Farris J. L., Van Hassel J. H., 2006: Freshwater Bivalve Ecotoxicology. – Boca raton, CRC Press.

Filipová L., 2016: Mlži, plži a hlavonožci v povodí řeky Odry. – Kapka - zpravodaj státního podniku Odry, 1/2016: 22–23.

Franken R. J. M., Storey R. G. A., Williams D. D., 2001: Biological, chemical and physical characteristics of downwelling and upwelling zones in the hyporheic zone of a north-temperate stream. – Hydrobiologia, 444: 183–195.

Galová M., 2017: Hodnocení habitatů a bioindikačních vlastností perlorodky říční ve Vltavském luhu s využitím

juvenilních jedinců. – Diplomová práce, Univerzita Palackého v Olomouci, Přírodovědecká fakulta, Katedra Ekologie a životního prostředí 40 pp.

Geist J., 2005: Conservation genetics and ecology of European freshwater pearl mussels (*Margaritifera margaritifera* L.). Disertační práce, Department für Ökosystem- und Landschaftsmanagement, Technischen Universität München, 121 pp.

Geist J. 2010: Strategies for the conservation of endangered freshwater pearl mussels (*Margaritifera margaritifera* L.): a synthesis of Conservation Genetics and Ecology. – *Hydrobiologia*, 644(1): 69–88.

Geist J., Porkka M., Kuehn R., 2006: The status of host fish populations and fish species richness in European freshwater pearl mussel (*Margaritifera margaritifera*) streams. – *Aquatic conservation: marine and freshwater ecosystems*, 16: 251–266.

Geist J., Auerswald K., 2007: Physicochemical stream bed characteristics and recruitment of the freshwater pearl mussel (*Margaritifera margaritifera*). – *Freshwater biology*, 52(12): 2299–2316.

Rédei G. P., 2008: LC50. In: *Encyclopedia of Genetics, Genomics, Proteomics and Informatics*. – Dordrecht, Springer Netherlands, pp. 1087–1087.

Gilroy È. A. M., Gillis P. L., King L. E., Bendo N. A., Salerno J., Giacomini M., De Solla S. R., 2017: The effects of pharmaceuticals on a unionid mussel (*Lampsilis siliquoidea*): An examination of acute and chronic endpoints of toxicity across life stages. – *Environmental toxicology and chemistry*, 36(6): 1572–1583.

Gilroy È. A. M., Klinck J. S., Campbell S. D., Mcinnis R., Gillis P. L. A., De Solla S. R., 2014: Toxicity and bioconcentration of the pharmaceuticals moxifloxacin, rosuvastatin, and drospirenone to the unionid mussel *Lampsilis siliquoidea*. – *Science of the total environment*, 487: 537–544.

Grizzle J. M., Brunner C. J., 2009: Infectious Diseases of Freshwater Mussels and Other Freshwater Bivalve Mollusks. – *Reviews in fisheries science*, 17(4): 425–467.

Haag W. R., 2012: North American freshwater mussels: natural history, ecology, and conservation. – Cambridge University Press, 505 pp.

Hanák R., 2007: Sledování výskytu ohrožených a chráněných druhů ryb v povodí horní Blanice. – Diplomová práce, Jihočeská univerzita v Českých Budějovicích, Zemědělská fakulta, Katedra rybářství a myslivosti. 58 pp.

Hastie L. C., Boon P. J., Young M. R., 2000a: Physical microhabitat requirements of freshwater pearl mussels, *Margaritifera margaritifera* (L.). – *Hydrobiologia*, 429: 59–71.

Hastie L. C., Boon P. J., Young M. R., Way S., 2001: The effects of a major flood on an endangered freshwater mussel population. – *Biological conservation*, 98: 107–115.

Hayashi M., Rosenberry D. O., 2002: Effects of Ground Water Exchange on the Hydrology and Ecology of Surface Water. – *Ground water*, 40(3): 309–316.

Hazelton P. D., Cope W. G., Mosher S., Pandolfo T. J., Belden J. B., Barnhart M. Ch., Bringolf R. B., 2013: Fluoxetine alters adult freshwater mussel behavior and larval metamorphosis. – *Science of the total environment*, 445–446: 94–100.

Hendelberg J., 1961: The freshwater pearl mussel, *Margaritifera margaritifera* (L.). – Report of the institute of freshwater research, Drottingholm, 41, 149–171.

Hemming, J. M., Waller W. T., 2004: Diazinon and Chlorpyrifos toxicity to the freshwater Asiatic Clam, *Corbicula fluminea* Müller, and the Estuarine hooked mussel, *Ischadium recurvum* Rafinesque. – *Florida scientist*, 67(1): 1–8.

Hinch S. G., Kelly L. J., Green R. H., 1989: Morphological variation of *Elliptio complanata* (Bivalvia: Unionidae) in differing sediments of soft-water lakes exposed to acidic deposition. – *Canadian journal of zoology*, 67(8): 1895–1899.

- Hladík M., Hála R., Kubečka J., Muška M., Tušer M., Slavík O., Douda K., Horký P., Dort B., Simon O., Kladivová V., 2015: Monitoring populací ryb ve Vltavě, kvantifikace migrace ryb z přehrad Lipno do toku Vltavy. – Ms., Průběžná zpráva z projektu – Soužití člověka a perlorodky ve Vltavském luhu, OPŽP – MŽP ČR, Praha, 60 pp.
- Horsák M., Juříčková L., Pícka J., 2013: Měkkýši České a Slovenské republiky. Molluscs of the Czech and Slovak Republics. – Zlín, Kabourek 264 pp..
- Howard J. K., Cuffey K. M., 2003: Freshwater mussels in a California North Coast Range river: occurrence, distribution, and controls. – Journal of the north american benthological society, 22(1): 63–77.
- Howard P. H., Muir D. C. G., 2011: Identifying New Persistent and Bioaccumulative Organics Among Chemicals in Commerce II: Pharmaceuticals. – Environmental science & technology, 45(16): 6938–6946.
- Hruška J., 1992a: The freshwater pearl mussel in South Bohemia: Evaluation of the effect of temperature on reproduction, growth and age structure of the population. – Archiv für hydrobiologie, 126: 181–191.
- Hruška J., 1995: Problematik der Rettung ausgewählter oligotropher Gewässersysteme und deren natürlicher Lebensgemeinschaften in der Tschechischen Republik. – Arbeitstagung schutz und erhaltung der Flussperlmuschelbestände, Landshut, Deutschland: 98–123.
- Hruška J., 1998: Záchrana genofondu oligotrofních vod v ČR metodou aktivní ochrany biotopu a populace perlorodky říční a Realizace projektu komplexní péče o NNP Blanice - hydrologický rok 1997–1998. – Výsledná zpráva programu *Margaritifera* za období 11/1997–10/1998.
- Huber V., Geist J., 2017: Glochidial development of the freshwater swan mussel (*Anodonta cygnea*, Linnaeus 1758) on native and invasive fish species - Biological conservation. 209, 230–238.
- Huey R. B., Stevenson R. D., 1979: Integrating Thermal Physiology and Ecology of Ectotherms: A Discussion of Approaches. – American zoologist, 19: 357–366.
- Johnson P. D., Brown K. M., 2000: The importance of microhabitat factors and habitat stability to the threatened Louisiana pearl shell, *Margaritifera hembeli* (Conrad). – Canadian journal of zoology, 78(2): 271–277.
- Lafrenière M., Lamoureux S., 2008: Seasonal dynamics of dissolved nitrogen exports from two High Arctic watersheds, Melville Island, Canada. – Hydrology research, 39(4): 323–335.
- Lellák J., Kubíček F., 1992: Hydrobiologie. – Praha, Karolinum, 256pp.
- Lhotský J., 1987: Degradace lesních půd a jejich meliorace. – Praha, SZN.
- Libois R., Hallet C., 1987: The Unionid mussels (Mollusca, Bivalvia) of the Belgian upper river Meuse: an assessment of the impact of hydraulic works on the river water self-purification. – Biological conservation, 42: 115–132.
- Lishman L., Smyth S. A., Sarafin K., Kleywegt S., Toito J., Peart T., Lee B., Servos M., Beland M., Seto P., 2006: Occurrence and reductions of pharmaceuticals and personal care products and estrogens by municipal wastewater treatment plants in Ontario, Canada. – Science of the total environment, 367(2–3): 544–558.
- Lundstedt L., Wennberg M., 1995: Flodpärlmusslan i Norrbotten. – Länsstyrelsen i Norrbotten/ Miljöenheten, 1: 48 pp.
- Lurman G. J., Walter J., Hoppeler H. H., 2014: The effect of seasonal temperature variation on behaviour and metabolism in the freshwater mussel (*Unio tumidus*). – Journal of thermal biology, 43: 13–23.
- Milam C. D., Farris J. L., Dwyer F. J., Hardesty D. K., 2005: Acute toxicity of six freshwater mussel species (glochidia) to six chemicals: implications for daphnids and *Utterbackia imbecillis* as surrogates for protection of freshwater mussels (*Unionidae*). – Archives of environmental contamination and toxicology, 48(2): 166–173.
- Molloy D. P., Karatayev A. Y., Burlakova L. E., Kurandina D. P., Laruelle F., 1997: Natural enemies of zebra mussels: Predators, parasites, and ecological competitors. – Reviews in Fisheries Science, 5(1): 27–97.
- Moore A. P., Bringolf R. B., 2018: Effects of nitrate on freshwater mussel glochidia attachment and

- metamorphosis success to the juvenile stage. – *Environmental pollution*, 242: 807–813.
- Moorkens E. A., Killeen I. J., Ross E. 2007: *Margaritifera margaritifera* (the freshwater pearl mussel) conservation assessment. – Backing document, Report to the National Parks and Wildlife Service, Dublin, 42 pp.
- Nobles T., Zhang Y., 2015: Survival, growth and condition of freshwater mussels: effects of municipal wastewater effluent. – *Public library of science*, 10(6).
- Økland J., Økland K. A., 1986: The effects of acid deposition on benthic animals in lakes and streams. – *Experientia*, 42(5): 471–486.
- Parisi V., Gandolfi G., Paris V., 1974: Further Aspects of the Predation by Rats on Various Mollusc Species. – *Italian journal of zoology*, 41(2): 87–106.
- Pauley G. B., 1968: A disease of the freshwater mussel, *Margaritifera margaritifera*. – *Journal of invertebrate pathology*, 12(3): 321–328.
- Polhill J. B. V., Dimock R. V., 1996: Effects of temperature and pO₂ on the heart rate of juvenile and adult freshwater mussels (Bivalvia: *Unionidae*). – *Comparative biochemistry and physiology - a physiology*, 114(2): 135–141.
- Power G., Brown R. S., Imhof J. G., 1999: Groundwater and fish—insights from northern North America. – *Hydrological processes*, 13(3): 401–422.
- Scheder Ch., Lerchegger B., Flödl P., Csar D., Gumpinger C., Hauer Ch., 2015: River bed stability versus clogged interstitial: Depth-dependent accumulation of substances in freshwater pearl mussel (*Margaritifera margaritifera* L.) habitats in Austrian streams as a function of hydromorphological parameters. – *Limnologia*, 50: 29–39.
- Schlesinger W. H., 1991: Biogeochemistry. – San Diego, Academic Press, 688 pp.
- Simon O., Douda K., Kubíková L. a kol., 2010: Perlorodka říční a naši další velcí mlži. – VÚV TGM, Praha, 3 pp.
- Simon O., Tichá K., Rambousková K., Bílý M., Černá M., Dort B., Horáčková J., Hruška J., Kladivová V., Švanyga J., Vydrová A., 2018: Metodika podpory perlorodky říční (*Margaritifera margaritifera*). – VÚV TGM, Praha, 283 pp.
- Skinner A., Young M., Hastie L., 2003: Ecology of the Freshwater Pearl Mussel. – *Conserving Natura 2000 Rivers Ecology Series No. 2*, English Nature, Peterborough, 18 pp.
- Söderberg H., Norrgrann O., Törnblom J., Andersson K., Henrikson L., Degerman E., 2008: Vilka faktorer ger svaga bestånd av flodpärlmussla? En studie av 111 vattendrag i Västernorrland. – Länsstyrelsen i Västernorrland - Kultur- och Naturavdelningen.
- Sousa R., Amorin A., Froufe E., Varandas S., Teixeira A., Lopes-Lima M., 2015: Conservation status of the freshwater pearl mussel *Margaritifera margaritifera* in Portugal. – *Limnologia*, 50: 4–10.
- Sousa R., Ferreira A., Carvalho F., Lopes-Lima M., Varandas S., Teixeira A., 2018: Die-offs of the endangered pearl mussel *Margaritifera margaritifera* during an extreme drought. – *Aquatic conservation-marine and freshwater ecosystems*, 28(5): 1244–1248.
- Sousa R., Nogueira J. G., Ferreira A., Carvalho F., Lopes-Lima M., Varandas S., Teixeir A., 2019: A tale of shells and claws: The signal crayfish as a threat to the pearl mussel *Margaritifera margaritifera* in Europe. – *The Science of the total environment*, 665: 329–337.
- Skinner A., Young M., Hastie L., 2003: Ecology of the freshwater pearl mussel. – *Conserving Natura 2000 Rivers - Ecology series 2*, English Nature, Peterborough, 16 pp.
- Sparks A. K., Chew K. K., 1966: Gross infestation of the littleneck clam, *Venerupis staminea*, with a larval cestode (*Echeneibothrium* sp.). – *Journal of invertebrate pathology*, 8(3): 413–416.
- Sparks B. L., Strayer D. L., 1998: Effects of Low Dissolved Oxygen on Juvenile *Elliptio complanata* (Bivalvia: *Unionidae*). – *Journal of the North American benthological society*, 17(1): 129–134.

- Strayer D. L., May S. E., Nielsen P., Wollheim W., Hausam S., 1997: Oxygen, organic matter, and sediment granulometry as controls on hyporheic animal communities. – *Archiv für hydrobiologie*, 140: 131–144.
- Taeubert J-E., Geist J., 2013: Critical swimming speed of brown trout (*Salmo trutta*) infested with freshwater pearl mussel (*Margaritifera margaritifera*) glochidia and implications for artificial breeding of an endangered mussel species. – *Parasitology research*, 112(4): 1607–1613.
- Thorp J. H., Covich A. P., 2009: Ecology and classification of North American freshwater invertebrates. – Academic Press. , San Diego, 1021pp.
- Torres S., Cao L., Gutiérrez D. E. G., De Lucía M., Brea F., Darrigran G., 2018: Distribution of the Unionida (Bivalvia, Paleoheterodonta) from Argentina and its conservation in the Southern Neotropical Region. - *Plos one*, 13(9), e0203616.
- Ulvholt M., 2005: Bottensedimentets betydelse för flodpärlmusslans föryngring – en metodikutveckling. – Examensarbete, Högskolan i Kristianstad, 33 pp.
- Valett H. M., 1993: Surface-hyporheic interactions in a Sonoran Desert stream: hydrologic exchange and diel periodicity. – *Hydrobiologia*, 259(3): 133–144.
- Vannote R. L., Minshall G. W., 1982: Fluvial processes and local lithology controlling abundance, structure, and composition of mussel beds. – *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 79(13): 4103–4107.
- Vaughn C. C., 2010: Biodiversity Losses and Ecosystem Function in Freshwaters: Emerging Conclusions and Research Directions. – *BioScience*, 60(1): 25–35.
- Verma V., Qiming J. Y., Connell D. W., 2014: Evaluation of effects of long term exposure on lethal toxicity with mammals. – *Environmental pollution*, 185: 234–239.
- VÚV TGM, v. v. i., 2018: Výroční zpráva 2017, Praha.
- Vrba V., Huleš L., 2007: Humus - půda - rostlina (15) Minerální hnojiva. *Biom.cz* [online]. [cit. 2019-04-28] Dostupné z: <https://biom.cz/cz/odborne-clanky/humus-puda-rostlina-15-mineralni-hnojiva>.
- Wang W., Song J., Zhang G., Liu Q., Guo W., Tang B., Cheng D., Zhang Y., 2018: The influence of hyporheic upwelling fluxes on inorganic nitrogen concentrations in the pore water of the Weihe River. – *Ecological engineering*, 112: 105–115.
- World Health Organization, 2004: The World Medicines Situation. *apps.who.int* [online]. [cit. 2019-04-28] Dostupné z: <http://apps.who.int/medicinedocs/en/d/Js6160e/>
- Yeager M. M., Cherry D. S., Neves R. J., 1994: Feeding and Burrowing Behaviors of Juvenile Rainbow Mussels, *Villosa iris* (Bivalvia: Unionidae). – *Journal of the north american benthological society*, 13(2): 217–222.
- Zarnetske J. P., Haggerty R., Wondzell S. M., Bokil V. A., González-Pinzón R., 2012: Coupled transport and reaction kinetics control the nitrate source-sink function of hyporheic zones. – *Water Resources Research*, 48(11).
- Zhang Z., Din S., Xu Y., Wang J., 1986: Studies on the mussel *Hyriopsis cumingii* plague. A new viral infectious disease. – *Acta microbiologica sinica*, 26: 308–312.
- Zhong L., Xiao T. Y., Huang J., Dai L. Y., Liu X. Y., 2011: Histopathological examination of bivalve mussel *Hyriopsis cumingii* Lea artificially infected by virus. – *Acta hydrobiologica*, 35: 666–671.
- Zieritz A., Bogan A. E., Froufe E., Klishko O., Kondo T., Kovitvadhi U., Kovitvadhi S., Lee J. H., Lopes-Lima M., Pfeiffer J. M., Sousa R., Do T. V., Vikhrev I., Zanatta D. T., 2018: Diversity, biogeography and conservation of freshwater mussels (Bivalvia: Unionida) in East and Southeast Asia - *Hydrobiologia*, 810(1), 29–44.