

Přírodovědecká fakulta Univerzity Karlovy v Praze

Katedra botaniky



Bakalářská práce

Prostorová a sezónní dynamika fytobentosu

Spatial and seasonal dynamics of phytobenthos

Pavel Svoboda

Školitel
Mgr. Jan Šťastný

Praha 2009

7
12/2009
1113341

Obsah

Souhrn	1
Abstract	1
I. Úvod.....	2
II. Teoretická část.....	2
1. Obecná charakteristika bentosu.....	2
2. Role bentických řas ve vodních ekosystémech.....	3
3. Mořské ekosystémy.....	4
1. Prostorová heterogenita.....	4
2. Sezonní dynamika	6
4. Sladkovodní ekosystémy.....	6
1. Bentická společenstva toků.....	6
1.1. Hydrologický režim - proud.....	7
1.2. Světlo.....	8
1.3. Typ substrátu	10
1.4. Chemické vlastnosti vody	10
1.5. Herbivorie.....	11
1.6. Kompetitivní interakce.....	12
2. Bentická společenstva stojatých vod.....	12
1. Faktory ovlivňující prostorovou variabilitu	13
1.1. Turbulence (vlny).....	13
1.2. Světlo.....	14
1.3. Typ substrátu	15
1.4. Fyzikálně-chemické parametry prostředí.....	16
2. Sezonní dynamika	18
III. Praktická část.....	20
1. Úvod.....	20
2. Metodika.....	20
3. Výsledky a diskuse.....	21
3.1. PR Borkovická Blata.....	21
3.2. NPP Swamp.....	22
4. Závěr.....	23
Seznam použité literatury:.....	24

Souhrn

Tato bakalářská práce se zabývá faktory, které ovlivňují prostorovou heterogenitu a sezonní dynamiku bentických společenstev řas v různých typech vodních ekosystémů.

Teoretická část je rozdělena do dvou kapitol – na mořské a na sladkovodní ekosystémy, s hlavním zřetelem na společenstva sladkých stojatých vod. Kromě základních faktorů, jako jsou teplota, světelné podmínky, typ substrátu a mezidruhové interakce, jsou řasová společenstva v jednotlivých typech ekosystémů ovlivňována i dalšími činiteli. V mořských ekosystémech je to především doba obnažení během odlivu a délka dne. Ve sladkovodních ekosystémech jsou důležité hlavně chemické vlastnosti a pohyb vody (vlny v jezerech a rychlost proudění v tocích).

Praktická část je věnována vlastní práci, kterou byl výzkum sezonní variability (jarní – letní sezona 2008) bentických společenstev krásivek (Desmiales) v NPP Swamp a PR Borkovická blata. Výsledky nemetrického mnohorozměrného škálování (NMDS) ukázaly, že změna struktury společenstev byla patrná na několika stanovištích. Možné příčiny těchto změn jsou v textu krátce diskutovány.

Klíčová slova: perifyton, prostorová heterogenita, sezonní dynamika, krásivky

Abstract

This work deals with factors affecting spatial heterogeneity and seasonal dynamics of benthic algae assemblages in various types of aquatic ecosystems.

The theoretical part consists of two chapters – marine and freshwater ecosystems with the emphasis on freshwater lentic habitats. In addition to fundamental factors as temperature, light conditions, type of substrate and interspecific interaction, algal assemblages are also affected by other factors in individual types of ecosystems. It is especially concerning emersion period during low tide and daylight hours in marine ecosystems; whereas chemical parameters and water movement (waves in lakes and current velocity in rivers) possess the crucial role in freshwater ecosystems.

The part of applied study is focused on my own research of seasonal variability (spring – summer 2008) of benthic desmids assemblages in the Nature Preserves Swamp and Borkovická blata. Results of non-metric multidimensional scaling (NMDS) showed that changes in composition of algal assemblages were evident at several localities. Possible reasons of these changes are briefly discussed in the text.

Key words: periphyton, spatial heterogeneity, seasonal dynamics, desmids

I. ÚVOD

Moje bakalářská práce souvisí s budoucí zamýšlenou diplomovou prací, která by se měla týkat prostorové heterogenity a sezonní dynamiky krásivek (Desmidiáles) v malém měřítku v bentosu rašelinišť. Pro pochopení této problematiky bylo nezbytné se seznámit s dosavadními znalostmi týkajícími se tohoto tématu (především ve sladkovodních ekosystémech).

Data o variabilitě společenstev řas ve sladkovodních ekosystémech jsou méně četná než data týkající se mořských ekosystémů. Dosavadní studie byly prováděny především na jiných skupinách řas než na krásivkách a jsou zaměřeny především na tekoucí vody a na procesy ovlivňující variabilitu ve velkých měřítkách. Sezonní dynamika sladkovodních společenstev je relativně málo studovaným tématem, proto bylo obtížné najít více článků týkajících se této problematiky.

Dosavadní znalosti o dané problematice jsou shrnuty v literární rešerši v Kapitole II. Vlastní pozorování sezonní variability krásivek v NPP Swamp a PR Borkovická blata uvádím v praktické části práce (Kapitola III).

Rád bych poděkoval celému algologickému pracovišti na Katedře botaniky PřF UK v Praze za vytvoření příjemného prostředí k práci. Především pak svému školiteli Mgr. Janu Šťastnému za cenné rady a připomínky při psaní práce a za pomoc při určování druhů krásivek. Dále bych chtěl vyjádřit své díky Mgr. Kateřině Černé za pomoc se statistickým zpracováním dat a za všestrannou podporu a ochotu kdykoli pomoci.

II. TEORETICKÁ ČÁST

1. Obecná charakteristika bentosu

Termínem bentos je popisováno společenstvo vodních organismů obývajících oblast bentálu (oblast dna) nebo asociovaných se substrátem (ŘÍHOVÁ-AMBROŽOVÁ, 2007). WETZEL (1983) používá termín bentos pro organismy spojené s jakýmkoliv rozhraním pevného a tekutého substrátu ve vodním prostředí. Termín proto zahrnuje většinu organismů asociovaných se substrátem ve vodním prostředí: ryby, makroskopické bezobratlé organismy a meiofaunu (bezobratlí živočichové velikosti ca 30 – 500 μm), houby, bakterie a hyporheické (tj. žijící pod povrchem substrátu) organismy.

Fytobentos je označení pro fototrofní bentické organismy – sinice a řasy. Termínem perifyton je označováno společenstvo nárostových organismů tvořené zejména sinicemi a řasami (ŘÍHOVÁ-AMBROŽOVÁ, 2007).

Životní prostředí bentických organismů ovlivňuje nejen různorodost vodního prostředí, v němž se vyskytují, ale také jejich velikost. Například makrořasy jsou v rozdílném prostředí oproti mikrořasám i na téže substrátu, protože zasahují dále do vodního sloupce a jsou jím tedy více ovlivněny. Nicméně jednotícím kritériem pro prostředí je typ substrátu. BURKHOLDER (1996) rozlišuje tyto skupiny řas z hlediska typu substrátu, s nímž jsou asociovány:

- a) epilitické - na tvrdém, relativně inertním substrátu, který je větší než většina řas (například kamení a štěrk)
- b) epipsamické - na písčitém podkladu
- c) epipelické - na anorganických nebo organických sedimentech, jejichž velikost je menší než většina jednobuněčných organismů
- d) epifytické - na vyšších rostlinách a větších řasách, které poskytují relativně stabilní substrát, který je větší než epifytická řasa
- e) metafyton - označení pro řasy ve fotické¹ vrstvě, které nejsou přímo připojeny k substrátu, ale ani volně rozptýlené ve vodním sloupci. Metafyton je často jen volně asociován se substrátem (WETZEL, 1983). Vyskytuje se v mnoha formách a má různý původ - například z epifytonu (GOLDSBOROUGH & ROBINSON, 1996).

Někteří autoři (např. METTING, 1981; STARKS et al., 1981) považují za součást bentosu také edafické (půdní) řasy, protože jsou asociovány se substrátem.

2. Role bentických řas ve vodních ekosystémech

Bentické řasy jsou důležitými primárními producenty toků (MINSHALL, 1978), jezer (WETZEL, 1964) a mokřadů (VAN DER VALK, 2006). Jsou považovány za hlavní zdroj energie pro vyšší trofické stupně v mnoha nezastíněných potocích v mírném pásmu a hrají důležitou roli při získávání energie pro mnohé bezobratlé v pramenech toků (MAYER & LIKENS, 1987). WETZEL (1964) zastává názor, že bentická společenstva řas jsou důležitým, a dokonce dominantním prvkem primární produkce v mělkých jezerech a nádržích. I přes fakt, že vyšší rostliny často tvoří hlavní biomasu primárních producentů na stanovišti, mokřadní společenstva bentických řas jsou hlavním potravním zdrojem pro některé bezobratlé živočichy, vzhledem k jejich rychlému životnímu cyklu (CAMPEAU et al., 1994).

Bentické řasy jsou také důležitým prvkem, který upravuje chemické prostředí ve vodních ekosystémech (LOCK et al., 1984). Transformují mnoho anorganických látek do organické

¹ Hloubka vodního sloupce, kam dopadá dostatek slunečního záření potřebného pro fotosyntézu (obvyklá hodnota pro hranici této vrstvy je 1 % povrchového světelného záření)

podoby. Například přeměna atmosférického dusíku na amoniak a aminokyseliny sinicemi a rozsivkami se symbiotickými sinicemi může umožnit relativně velkou primární produkci i v ekosystémech chudých na dostupný dusík (FAIRCHILD et al., 1985; DEYOE et al., 1992; PETERSON & GRIMM 1992). Pravidelné denní kolísání koncentrací dusičnanů je vysvětlováno aktivním příjmem živin řasami během dne (TRISKA et al., 1989). Příjem živin v mokřadech je často přisuzován makrofytům, ačkoli výzkumy ukazují, že makrofyta vlastně čerpají živiny ze sedimentů. Epifytické řasy obklopující makrofyta zachycují živiny a vracejí je do sedimentů tím, že klesnou na dno a stanou se součástí detritu (MOELLER et al. 1988, BURKHOLDER et al., 1990).

Bentické řasy hrají také významnou roli při stabilizaci substrátu v mnoha vodních biotopech. Například rozsivky, vláknité sinice a jiné vláknité druhy řas (např. *Vaucheria*) mohou přerůst písčité substrát a sedimenty, čímž dojde ke zpevnění substrátu a jeho menší erozi v proudech (STEVENSON, 1996). Mnoho řas, hlavně *Chara* a *Vaucheria*, mohou zadržovat sediment. Například *Chara* v písčitých říčkách na severu USA je schopna zadržet tolik písku, že tvoří až metrové pískové pahrbky (STEVENSON, 1996).

Bentické řasy jsou významným prostředím pro mnoho jiných vodních organismů. Například na jinak velmi homogenních, pouze pískem tvořených substrátech, mohou pahrbky tvořené parožnatkami rozšířit spektrum mikrobiotopů dostupných pro ostatní vodní organismy (STEVENSON, 1996). *Cladophora* a jiné vláknité řasy, které jsou oporou pro epifyty, také často tvoří důležité životní prostředí pro menší vodní bezobratlé živočichy (CHILTON et al., 1986; HOLOMUZKI & SHORT, 1988; POWER, 1990; DODDS & GUDDER, 1992).

3. Mořské ekosystémy

Diverzita bentických společenstev v mořských ekosystémech se významně liší v geografickém měřítku i v závislosti na fyzikálních podmínkách (LITTLE, 2000). Závislost heterogenity a prostorového uspořádání bentických společenstev (hlavně bezobratlých organismů a makroskopických druhů řas) v mořských ekosystémem je častým předmětem studia mnoha autorů (např. SABUROVA et al., 1995; ARCHAMBAULT & BOURGET, 1996; RINDI & BATTELLI, 2005).

1. Prostorová heterogenita

ARCHAMBAULT & BOURGET (1999) ve své studii pozorovali, že abundance *Fucus* spp. se průkazně mění v malém měřítku. Se vzrůstající hrubostí substrátu byl patrný nárůst četností jednotlivých druhů. Efekt může být způsoben tím, že útvary zvyšující heterogenitu substrátu

(mezery, prohlubně, apod.) poskytují ochranu organismům před vysycháním (GARRITY, 1984) a před disturbancemi – například před pohybem klád (DAYTON, 1971) a obrušování ledem (BERGERON & BOURGET, 1986). Charakter povrchu substrátu vysvětloval 42 % variability veškeré biomasy a 21 % variability biomasy *Fucus* spp. Přes 40 % variability v hustotě pokryvu bylo také vysvětleno charakterem povrchu substrátu, zatímco faktor heterogenity pobřeží vysvětloval pouze 7 % variability.

SABUROVA et al. (1995) popsali hlavní faktory ovlivňující prostorovou distribuci společenstev mikrofyto Bentosu na písčitém podkladu v různých měřítkách. V malém měřítku (2 m²) nejvíce ovlivňovaly prostorovou heterogenitu biotické faktory (mezidruhové interakce, například kompetice). Na středním měřítku (10 m²) byla distribuce nejvíce ovlivněna zrnitostí písku a souhrnnými abiotickými vlastnostmi sedimentu. Ve velkém měřítku (10 km²) hrála největší roli doba obnažení během odlivu.

Výsledky studie variability v četnostech makrořas na skalnatém pobřeží (BENEDETTI-CECCHI, 2001) ukazují, že většina variability se vyskytovala podél vertikálního gradientu pobřeží. Vertikální variabilita ve složení společenstev byla vyjádřena v malém měřítku, zatímco horizontální variabilita podél pobřeží byla větší na větších měřítkách (100 m – 1 km). Vertikální variabilita byla nejspíše způsobena hlavně fyzikálními faktory prostředí.

Ve studii zkoumající různá měřítka prostorové heterogenity a jejich časovou změnu (COLEMAN, 2002) bylo zjištěno, že průkazné rozdíly ve společenstvech makrořas jsou na všech zkoumaných měřítkách (10 cm až jednotky km). Nicméně největší část variability byla patrná na malém měřítku několika desítek centimetrů. Malé prostorové měřítko vysvětlovalo největší podíl variability ve všech časových úsecích studia. Výsledky tohoto experimentu naznačovaly, že procesy ve velkém měřítku mají menší vliv na variabilitu řasových společenstev než procesy v malém měřítku, jakými jsou například kolonizace a diferenciací nik.

RINDI & BATTELLI (2005) studovali časoprostorovou variabilitu druhového složení příbřežních makrořas ve dvou odlišných zátokách slovinského pobřeží. V zátokách se vyskytovala odlišná společenstva řas. Tyto rozdíly byly pravděpodobně způsobeny rozdílným substrátem (slín – vápenec). Slín je měkká hornina s vysokým obsahem jílu a jeho povrch je hladší a méně heterogenní než povrch vápence. Typ povrchu substrátu je důležitý faktor pro kolonizaci a usazení rozmnožovacích částic řas (SANTELICES, 1990). Pravděpodobně proto byl jílovitý substrát méně vhodný ke kolonizaci. Prostorová variabilita na malém měřítku byla pravděpodobně způsobena heterogenitou substrátu, fenologickými procesy, různou schopností šíření a usazování propagulí a pak také kompetičními interakcemi mezi druhy.

2. Sezonní dynamika

I přes menší důležitost časové variability ve prospěch variability prostorové mezi zátokami byla ve studii RINDI & BATTELLI (2005) časová variabilita patrná. Největší sezonní změny se vyskytovaly mezi obdobími zima – jaro a léto – podzim. Zřetelnou sezonní dynamiku makrofytobentosu také popisují SOUSA-DIAS & MELO (2008) z okolí ústí řeky Tagus v Portugalsku. Dynamiku autoři sledovali v průběhu 7 let. Definovali 3 kategorie rozdílných skupin řas dle typu substrátu (ULVA – foliozní skupina dominovaná *Ulva* spp., GRACIL – skupina dominovaná *Gracillaria gracilis*, FILAM – malé (< 10 cm) vláknité skupiny řas). Skupina ULVA byla asociována s dlouhými teplými dny (tj. byla dominantní skupinou hlavně v letním období). Skupina FILAM byla asociována hlavně s mírnými teplotami a relativně dlouhými dny (tj. hojná spíše na jaře a méně v létě). Skupina GRACIL byla nejhojnější v jarním období roku a méně hojná za nižších teplot a kratších dnů (podzimní období). Skupina ULVA tvořila malou pokrývku (nebo nebyla vůbec přítomna) během studenějších období roku, oproti tomu skupiny GRACIL a FILAM byly přítomny po celý rok. Mezi pokryvem řas, teplotou a délkou dne byla celkově patrná pozitivní korelace, což odpovídá nárůstu řasového pokryvu během období jaro – léto s následným poklesem v období podzim – zima. Mezi skupinami GRACIL a FILAM byla zjištěna negativní korelace, což ukazuje na pravděpodobnou kompetici mezi těmito skupinami. Společenstva řas byla negativně ovlivňována také deštěm, pravděpodobně díky snížené salinitě a zvýšenému proudu řeky vtékající do moře. Výsledky studie mohou mít také využití ve výzkumu klimatických změn týkajících se globálního oteplování. Za předpokladu, že by se teplota zvyšovala a ostatní faktory (množství živin a osvětlení) zůstávaly neměnné, by se dal předpokládat nárůst dominance skupiny ULVA (asociována s vyššími teplotami) a pokles v pokryvu skupiny GRACIL, která je asociována s nižšími teplotami.

4. Sladkovodní ekosystémy

1. Bentická společenstva toků

HYNES (1970) řadí mezi nejdůležitější faktory, které mohou ovlivňovat populace perifytonu v tocích následující: hydrologický režim, světelné podmínky, typ substrátu, chemické vlastnosti vody, teplotu a herbivorii.

1.1. Hydrologický režim - proud

Hydrologický režim významně ovlivňuje živé organismy v tekoucích vodách. Například rychlé proudění vody může omezovat vývin makrofyt a ovlivňovat distribuci perifytonu. Záplavy a odírání perifytonu sedimentem mohou způsobit velké snížení biomasy na stanovišti. V důsledku toho může být vegetační doba omezena na čas mezi poslední jarní a první podzimní záplavou a celkové množství biomasy na místě může záviset na počtu dnů bez záplav (ALLAN, 1995).

Rychlost proudění vody významně ovlivňuje distribuci, četnost a habitus společenstev v tekoucích vodách. Rychlost proudu ovlivňuje charakter substrátu a rychlost eroze, což má vliv na schopnost usazení a růstu společenstev z důvodu rozdílné schopnosti jednotlivých druhů řas a sinic udržet se na substrátu (ALLAN, 1995). Rychlost proudění vody má také vliv na výměnu plynů a živin, čímž se stávají dostupnější pro vodní organismy a díky jejich stálému přísunu nedochází většinou k jejich vyčerpání v prostředí (ALLAN, 1995). Se zvyšující se rychlostí proudění dochází ke zmenšování laminárních vrstev okolo buněk, což způsobuje zvýšení dostupnosti živin v jejich bezprostředním okolí a následnému stimulačnímu efektu na rychlost metabolismu (WHITFORD, 1960). Tento jev je možným důsledkem zvýšeného růstu některých řas v proudu oproti stojaté nebo pomalu tekoucí vodě. Některé druhy dokonce po přemístění z proudu do stojaté vody odumírají, např. *Stigeoclonium tenue*, *Tribonema affine*, *Eunotia pectinali* (WHITFORD, 1960). STOCKNER & SHORTREED (1976) ve své studii na řece Carnation Creek v Britské Kolumbii zjistili, že *Achnanthes minutissima* byla hojná všude kromě peřejnatých úseků, kde byla naopak hojná *Hannaea arcus*. KEITHAN & LOWE (1985) našli rozdílné složení a rozdílný habitus druhů perifytonu v jednotlivých částech říček v Tennessee, kde růstová forma druhů odpovídala přímému efektu rychlosti proudu. V místech s menší rychlostí proudění byly nalezeny populace rozsivek v těsnějších shlucích s větším poměrem vzpřímeně rostoucích jedinců a s větším počtem velkých koloniálních forem (např. *Meridion*). Několik stejných druhů bylo nalezeno i v rychlejším proudu, ale tyto druhy se lišily svým vzhledem od druhů rostoucích v pomalejším proudu. Většina rozsivek v rychlejším proudu byla pevně přitisknutá k podkladu a mnoho z nich bylo nalezeno ve šterbinách. Podobné vysvětlení má zřejmě také výskyt různých společenstev perifytonu mezi dvěma stranami kamenů v proudu (po proudu / proti proudu; BLUM, 1960). Výsledky studie vlivu proudu na bentická společenstva rozsivek (PASSY, 2001) ukazují, že prostorová komplexita a homogenita společenstev vzrůstá s rychlostí proudění. Odlišnost druhového složení byla ze 38 % popsána vlastnostmi prostředí

(rychlostí proudění), zatímco prostorové rozmístění popisovalo pouze 10 %. Tyto výsledky naznačují, že rychlost proudění byla hlavním faktorem popisujícím distribuci rozsivek v proudu, a že ostatní prostorově závislé faktory (nejspíše biotické) hrají menší roli ve formování společenstev v proudu.

V laboratorních studiích (MCINTIRE, 1968), kde byl zkoumán vliv proudu a různého osvětlení na řasová společenstva, bylo zjištěno, že při vyšších rychlostech proudu byla počáteční kolonizace substrátu pomalejší než při pomalejších rychlostech proudění, ale biomasa byla nakonec vyšší. Vlákňité zelené řasy a zlativky byly hojnější v pomalejším proudu, zatímco rozsivky (např. *Synedra*) dominovaly v rychlejším proudu. Výsledky studie vedly mj. k závěru, že efekt proudu na biomasu a druhové složení je relativně malý za slabého osvětlení a větší za vyšších světelných intenzit. K podobným závěrům dospěly také některé studie prováděné v přírodních tocích. SOININEN (2004) ve své studii sbíral vzorky bentických rozsivek ze dvou různě kalných řek na jihu Finska. Cílem bylo vyhodnotit diverzitu a prostorovou distribuci společenstev v závislosti na zakalení vody a rychlosti proudu. Z výsledků je patrné, že obě odběrová místa měla rozdílná složení společenstev ve třech různých rychlostech proudu (10, 40 a 100 cm/s). V čisté vodě bylo rozdělení společenstev patrnější než v kalné vodě, zejména kvůli vysoce specializovaným společenstvům při velké rychlosti proudu (100 cm/s), oproti pomalejším rychlostem (10 a 40 cm/s). V kalné vodě měla odběrová místa při rychlostech 40 cm/s a 100 cm/s spíše podobné složení společenstev. Významnými indikátory pro rychlé proudění v čisté vodě byly druhy *Fragilaria capucina* var. *gracilis*, *F. capucina* var. *rumpens* a *Meridion circulare*. Pro kalnější vodu nebyly nalezeny průkazné indikační druhy. Diverzita společenstev se prokazatelně snižovala podél proudového gradientu v čisté vodě, zatímco v kalné vodě nebyl efekt průkazný. Tento jev může být způsoben také tím, že rychlost proudění hraniční vrstvy (boundary layer) závisí na charakteru substrátu. V kalných vodách zůstávají malé jílové částice připojeny ke kamenům i za vyšších rychlostí proudu (MORISAWA, 1968) a poskytují tak vhodný povrch k růstu i přes silnou posuvnou sílu proudu. Pravděpodobně také díky tomu je možné, aby i typicky epipeliciální zástupci některých rodů (např. *Surirella*, *Navicula*) byli přítomni v rychlém proudu v kalné vodě (SOININEN, 2003).

1.2. Světlo

Druhové složení perifytonu se často sezónně mění i v teplotně neměnných pramenech, což může být částečně způsobeno změnami ve světelných podmínkách na stanovišti (HYNES, 1970). Studie pramenů z temperátních oblastí ukazují na sezonní schéma chování perifytonu

(MOORE, 1972), kde rozsivky dominují v zimním období a jsou jeho hlavní složkou na jaře a na počátku letního období. Jejich četnost je obvykle největší na jaře a druhý nárůst je patrný na podzim. Jiné skupiny perifytonních organismů se zdají být četnější během letního období – zejména zelené řasy a sinice. Bentické autotrofní organismy mají často nižší abundanci v létě v důsledku zastínění okolním porostem a vyšší na podzim díky senescenci a opadu listů vegetace v mírném pásmu (KEITHAN & LOWE, 1985). Světlo může značným způsobem ovlivňovat společenstva perifytonu také v řekách. Například zelené řasy jsou často spojené s velkými intenzitami světelného záření, zatímco ruducha *Batrachospermum* byla nalezena téměř výhradně v zastíněných oblastech (HYNES, 1970). Oproti tomu mnoho rozsivek se zdá být neovlivněno změnou intenzity světelného záření během roku. Například SHERMAN & PHINNEY (1971) studovali řeku Metolius v Oregonu, která má během roku téměř konstantní teplotu (7 – 10°C), rychlost proudu, rozpuštěné substance i zakalení. Četnost rozsivek byla během zimního období snížena pravděpodobně vlivem menší světelné intenzity. Některé rozsivky (např.: *Diatoma hiemale*, *Cymbella cistula*, *Synedra mazamaensis*, *Amphora ovalis*) byly nalezeny pouze během jarních až letních měsíců. Nicméně ze 60 druhů řas, které měly dostatečně hojný výskyt pro zahrnutí do studie, jen u 9 druhů autoři pozorovali sezonní charakter výskytu, zatímco ostatní druhy se jeví jako sezónou neovlivněny. Tato zjištění je vedla k názoru, že pouze změny světelné intenzity a fotoperiody mohou způsobovat sezonní změny v perifytonu.

V laboratorním experimentu (MCINTIRE & PHINNEY, 1965) byl zkoumán vliv různé světelné intenzity na společenstva řas. Voda byla dodávána z přírodního zdroje a filtrována přes pískové filtry, takže teplota a chemické složení vody bylo charakteristické pro přírodní řeky v Oregonu. Řasová flóra byla získána z přírodních vodních zdrojů. Autoři zjišťovali produkci a rychlost metabolismu pod různou intenzitou světla (6000 lx a 2500 lx). Společenstvo řas adaptované na vyšší světelnou intenzitu obsahovalo asi 46 % rozsivek, 42 % sinic a 12 % zelených řas, zatímco ve společenstvu adaptovaném na nižší světelnou intenzitu bylo složení rozdílné – 67 % rozsivek, 26 % sinic a 7 % zelených řas. V jiné studii (MCINTIRE, 1968) bylo také zjištěno, že rozsivky dominují při nižších světelných intenzitách, zatímco vláknité zelené řasy, sinice a zlativky (*Chrysophyta*) byly hojnější za vyšších světelných intenzit. MCINTIRE (1968) také uvedl některé případy, kdy různé druhy rozsivek byly asociovány s nízkými nebo vysokými světelnými intenzitami. Při nižších světelných intenzitách byly hojnější například druhy *Melosira varians*, *Meridion circulare* a *Navicula radiosa*. Terénní studie také dokumentovaly omezení bentických autotrofů světlem. Například v řece Fort River, Massachusetts, se abundance perifytonu lišila během roku v závislosti na

zastínění okolním porostem. Obsah chlorofylu *a* v bentickém společenstvu vykazoval v rámci sezóny dvě maxima; první na jaře před vyrašením listů a druhé na podzim po opadu listů. V zimním období byla koncentrace chlorofylu *a* podobná letním koncentracím, i přes nízké teploty a nízkou světelnou intenzitu (SUMMER & FISHER, 1979).

1.3. Typ substrátu

V tocích představují různé typy substrátu různé úrovně stability v proudu a tím ovlivňují schopnost kolonizace organismů (ALLAN, 1995). CATTANEO et al. (1997) ve své studii popisuje vlivy velikosti substrátu na společenstva bentických řas. Na malých valounech byla pozorována největší biomasa, zatímco na štěrkopísčitém substrátu byla biomasa nejnižší. Písek a větší kameny měly střední hodnoty biomasy. Seskupení řas na různých substrátech obsahovala také různé druhy a životní formy. Kolonie sinic a pohyblivé rozsivky dominovaly na jemnějším substrátu, zatímco přisedlé a vláknité řasy byly hojnější na hrubších substrátech.

1.4. Chemické vlastnosti vody

Vztahy řas (hlavně rozsivek) k chemickým vlastnostem vody jsou častou náplní mnoha studií, vzhledem k jejich možné aplikaci jako indikátorů kvality vody (např. PATRICK, 1973; DESCY, 1979). CHARLES et al. (2006) analyzovali data o výskytu rozsivek a chemických vlastnostech toků ve východní části USA. Z výsledků je patrné, že společenstva tvořila čtyři hlavní kategorie korelované s chemickými vlastnostmi vody a s regiony středního měřítka: severovýchodní řeky s nižší alkalitou a tvrdostí vody; jihovýchodní řeky v pobřežní nížině s nejnižším průměrným pH; řeky Apalačských hor a západně od nich s vyšším pH a řeky pobřežního zálivu s nejvyššími hodnotami Cl^- , tvrdosti a pH. Na velkém měřítku (východ USA) byla variabilita mezi složením společenstev nejlépe popisována tvrdostí vody, pH, alkalitou a rozpuštěnými chloridy, zatímco faktory související s kvalitou vody (BOD^2 , fosfor, amoniak a zakalení vody) vysvětlovaly o mnoho méně variability. Tyto faktory spolu s fyzikálními faktory (velikost, teplota a nadmořská výška toku) byly naopak důležitější na středním měřítku. SOININEN et al. (2004) zjistili, že hlavními faktory ovlivňujícími distribuci rozsivek v boreálních tocích Finska jsou chemické faktory vody (hlavně konduktivita, množství fosforu a zbarvení vody). Studie také vedla ke zjištění, že společenstva rozsivek vykazují silnou geografickou závislost. Různá společenstva byla nacházena v různých částech Finska. POTAPOVA & CHARLES (2002) také zjistili podobný vliv prostorové závislosti na

² Biological Oxygen Demand – biochemická metoda k určení, jak rychle vodní organismy vyčerpávají kyslík ve vodním tělese

distribuci rozsivek v USA, kde téměř jedna třetina variability ve složení společenstev byla přisuzována geografické poloze řek v USA.

1.5. Herbivorie

Herbivorie může mít také vliv na složení společenstev perifytonu. Velké spásání býložravci může mít kromě redukce celkové biomasy za následek také změny ve struktuře a druhovém složení společenstev. Častým jevem, doprovázejícím experimentální odstranění herbivorních bezobratlých živočichů ze společenstev, je nárůst vláknitých zelených řas a sinic (COLLETTI et al., 1987). Redukce velkých a volně připojených komponent ve společenstvu perifytonu a relativní nárůst malých (*Achnanthes minutissima*) a těsně přisedlých druhů (*Cocconeis placentula*, *Epithemia adnata*), se zdá být častým důsledkem velkého spásání bezobratlými herbivory (COLLETTI et al., 1987). Ve 40denní laboratorní studii (DENICOLA et al., 1990) vlivu bezobratlých herbivorů na perifyton v umělých pramenech bylo zjištěno, že introdukce herbivorů způsobuje úbytek biomasy a změnu druhového složení perifytonu. Zelená řasa *Scenedesmus obliquus* byla nejčtenějším časným kolonizátorem v pramenech bez herbivorů. Relativní četnost rozsivek se po devátém dnu zvyšovala a čtyřicátý den se řasové společenstvo skládalo ze silného porostu rozsivek a zelené řasy *Scenedesmus obliquus*, zatímco *Stigeoclonium tenue* přerůstalo toto společenstvo. Introdukce herbivorů změnila tuto podobu společenstva snížením biomasy autotrofů, zrychlením nahrazení *Scenedesmus obliquus* rozsivkami a omezením růstu vláknitých řas. Spásání se také projevilo omezením relativní četnosti větších druhů rozsivek (*Nitzschia oregona*) a zvětšením relativní četnosti malých a přisedlých rozsivek (*Nitzschia frustulum* var. *perpusilla*, *Navicula minima*). V podobné studii (STEINMAN, 1987) byly zkoumány vlivy herbivorů na změny v řasových společenstvech. V kontrolních společenstvech bez predátorů se vyvinula silná vrstva perifytonu během 32 dnů, kdy studie probíhala. Jako první se vyvinuly shluky řas *Scenedesmus* a *Characium*. V průběhu času se rozvíjely další druhy řas (*Synedra*, *Achnanthes*, *Nitzschia*, *Stigeoclonium tenue*, *Phormidium uncinatum*), čímž se uskupení stávalo více heterogenním. Spásání způsobilo velkou redukci *Characium* a *Scenedesmus*. Oproti tomu ve společenstvech ovlivněných herbivory byly dominantní těsně přisedlé druhy rozsivek (*Achnanthes lanceolata*) a bazální buňky s krátkými vlákny (*Stigeoclonium tenue*). Tato zjištění vedla k názoru, že *Stigeoclonium tenue* může mít kvůli odstraňování svrchních buněk výhodu z mírného spásání.

Z předešlých studií je zřejmé, že „top-down“ ovlivnění perifytonu predací může mít za následek časovou i sezonní dynamiku provázející bentická společenstva řas. Zatímco spásání

omezuje populace perifytonu, samotné populace herbivorů jsou omezovány dalšími faktory. Mezi důležité faktory se řadí například zimní záplavy způsobující redukci hmyzích populací v tocích. Například HILL & KNIGHT (1987) se domnívají, že v jejich studii interakce mezi herbivory a řasami byla vyšší hustota herbivora způsobena menší disturbancí záplavami v předešlém zimním období.

1.6. Kompetitivní interakce

U přírodních populací jsou často pozorovány rozdílné ekologické požadavky – jejich niky. BIRCH (1957) popsal kompetici jako využívání omezeného zdroje různými druhy, které se vzájemně negativně ovlivňují při jeho získávání. Lze popsat dva druhy kompetice – nepřímou a přímou. Nepřímá kompetice zahrnuje případy, kdy dojde k čerpání zdroje jedním druhem, čímž je jiný druh negativně ovlivněn. Při přímé kompetici dochází k přímému střetu soutěžících druhů (například vytlačení jednoho druhu z vyhledávané oblasti). Například tendence vláknitých zelených řas dominovat za velkého ozáření se zdá být jejich kompetiční výhodou, zatímco jejich malé zastoupení v málo osvětlených místech může být způsobeno nižší různorodostí jejich fotosyntetických pigmentů v porovnání s ostatními říčními řasami (STEINMAN & MCINTIRE, 1987). Podélná distribuce *Achnanthes deflexa* a *Chlorella* sp. v kanálku s odpadní vodou naznačovala kompetitivní interakce mezi druhy (KLOTZ et al., 1976). Tyto řasy spolu tvořily skoro 90 % biomasy perifytonu na všech studovaných místech. *Chlorella* sp. byla nejhojnější v blízkosti ústí kanálku, zatímco četnost *Achnanthes deflexa* vzrůstala se zvětšující se vzdáleností od ústí. Pokud rostla *Achnanthes deflexa* v kultuře samostatně, byla hojná za vysokých koncentrací odpadní vody, zatímco ve smíšené kultuře dominovala *Chlorella* sp. v místech s vyšší koncentrací, což potvrzovalo jejich prostorovou distribuci v terénu. Další studie vyloučily jakýkoliv extracelulární inhibitor, což vedlo autory k závěru, že kompetitivní převaha druhu *Chlorella* sp. za velkých koncentrací živin je způsobena vyčerpáním živin a obsazením prostoru na úkor *Achnanthes deflexa*.

2. Bentická společenstva stojatých vod

Mezi environmentální proměnné nejvíce ovlivňující perifyton ve stojatých vodách patří turbulence způsobené vlnami, světlo, teplota, typ substrátu, chemické vlastnosti vody a spásání býložravci (WETZEL, 1983). Tyto proměnné závisí na časovém i prostorovém měřítku.

1. Faktory ovlivňující prostorovou variabilitu

1.1. Turbulence (vlny)

Prostorová variabilita mikrobiotopů v jezerech je významně ovlivněna činností vln (LOWE, 1996). Substrát v blízkosti okraje jezera nebo pod mělčinami je obvykle z hrubého kamení nebo písku, který je pravidelně transportován vlnami. Toto je také oblast, kde vodní rostliny a větší řasy mohou poskytovat další významný habitat (LOWE et al., 1984). Mělké litorální oblasti obsahují většinou více různých stanovišť než hlubší oblasti jezer, kde je substrát obvykle více uniformní. Pod zónou velkého vlivu vln je zrnitost substrátu jemnější a hlouběji pod touto zónou se vyskytují jemné naplaveniny a detrit. Tyto odlišnosti v substrátu významně ovlivňují distribuci a četnost populací perifytonu (LOWE, 1996).

Zelené vláknité řasy a rozsivky jsou často dominantní ve svrchní litorální zóně, zatímco sublitorální zóna je obvykle více osidlována sinicemi a rozsivkami (LOEB & REUTER, 1981). Řasy schopné pevného přichycení k substrátu jsou často dominantní ve svrchní litorální zóně, zvláště v jejich částech vystavených vlnám. Tato společenstva často obsahují relativně velký podíl rheofilních druhů (druhy žijící v proudící vodě), které jsou podobné společenstvům v tocích. Dominantní druhy ve svrchní zóně často vykazují sezonní změny, způsobené velkými teplotními rozdíly v oblastech mírného pásu (BLUM, 1982).

Oblast pod svrchní litorální zónou je charakteristická menší expozicí k vlnám a menšími intenzitami světelného záření, jehož kvalita se také snižuje podél hloubkového gradientu, a tím se mění i struktura společenstva perifytonu (STEVENSON & STOERMER, 1981).

Hluboká oblast litorálu pod hranicí dosahu epilimnia je charakterizována tlumeným světlem, relativně stálou teplotou a malým působením turbulencí (LOWE, 1996). KINGSTON et al. (1983) ve své studii rozsivek v Lake Michigan, USA uvádějí, že teplotní fluktuace svrchní litorální zóny byla během roku od 0° C do 20° C, zatímco v hloubce 30 metrů byla teplotní fluktuace pouze od 1° C v zimním období do 8° C během podzimní destratifikace. Tato relativně teplotně stabilní hloubka obsahovala rozrůzněnější a stabilnější společenstva druhů než mělká zóna jezera. Nejhlubší vrstvy obsahovaly pohyblivé i nepohyblivé druhy rozsivek, které byly udávány z alpínských i boreálních oligotrofních jezer. Střední hloubka byla charakteristická podmínkami s předpověditelným kolísáním s dominancí epipsamických druhů. Mělké vrstvy, které byly nejvíce ovlivněny velkými fluktuacemi a vystaveny fyzikálním stresům, obsahovaly převážně kosmopolitní druhy.

CALJON & COCQUYT (1992) podali zprávu o nálezů 277 druhů rozsivek v povrchových sedimentech z hlubších částí jezera Tanganika a KINGSTON et al. (1983) našli 425 druhů

rozsivek z bentosu v hloubce v Grand Traverse Bay, Lake Michigan. Oproti tomu LOEB & REUTER (1981) zjistili, že hlubší litorální zóna jezer s měkkou vodou je spojena s dominancí vláknitých a koloniálních sinic (např. *Calothrix*, *Tolypothrix*, *Lyngbya*, *Gloeocapsa*). Zdá se, že společenstva žijící pod úrovní dosahu letní termokliny obsahují specifické druhy perifytonu stojatých vod. Oproti tomu perifyton vyskytující se ve svrchní litorální zóně většinou obsahuje mnoho kosmopolitních druhů, které lze najít i v tekoucích vodách (LOWE, 1996). Je nasnadě, že tato podobnost může být způsobena pravděpodobně tím, že efekt expozice vlnám je podobný jako efekt proudu v tocích.

1.2. Světlo

Světelné záření ovlivňuje populace perifytonu ve stojatých vodách na dvou prostorových měřítkách. Intenzita světelného záření je exponenciálně zeslabována podél gradientu hloubky ve vodním tělese a také s tloušťkou vrstvy nárostů perifytonu (HILL, 1996). Zeslabení záření ve vodním tělese je způsobeno schopností vody absorbovat záření a závisí na množství rozpuštěných látek a suspendovaných částic (včetně fytoplanktonu). V čistých vodách může být 1 % světelného záření povrchové intenzity (hodnota, která je považována jako limitní pro fotickou zónu) naměřena i ve více než 50metrové hloubce (LOEB et al., 1983). Ve vysoce produktivních a kalných vodách může být tato hodnota naměřena již okolo 1 metru hloubky (HILL, 1996). Kvalitativní charakter záření se také mění s hloubkou díky specifickým absorpčním schopnostem různých složek vodního tělesa pohlcovat různé vlnové délky (HILL, 1996). HUDON & BOURGET (1983) ve své studii v ústí Řeky Sv. Vavřince v Quebecu uvádějí světelnou dostupnost jako hlavní faktor ovlivňující druhové složení, četnost a vertikální stratifikaci společenstev podél hloubkového gradientu. HOAGLAND & PETERSON (1990) se zabývali vlivem světelné intenzity a vlivem vln na společenstva řas ve dvou různých hloubkách (2,5 m a 8 m). Větreem způsobené turbulence měly za následek významný pokles hustoty buněk (o více než 61 %) ve svrchní vrstvě. I přes to, že ve svrchní zóně byla světelná intenzita o 17 % – 30 % vyšší, hustoty buněk v obou zónách nebyly významně odlišné (pravděpodobně díky disturbancím způsobeným vlnami). Velký podíl druhů vykazoval průkaznou preferenci ke svrchní nebo spodní zóně. Růstová forma rozsivek se jevila jako významný indikátor vertikální zonace. Aktivně se pohybující druhy vykazovaly preference k hlubší oblasti a druhy na stopkách se vyskytovaly převážně ve svrchní oblasti. Výsledky této studie ukazují, že útlum světelné intenzity a expozice vlnám byly hlavními mechanismy určujícími vertikální zonaci sladkovodních epilitických řas.

Ve studii vertikální zonace a sezonní dynamiky kyselého oligotrofního jezera Wood Lake (ROBERTS & BOYLEN, 1988) bylo zjištěno, že v epipelických společenstvech dominovaly rozsivky a sinice a složení společenstev bylo rozdílné podél hloubkového gradientu. Celková biomasa vzrůstala s hloubkou, což bylo způsobeno hustšími sinicovými porosty v hloubce (5 – 8 m). Tato společenstva byla dominována jediným druhem sinice (*Hapalosiphon pumilus*), která byla zodpovědná za maximální hodnoty biomasy v hloubce (7 m) v pozdním létě. V mělkých (1 – 4 m) epipelických společenstvech převládaly rozsivky (*Fragilaria acidobiontica*, *Navicula tenuicephala* a *Navicula subtilissima*), které vykazovaly maximální hodnoty biomasy na jaře.

1.3. Typ substrátu

Typ substrátu ovlivňuje společenstva nárostových řas více způsoby. Například písčité a kamenité substrát je relativně inertní a nemá proto velký chemický vliv na řasy na jeho povrchu. Oproti tomu epipelon nebo vodní rostliny mohou významně ovlivňovat své okolí (STEVENSON, 1996).

Některé vodní rostliny mohou ovlivňovat hodnoty pH a poměr $\text{CO}_2 / \text{HCO}_3^-$ ve svém okolí, a tím podporovat růst acidofilních druhů nebo druhů vyžadujících CO_2 jako zdroj uhlíku (MORIN & KIMBALL, 1983). Rostliny mohou také negativně působit na perifyton ve svém okolí alelopatickým efektem (GROSS, 2003). Efekt hostitelských rostlin se zdá být větší v oligotrofních a menší v eutrofních vodách (EMINSON & MOSS, 1980). Jiné studie naopak ukazují, že makrofyta se většinou chovají jako inertní substrát ovlivňující nárostová společenstva pouze nepřímo skrze jejich morfologii, která ovlivňuje světelné podmínky a proudění vody na stanovišti (LALONDE & DOWNING, 1991). Kupříkladu výsledky substrátové specifity krásivek (Desmidiáles) z belgických jezer (PALS et al., 2006) ukazují, že rozdíly mezi jednotlivými substráty nemohly být spojovány se známými efekty těchto substrátů na své okolí. Rozdíly ve složení společenstev mezi různými substráty v rámci jezera byly vždy menší než mezi vzorky ze shodných substrátů v různých jezerech. Rozdíly mezi substráty byly proto spíše spojené s rozdíly mezi lokálními fyzikálně-chemickými podmínkami. Například společenstva na *Juncus bulbosus* se lišila v 5 (ze 6) jezerech. Možné vysvětlení tohoto efektu je alelopatické působení rostliny na okolí (DELLA GRECA et al., 1998). V tomto případě by se dalo očekávat, že stejné řasy nebudou přítomny na tomto substrátu ve všech zkoumaných jezerech, což se ale nepotvrdilo. Společenstva *Juncus bulbosus* se obvykle vyskytují na místech s velkou akumulací organického materiálu, která jsou bohatá na dusík (LUCASEN et al., 1999). To může být možný důvod pro rozdílné složení společenstev, která

reagují na lokální hodnoty množství dusíku. Rozdílnou strukturu ve složení společenstev na různých mikrohabitátech v temperátním rašeliništi zjistili ve své studii i MACHOVÁ-ČERNÁ & NEUSTUPA (2009). Rozdíly abiotických faktorů byly zodpovědné za největší podíl druhového složení společenstev na daných mikrostanovištích. Vzorky perifytonu z ponořených a vynořených trsů rašelínku (*Sphagnum*) byly odlišné od epipelického prostředí. Společenstva ze dvou různých typů epipelonu (bentos z jemného detritu a bentos dominovaný rašelinnou biomasou) se také lišila ve své struktuře. Společenstva řas z jednotlivých stanovišť se lišila především relativní četností jednotlivých druhů, spíše než druhovým složením. Perifyton z vynořeného rašelínku byl dominován převážně druhem *Eunotia exigua*, který tvořil hlavní komponentu společenstva. V ostatních mikrobiotopech tvořily rozsivky významnou složku společenstva, ale sinice, krásivky, bičíkaté řasy a vláknité zelené řasy byly také hojně zastoupeny. Největší rozdíly ve složení společenstev (60,7 %) byly mezi perifytonem z jemného epipelonu a vynořeným rašelínkem. Tyto rozdíly byly největší měrou způsobené dominancí několika druhů rozsivek na rašelínku a přítomností krásivek na jemném epipelonu. Naopak mezi dvěma různými typy epipelonu (jemný detrit a bentos s dominancí rašelinné biomasy) byly nalezeny nejmenší rozdíly ve složení perifytonu. Vliv vzdálenosti na společenstva perifytonu byl průkazný na měřítkách 50 m, 10 m a 1 m.

1.4. Fyzikálně-chemické parametry prostředí

Některé studie zaměřené na distribuci společenstev perifytonu podél prostorového gradientu a environmentálních podmínek na stanovišti ukázaly, že řasová a sinicová společenstva jsou většinou více korelována s environmentálními podmínkami stanoviště než se vzdáleností mezi stanovišti (NOVÁKOVÁ, 2004; MACHOVÁ-ČERNÁ & NEUSTUPA; POULÍČKOVÁ et al., 2009).

POULÍČKOVÁ et al. (2009) zahrnuli do své studie 45 umělých rybníků s různým stupněm trofie v České republice. Rozdíly ve složení společenstev rozsivek z různých rybníků korelovaly s fyzikálně-chemickými parametry prostředí (konduktivita, pH, celkové množství dusíku, množství chlorofylu *a*) a jejich nadmořskou výškou, zatímco závislost na geografické poloze nebyla průkazná. Bližší lokality neměly podobnější druhové složení než lokality vzdálenější. Tento výsledek naznačuje, že v regionálním měřítku České republiky je složení společenstev rozsivek spíše ovlivněno vlastnostmi jejich niky než výsledkem limitace v jejich šíření. Alfa-diverzita jednotlivých míst byla ovlivněna hlavně nadmořskou výškou, množstvím dusíku a chlorofylu *a*, zatímco plocha rybníků nebyla důležitým faktorem.

Mezi faktory významně ovlivňující environmentální podmínky prostředí patří typ vegetace v okolí daného stanoviště. Kupříkladu FLENSBURG & MALMER (1970) ve své studii švédských mokřadů zjistili, že distribuce bentických mikrořas vykazuje podobnost v obecném vzoru distribuce makrofyt v okolí zkoumaných stanovišť. Tento efekt makrofyt v okolí zkoumaných stanovišť na řasovou flóru je také patrný ze studie subalpínského mokřadu ve východních Krkonoších (NOVÁKOVÁ, 2004). Prostorová heterogenita řas byla studována podél dvou transektů. Podobnost řasové flóry korelovala se vzdáleností mezi odběrovými místy v obou transektech. Sezonní fluktuace fyzikálně-chemických faktorů v tůňkách byla vyšší než rozdíly mezi nimi, proto byly tyto faktory substituovány za složení společenstev cévnatých rostlin a mechů v okolí odběrových míst. Společenstva cévnatých rostlin a mechů charakterizovala lokální podmínky na stanovištích. Pokud byl z analýzy odstraněn vliv podmínek na stanovišti (složení rostlinné pokrývky), korelace mezi vzdáleností a druhovým složením řas nebyla průkazná. Tento fakt naznačuje, že podobnost řasových společenstev v blízkých tůňkách byla způsobena především podobnými environmentálními podmínkami, spíše než důsledkem vzdálenosti stanovišť.

MACHOVÁ-ČERNÁ & NEUSTUPA (2009) ve své studii zjistili, že abiotické faktory popisovaly distribuci společenstev perifytonu lépe než jejich rozmístění v prostoru. Prostorová vzdálenost společenstev ale byla také statisticky významná (hlavně na jaře). To pravděpodobně ukazuje, že efekt omezeného šíření v prostoru může ovlivňovat společenstva i na malém měřítku (hlavně v raných stádiích sukcese).

Efekt pH, konduktivity, koncentrace živin a specifických iontů na složení řasových společenstev je známým faktem (např. FLENSBURG & SPARLING, 1973; WOELKERLING, 1976). Například diverzita společenstev krásivek je ovlivňována hodnotami pH a konduktivity (COESEL, 1982). Z této studie je patrné, že v zásaditých vodních tělesech se s rostoucí úživností snižuje diverzita společenstev a roste proporce planktonních druhů krásivek. V relativně eutrofních mokřadech dominovaly malé druhy krásivek s kratší generační dobou (tento jev je pravděpodobně způsoben konkurencí jiných, zejména chlorofytních řas, krásivky se proto musí namnožit dostatečně rychle a v dostatečné kvantitě), zatímco v relativně oligotrofním prostředí byly dominantní spíše větší druhy s delší generační dobou. Největší diverzita byla nalezena na místech s prostředními hodnotami trofie. Tento efekt se zdá být způsoben větší diferenciací nik vyplývající z častějších fluktuací koncentrací živin v prostředí.

NOVÁKOVÁ (2003) objevila specifický výskyt a četnost určitých druhů krásivek v různých hodnotách pH i na malém měřítku. Nejkyselejší místa (pH 4,0 – 4,9) byla osidlována například druhy *Staurastrum margaritaceum*, *St. aciculiferum* a *Spondylosium pulchellum*,

oproti tomu na místech s mírně kyselým pH (pH 5,0 – 6,3) byly nejčastěji zastoupeny druhy *Closterium acerosum*, *Cl. parvulum* a *Cosmarium hornavanense*. Podobný efekt pH na společenstva krásivek popisovala i TOMASZEWICZ (1994), která pozorovala, že zastoupení jednotlivých zástupců rodů *Closterium* a *Cosmarium* ve vzorcích klesalo se vzrůstající kyselostí biotopů.

2. Sezonní dynamika

Rozsah sezonní dynamiky ve stojaté vodě je převážně ovlivněn lokálním klimatem. Například trvale zamrzlá amiktická³ jezera v Antarktidě (HEATH, 1988) mají prostředí pro perifyton výrazně odlišné od dimiktických jezer v temperátních oblastech (KINGSTON et al., 1983). Polární amiktická jezera procházejí půlročními cykly světla a tmy a během zimního období jsou až na příležitostnou tvorbu trhlin trvale pod ledem. Temperátní dimiktická⁴ jezera jsou osvětlena každý den, ale mohou procházet velkými teplotními změnami během roku. Rozmezí sezonních teplotních výkyvů se také liší v rámci mikrobiotopů podél hloubkového gradientu. V hlubších vrstvách jsou obvykle menší fluktuace teplotních rozdílů (KINGSTON et al., 1983).

MACHOVÁ-ČERNÁ & NEUSTUPA (2009) se ve své studii perifytonu v temperátním rašeliništi zaměřili mimo jiné i na sezónnost bentických společenstev na různých mikrostanovištích. Rozdíly na shodných biotopech se během sezóny zvyšovaly. Statisticky významné mezisezonní rozdíly ve složení společenstev jednotlivých stanovištích byly také ve většině případů patrné (pouze perifyton z vynořeného a ponořeného rašeliníku nevykazoval významnou sezonní změnu). Počet a diverzita druhů se během sezóny (srpen – říjen) signifikantně snižovaly v perifytonu částečně ponořeného a vynořeného rašeliníku. Vzrůst heterogenity společenstva byl statisticky průkazný pouze pro vynořený rašeliník. V trsech ponořeného rašeliníku docházelo během sezóny k vzrůstu počtu druhů a druhové diverzity od května do srpna a k následnému poklesu těchto hodnot v říjnu. Perifyton na jemném epipelonu se vyznačoval zvýšením počtu druhů a diverzity během sezóny (květen – říjen). Statisticky významné rozdíly nebyly patrné pouze na rašelinném bentosu. Celkově během sezóny docházelo k mírným změnám ve složení druhů. Lišila se především abundance jednotlivých druhů reprezentujících sezonní změny. Nicméně autoři vyzorovali sezonní

³ Jezera, v nichž nedochází k míchání vody a jsou trvale pokryta ledem (vyskytují se v chladných klimatických pásech; WILLIAM & LEWIS, 1983)

⁴ Jezera, v nichž probíhá míchání vody dvakrát během roku - obvykle v jarním a podzimním období. V letním a zimním období jsou jezera teplotně stratifikována (tato jezera jsou typická pro mírný klimatický pás; WILLIAM & LEWIS, 1983)

tendence ve výskytu různých skupin perifýtonu. Některé druhy sinic, autotrofních bičíkoců (*Euglena* sp., *Dinobryon* sp.) a vláknitých zelených řas (*Mougeotia* sp., *Ulothrix* spp., *Microthamnion* sp.) byly charakteristické snížením četnosti během sezóny. Naopak abundance a počet druhů některých krásivek a rozsivek se během sezóny zvyšovaly. Sezonní cyklus společenstev byl obecně charakteristický zvyšováním diverzity a snižováním dominance jednotlivých druhů v průběhu roku. Tento efekt se zdá být způsoben disturbancí zimními teplotními minimy, po kterých je na stanovišti menší počet dominantních druhů, s následným vzrůstem diverzity během roku. Tento vzrůst diverzity je pravděpodobně způsoben diferenciací nik a střední frekvencí disturbancí (PADISÁK, 1993). Následné mírné snížení diverzity na konci sezóny (v říjnu) je nejspíše výsledkem zvýšené kompetice v prostředí s malým výskytem disturbancí (HUSTON, 1979).

Sezonní dynamika řasových společenstev může sama o sobě způsobit značné změny v koncentracích rozpuštěných látek ve vodním prostředí a tím ovlivňovat další společenstva. Například bentická společenstva *Chara globularis* způsobují letní vyčerpání iontů Ca^{2+} a HCO_3^- z vody s následnou depozicí CaCO_3 do sedimentů (TALLING & PARKER, 2002). Ve stejné studii bylo také zjištěno, že jarní vyčerpání křemíku z vody, které bylo pravděpodobně způsobeno bentickými rozsivkami, bylo pravděpodobně limitujícím prvkem pro ostatní rozsivky.

III. PRAKTICKÁ ČÁST

1. Úvod

Krásivky (řád Desmidiaceae) jsou řazeny v systému do oddělení Streptophyta a do třídy *Zygnematophyceae*. Dle stavby buněčné stěny jsou rozlišovány dva podřády: *Closteriineae* a *Desmidiineae*. Do podřádu *Closteriineae* patří krásivky s válcovitými, vřetenovitými nebo měsíčkovitě prohnutými buňkami s nevýrazným středovým zářezem (sinus). Do podřádu *Desmidiineae* patří řasy různého tvaru, které mají téměř vždy zřetelný hluboký středový zářez (COESEL & MEESTERS, 2007).

Charakteristickou vlastností krásivek je souměrnost a charakteristický tvar jejich vegetativních buněk. Dalším typickým znakem jejich buněk jsou také struktury buněčné stěny (póry, ostny, bradavky, aj.). Jejich počet, uspořádání na buňce a hustota patří k důležitým určovacím znakům (COESEL & MEESTERS, 2007).

Krásivky jsou organismy obývající téměř výhradně sladkovodní stojaté nebo mírně tekoucí vody. Největší množství druhů lze nalézt v oligotrofních až mesotrofních, mírně kyselých až zásaditých habitatech (COESEL, 1982). Druhově nejbohatší bývají rašeliniště, slatiny, okraje rybníků a jezer apod. Poměrně specifické ekologické nároky krásivek a jejich relativně snadná determinace založená na morfologii buněk z nich činí také vhodné objekty pro bioindikaci přírodních podmínek na stanovišti (COESEL, 2001).

Jako dvě různé lokality pro studium sezonní dynamiky krásivek (Desmidiaceae) byla vybrána dvě typově odlišná rašeliniště (NPP Swamp a PR Borkovická blata). COESEL (1982) ve své studii uvádí rozdílné rychlosti generační doby krásivek v různých prostředích. V méně kyselém, eutrofnějším biotopu se vyskytovaly spíše druhy menší velikosti s kratší generační dobou, zatímco v kyselejších, méně úživných biotopech byla větší proporce větších druhů s delší generační dobou. Vybraná lokalita v NPP Swamp odpovídá spíše oligotrofnímu, kyselému biotopu, zatímco PR Borkovická blata jsou spíše mesotrofní s vyššími hodnotami pH.

2. Metodika

Vzorky fyto-bentosu jsem sbíral během dvou různých ročních období (jarní - březen; letní - červen). Na odběrových místech jsem měřil hodnoty pH a konduktivity pomocí kombinovaného měřicího přístroje Combo HI 98129. Jednotlivé vzorky jsem sbíral odsátím perifytou z epipelonu pomocí injekční stříkačky na jednom lineárním transektu (6 vzorků po

10 cm) a na dalších místech v okolí transektu (4 místa na Borkovických Blatech; 5 míst na Swampu). Vzorky jsem konzervoval ve 2 – 4% roztoku formaldehydu a následně v nich určoval četnosti jednotlivých druhů krásivek ve světelném mikroskopu Olympus CX 31. V každém vzorku jsem napočítal prvních nalezených 200 buněk. Druhovou strukturu jsem zjišťoval pomocí analýzy NMDS. V analýzách byl použit Bray-Curtisův index podobnosti (BRAY & CURTIS, 1957). Statistické vyhodnocení jsem provedl pomocí programu Primer[®] (Plymouth Routines In Multivariate Ecology, PRIMER-E Ltd., Plymouth, UK). Pro zjištění korelace mezi druhovým složením, vzdáleností a dalšími faktory (pH, konduktivita) byly užity Mantelovy testy (MANTEL, 1967; SMOUSE et al. 1986).

3. Výsledky a diskuse

3.1. PR Borkovická Blata

Struktura druhového složení založená na NMDS ukazuje, že změny ve složení společenstev (obr. 1, a, b) jsou během sezóny patrné na několika odběrových místech.

Z obrázku (obr. 1-a) je patrné, že na Borkovických blatech se společenstva mezi jarní a letní sezónou nejvíce lišila na stanovištích 7 a 10, zatímco ostatní místa obsahovala přibližně podobné druhové složení v obou obdobích roku. Odběrová místa 7 a 10 byla charakteristická dominancí druhu *Closterium diana*e (až 97 % společenstva) oproti ostatním místům. ROUBAL (1959) ve svém pozorování uvádí početní maximum na Borkovických blatech pro tento druh v období březen – květen. V mém pozorování byl patrný podobný trend ve výskytu. Během sezóny byl zřetelný pokles dominance tohoto druhu a zvýšení četnosti jiných druhů, což mělo za následek zvýšení variability těchto společenstev mezi sezonami. Důsledek tohoto jevu se v ordinačním diagramu projevuje větší vzdáleností jarních a letních odběrů z míst 7 a 10. Ostatní místa byla charakteristická výskytem většího počtu méně dominantních druhů, proto se případná změna v jejich četnosti tolik neprojevila v celkové variabilitě společenstev a následně nepromítla tak výrazně do umístění lokalit v ordinačním prostoru.

Na malém měřítku (transekt; obr. 1-b) se ukazuje, že složení společenstev z jednotlivých odběrových míst je na jaře víceméně podobné, zatímco během sezóny se variabilita těchto společenstev zvyšovala. Zvýšení variability mezi stanovišti mohlo být způsobeno tím, že disturbance nízkými teplotami pod bodem mrazu v zimním období měla za následek snížení variability a zvýšení dominance jednotlivých druhů (CLARKE & WARVICK, 2001). Během sezóny pravděpodobně docházelo na jednotlivých stanovištích k diferenciacím nik a dalším kolonizacím a tím i k větší variabilitě společenstev. Podobné výsledky byly prezentovány i

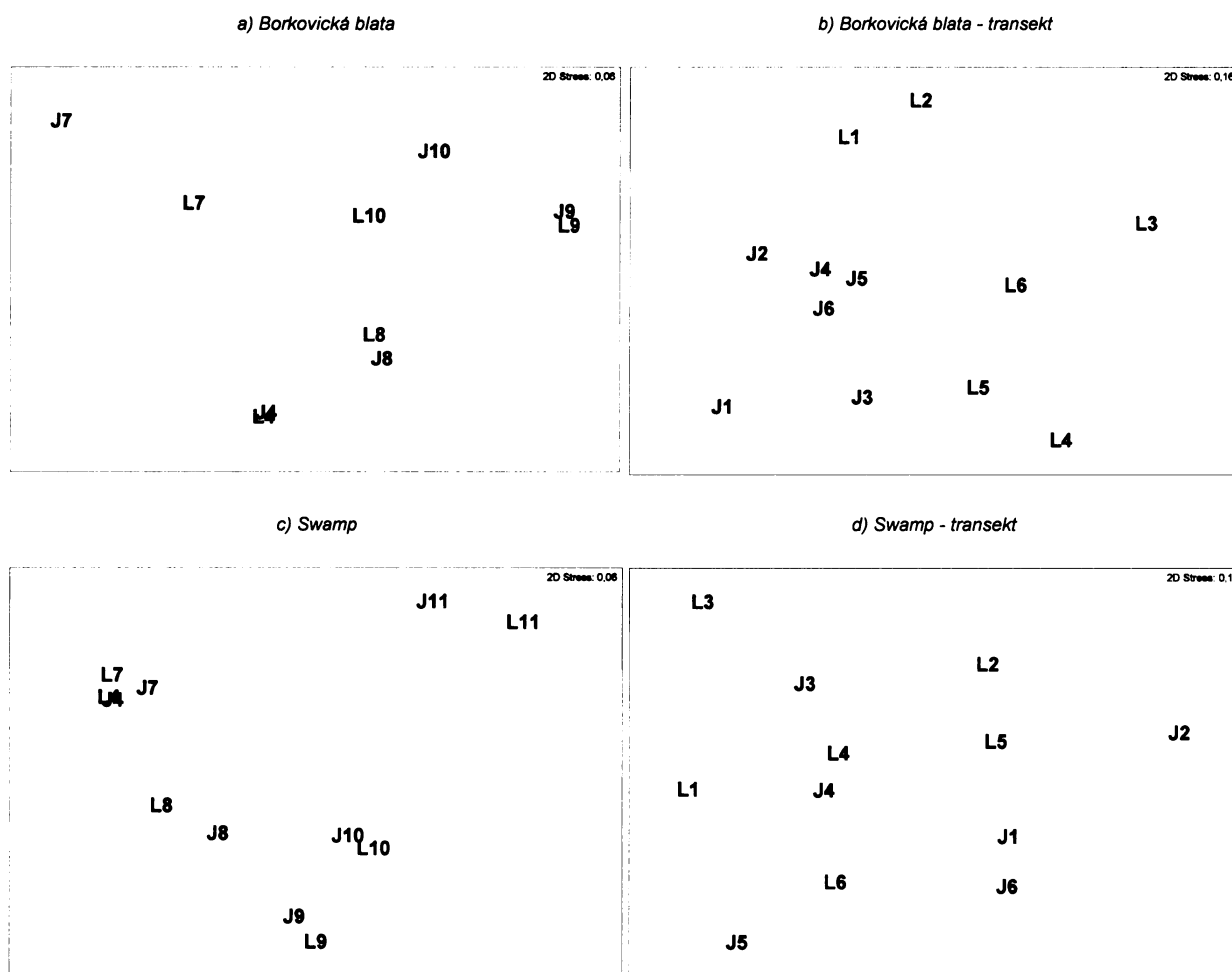
v práci MACHOVÁ-ČERNÁ & NEUSTUPA (2009), kde se také variabilita společenstev během sezóny zvyšovala.

3.2. NPP Swamp

Z výsledků NMDS je vidět, že změny ve složení společenstev mezi sezonami proběhly na několika odběrových místech. Rozdílné složení společenstev během sezóny je patrné nejvíce na odběrových místech 8 a 11 (obr. 1-c). Stanoviště 11 se od ostatních stanovišť nejvíce odlišuje svým druhovým složením. Odlišnost stanoviště 11 byla způsobena mnohonásobně vyšším počtem druhů než na okolních místech. Hodnoty pH a konduktivity na tomto stanovišti byly mírně vyšší než v okolí (pH = 5,36 oproti průměru 4,84 z ostatních stanovišť; konduktivita = 93 $\mu\text{S}/\text{cm}$ oproti průměru 79 $\mu\text{S}/\text{cm}$ z ostatních stanovišť). Substrát v tomto místě byl tvořen převážně epipelonem s rozkládající se rašelinnou biomasou s různou velikostí rozkládajících se částí rašeliníku oproti ostatním místům, která byla, co se struktury substrátu týká, více homogenní. Větší heterogenita substrátu a střední hodnoty konduktivity a pH mohly přispět k větší diferenciaci nik a tím větší diverzitě společenstva. Tento fakt je v souladu se zjištěním, že společenstva krásivek mají obecně vyšší diverzitu ve středních hodnotách než v okrajových hodnotách pH a úživnosti (COESEL, 1982). MACHOVÁ-ČERNÁ & NEUSTUPA (2009) také popisovali rozdílné složení společenstev na dvou různých typech epipelonu (bentos z jemného detritu a bentos s dominancí rašelinné biomasy).

V malém měřítku (transekt; obr. 1-d) se projevovala relativně velká variabilita mezi místy a žádný sezonní efekt nebyl patrný. Hodnoty pH a konduktivity podél transektu se téměř nelišily, proto pravděpodobně neměly vliv na tak výraznou variabilitu společenstev. Na odběrových místech se vyskytovalo poměrně malé množství druhů. Tento fakt mohl způsobit, že případný vliv náhody se více promítl do variability společenstev než v místech, která obsahovala více druhů.

Testování vlivu pH, konduktivity a vzdálenosti na variabilitu ve složení společenstev obou transektů na obou lokalitách pomocí Mantelových testů (MANTEL, 1967; SMOUSE et al. 1986) neukázalo žádnou průkaznou závislost mezi těmito faktory. Vzdálenost patrně neměla vliv na strukturu společenstev díky krátké vzdálenosti transektů. Odběrová místa na transektech byla také velice homogenní, co se struktury substrátu a hodnot pH a konduktivity týká.



Obr. 1.: NMDS vzorků z PR Borkovická blata (a, b) a NPP Swamp (c, d). (J = jarní odběr, L = letní odběr; čísla značí odběrová místa: 1 – 6 = transekt, 7 – 11 = místa v okolí transektu).

4. Závěr

Bakalářská práce shrnuje dosavadní poznatky o prostorové a časové variabilitě společenstev řas v mořských i sladkovodních ekosystémech a ukazuje vlastní výsledky studie sezonní variability společenstev krásivek. Tuto studii bych chtěl rozšířit na celou sezonu v budoucí diplomové práci.

Seznam použité literatury:

- ALLAN, J. D. (1995): *Stream ecology: Structure and function of running waters*, Springer
- ARCHAMBAULT, P. & BOURGET, E. (1996): Scales of coastal heterogeneity and benthic intertidal species richness, diversity and abundance. – *Marine Ecology Progress Series* 136: 111 – 121
- BENEDETTI-CECCHI, L. (2001): Variability in abundance of algae and invertebrates at different spatial scales on rocky sea shores. - *Marine Ecology Progress Series* 215: 79 - 92
- BERGERON, P. & BOURGET, E. (1986): Shore topography and spatial partitioning of crevice refuges by sessile epibenthos in an ice disturbed environment. - *Marine Ecology Progress Series* 28: 129 - 145
- BLUM, J. L. (1960): Algal populations in flowing waters. – *Spec. Publ. Pymatuning Lab Field Biol.* 2: 11 – 21
- BLUM, J. L. (1982): Colonization and growth of attached algae at the Lake Michigan water line. - *Journal of Great Lakes Research* 8: 10 - 15
- BIRCH, L. C. (1957): The Meanings of Competition. - *The American Naturalist* 91: 5 - 18
- BRAY, J. R. & CURTIS, J. T. (1957): An ordination of the upland forest communities of southern Wisconsin. - *Ecological Monographs* 27: 326 - 349
- BURKHOLDER, J. M. (1996): Interactions of benthic algae with their substrata. – In: Stevenson, R. J., Bothwell, M. L. & Lowe, R. L. (eds), *Algal Ecology: freshwater benthic ecosystems*. Academic Press, San Diego: 253 - 297
- BURKHOLDER, J. M., WETZEL R. G. & KLOMPARENS K. L. (1990): Direct comparison of phosphate-uptake by adnate and loosely attached microalgae within an intact biofilm matrix. – *Applied and Environmental Microbiology* 56: 2882-2890
- CALJON, A. G. & COCQUYT, C. Z. (1992): Diatoms from surface sediments of the northern part of Lake Tanganyika. – *Hydrobiologia* 230: 135 - 156
- CAMPEAU, S., MURKLIN, H. R. & TITMAN, R. D. (1994): Relative importance of algae and emergent plant litter to freshwater marsh invertebrates. – *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 51: 681 - 692
- CATTANEO, A., KERIMIAN, T., ROBERGE, M. & MARTY, J. (1997): Periphyton distribution and abundance on substrata of different size along a gradient of stream trophity. – *Hydrobiologia* 357: 101 – 110
- CLARKE, K. R. & WARVICK, R. M. (2001): *Change in marine communities: An approach to statistical analysis and interpretation*. 2nd edition. PRIMER-E Ltd., Plymouth, UK

- COESEL, P. F. M. (1982): Structural characteristics and adaptations of desmid communities. – *Journal of Ecology* 70: 163 – 177
- COESEL, P. F. M. (2001): A method for quantifying conservation value in lentic freshwater habitats using desmids as indicator organisms. - *Biodiversity and Conservation* 10: 177 – 187
- COESEL, P. F. M. & MEESTERS, K. (2007): Desmids of the Lowlands: Mesotaeniaceae and Desmidiaceae of the European Lowlands. - KNNV Publishing, The Netherlands
- COLEMAN, M. A. (2002): Small-scale spatial variability in intertidal and subtidal turfing algal assemblages and the temporal generality of these patterns. - *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 267: 53 - 74
- COLLETI, P. J., BLINN, D. W., PICKART, A. & WAGNER, V. T. (1987): Influence of Different Densities of the Mayfly Grazer *Heptagenia criddlei* on Lotic Diatom Communities. - *Journal of the North American Benthological Society* 6: 270 – 280
- DAYTON, P. K. (1971): Competition, Disturbance, and Community Organization: The Provision and Subsequent Utilization of Space in a Rocky Intertidal Community. - *Ecological Monographs* 41: 351 - 389
- DELLA GRECA, M., FIORENTINO A., MONACO P., PREVITERA L. & SORRENTINO M. (1998): Antialgal phenylpropane glycerides from *Juncus effusus*. - *Natural Product Letters* 12: 263 - 270
- DENICOLA, D. M., MCINTIRE, C. D., LAMBERTI, G. A., GREGORY, S. V., ASHKENAS, L. R. (1990): Temporal patterns of grazer-periphyton interactions in laboratory streams. - *Freshwater biology* 23: 475 – 489
- DESCY, J. P. (1979): A new approach to water quality estimation using diatoms. - *Nova Hedwigia* 64: 305 - 323
- DEYOE, H. R., LOWE R. L. & MARKS J. C. (1992): Effects of nitrogen and phosphorous on the endosymbiont load of *Rhopalodia gibba* and *Epithemia turgida* (Bacillariophyceae). - *Journal of Phycology* 28: 773-777
- DODDS, W. K. & GUDDER, D. A. (1992): The ecology of Cladophora. - *Journal of Phycology* 28: 415 - 427
- EMINSON, D. & MOSS, B. (1980): The composition and ecology of periphyton communities in freshwaters. 1. The influence of host type and external environment on community composition. – *British Phycological Journal* 15: 429 - 446
- FAIRCHILD, G. W., LOWE R. L. & RICHARDSON W. B. (1985): Algal periphyton growth on nutrient-diffusing substrates – An in situ bioassay. - *Ecology* 66: 465-472.

- FLENSBURG, T. & MALMER, N. (1970): Studies on mire vegetation in the Archeam area of south-western Götaland (south Sweden) IV. Benthic algae and their distribution on the Åkhult mire. – *Botaniska Notiser* 123: 269 - 299
- FLENSBURG, T. & SPARLING, J. H. (1973): The algal microflora of a string mire in relation to the chemical composition of water. – *Canadian Journal of Botany* 51: 743 - 749
- GARRITY, S. D. (1984): Some Adaptations of Gastropods to Physical Stress on a Tropical Rocky Shore. – *Ecology* 65: 559 - 574
- GOLDSBOROUGH, L. G. & ROBINSON G. C. (1996): Pattern in wetlands. – In: Stevenson, R. J., Bothwell, M. L. & Lowe, R. L. (eds), *Algal Ecology: freshwater benthic ecosystems*. Academic Press, San Diego: 78 - 117
- GROSS, E. M. (2003): Allelopathy of aquatic autotrophs. - *Critical Reviews in Plant Science* 22: 313-339
- HEATH, C. W. (1988): Primary productivity of an Antarctic continental lake: Phytoplankton and benthic algal mat production strategies. – *Hydrobiologia* 165: 77 - 87
- HILL, W. (1996): Effects of light. - In: Stevenson, R. J., Bothwell, M. L. & Lowe, R. L. (eds), *Algal Ecology: freshwater benthic ecosystems*. Academic Press, San Diego: 121 - 148
- HILL, W. R. & KNIGHT, A. W. (1987): Experimental analysis of the grazing interaction between mayfly and stream algae. – *Ecology* 68: 1955 - 1965
- HOAGLAND, K. D. & PETERSON, C. G. (1990): Effect of light and wave disturbance on vertical zonation of attached microalgae in a large reservoir. – *Journal of Phycology* 26: 450 - 457
- HOLOMUZKI, J. R. & SHORT, T. M. (1988): Habitat Use and Fish Avoidance Behaviors by the Stream-Dwelling Isopod *Lirceus fontinalis*. – *Oikos* 52: 79 – 86
- HUDON, C. & BOURGET, E. (1983): The effect of light on the vertical structure of epibenthic diatom communities. – *Botanica Marina* 26: 317 - 330
- HUSTON, M. (1979): A general hypothesis of species diversity. – *American Naturalist* 113: 81 - 101
- HYNES, H. B. N. (1970): *The Ecology of Running Waters*, University of Toronto press.
- CHARLES, D. F., ACKER, F. W., HART, D. D., REIMER, C. W. & COTTER, P. B. (2006): Large-scale regional variation in diatom-water chemistry relationship: rivers of eastern United states. – *Hydrobiologia* 561: 27 - 57

- CHILTON, E. W., LOWE, R. L. & SCHURR, K. M. (1986): Invertebrate communities associated with *Bangia atropurpurea* and *Cladophora glomerata* in western Lake Erie. - *Journal of Great Lakes Research* 12: 149 - 153
- KEITHAN, E. D. & LOWE, R. L. (1985): Primary productivity and spatial structure of phytolitic growth in streams in the Great Smokey Mountains national Park, Tennessee. - *Hydrobiologia* 144: 121 - 124
- KINGSTON, J. C., LOWE, R. L., STOERMER, E. F. & LUDEWSKI, T. (1983): Spatial and temporal distribution of benthic diatoms in northern Lake Michigan. - *Ecology* 64: 1566 - 1580
- KLOTZ, R. L., CAIN, J. R. & TRAINOR, F. R. (1976): Algal competition in an epilithic flora. - *Journal of Phycology* 12: 363 - 368
- LALONDE, S. & DOWNING, J. A. (1991): Epiphyton biomass is related to lake trophic status, depth, and macrophyte architecture. - *Canadian Journal of Fisheries & Aquatic Sciences* 48: 2285-2291
- LITTLE, C. (2000): *biology of Habitats: The biology of soft shores and estuaries*, Oxford University Press, New York
- LOCK, M. A., WALLACE, R. R., COSTERTON, J. W., VENTULLO, R. M. & CHARLTON, S. E. (1984): River epilithon: Toward a structural-functional model. - *Oikos* 42: 10 - 22
- LOEB, S. L. & REUTER, J. E. (1981): The epilithic periphyton community: a five-lake comparative study of community productivity, nitrogen metabolism and depth distribution of standing crop. - *Verh. Internat. Verein. Limnol* 21: 346 - 352
- LOEB, S.L., REUTER, J. E. & GOLDMAN, C. R. (1983): Littoral zone production of oligotrophic lakes. The contributions of phytoplankton and periphyton. In: *Periphyton of Freshwater Ecosystems* (Wetzel, R. G. ed.), Dr W. Junk Publishers, The Hague: 161 - 167
- LOWE, R. L. (1996): Periphyton patterns in lakes. - In: Stevenson, R. J., Bothwell, M. L. & Lowe, R. L. (eds), *Algal Ecology: freshwater benthic ecosystems*. Academic Press, San Diego: 57 - 76
- LOWE, R. L., ROSEN, B. H. & LARSON, T. M. (1984): Seasonal dynamics of periphyton epiphytic on *Cladophora* in the western basin of Lake Erie. - *Bulletin of North American Benthological Society* 32: 96
- LUCASSEN, E. C. H. E. T., BOBBINK, R., OONK, M. M. A., BRANDRUD, T. E. & ROELOFS, J. G. M. (1999): The effects of liming and reacidification on the growth of *Juncus bulbosus*: a mesocosm experiment. - *Aquatic Botany* 64: 95 - 103

- MACHOVÁ-ČERNÁ & NUSTUPA (2009): Spatial distribution of algal assemblages in a temperate peat bog. - *International Review of Hydrobiology* 94: 40 - 56
- MANTEL, N. (1967): The detection of disease clustering and generalized regression approach. - *Cancer research* 27: 209 - 220
- MAYER, M. S. & LIKENS, G. E. (1987): The importance of algae in a shaded headwater stream as food for an abundant caddisfly (Trichoptera). - *Journal of the North American Benthological Society* 6: 262-269
- MCINTIRE, C. D. (1968): Structural characteristics of benthic algal communities in laboratory streams. – *Ecology* 49: 520 - 537
- MCINTIRE, C. D. & PHINNEY, H. K. (1956): Laboratory studies of periphyton and community metabolism in lotic environments. – *Ecological Monographs* 35: 237 - 258
- METTING, B. (1981): The systematics and ecology of soil algae. – *Botanical Review* 47: 195 - 312
- MINSHALL, G. W. (1978): Autothropy in stream ecosystems. – *BioScience* 28: 767 - 771
- MOELLER, R. E., BURKHOLDER J. M. & WETZEL R. G. (1988): Significance of sedimentary phosphorus to a rooted submersed macrophyte (*Najas flexilis* (Willd.) Rostok. and Schmidt) and its algal epiphytes. - *Aquatic Botany* 32: 261-281
- MOORE, J. W. (1972): Composition and structure of algal communities in a tributary stream of Lake Ontario. – *Canadian Journal of Botany* 50: 1663 – 1674
- MORIN, J. O. & KIMBALL, K. D. (1983): Relationship of macrophyte-mediated changes in the water column to periphyton composition and abundance. – *Freshwater Biology* 13: 403 - 414
- MORISAVA, M. (1968): *Streams: Their Dynamics and Morphology*. McGraw Hill, New York, USA.
- NOVÁKOVÁ, S. (2003): Ecological distribution patterns of desmid species in subalpine regions of the Krkonose Mts (Czech Republic). – *Biologia Bratislava* 58: 697 - 700
- NOVÁKOVÁ, S. (2004): Spatial heterogeneity of the algal flora in subalpine mires in the eastern Krkonoše Mts. (Giant Mountains, Czech Republic). – *Algological studies* 114: 23 - 37
- PADISÁK, J. (1993): The influence of different disturbance frequencies on the species richness, diversity and equitability of phytoplankton in shallow lakes. – *Hydrobiologia* 249: 135 - 156
- PALS, A., ELST, D., MUYLEAERT, K., VAN ASCHE, J. (2006): Substrate specificity of periphytic desmids in shallow softwater lakes in Belgium. – *Hydrobiologia* 568: 159 - 168

- PASSY, S. I. (2001): Spatial paradigms of lotic diatom distribution: A landscape ecology perspective. – *Journal of Phycology* 37: 370 - 378
- PATRICK, R. (1973): Use of algae, especially diatoms, in the assessment of water quality. In: *Biological methods for the assessment of water quality*, ASTM STP 528: 76 - 95
- PETERSON, C. G. & GRIMM N. B. (1992): Temporal variation in enrichment effects during periphyton succession in a nitrogen-limited desert stream ecosystem. - *Journal of the North American Benthological Society* 11: 20-36
- POTAPOVA, M. G. & CHARLES, D. F. (2002): Benthic diatoms in USA rivers: distributions along spatial and environmental gradients. - *Journal of Biogeography* 29: 167–187
- POULÍČKOVÁ, A., NEUSTUPA, J., ŠPAČKOVÁ, J. & ŠKALOUD, P. (2009): Distribution of epipellic diatoms in artificial fishponds along environmental and spatial gradients. – *Hydrobiologia* 624: 81 - 90
- POWER, M. E. (1990): Benthic Turfs vs. Floating Mats of Algae in River Food Webs. – *Oikos* 58: 67 – 79
- RINDI, F. & BATTELLI, C. (2005): Spatio-temporal variability of intertidal algal assemblages of the Slovenian coast (Gulf of Trieste, northern Adriatic Sea). – *Botanica Marina* 48: 96 - 105
- ROBERTS, D. A. & BOYLEN, C. W. (1988): Patterns of epipellic algal distribution in an Adirondack lake. – *Journal of Phycology* 24: 146 – 152
- ROUBAL, J. (1959): Periodicita Desmidiaceí v rašelinné tůňce u Borkovic. - *Sborník Vyšší pedagog. školy v Plzni, Biologie – chemie* 2: 100-171
- ŘÍHOVÁ-AMBRŽOVÁ, J. (2007): *Encyklopedie hydrobiologie: výkladový slovník* [online]. Praha: VŠCHT Praha, 2007. Available from [www: http://vydavatelstvi.vscht.cz/knihy/uid_es-006](http://vydavatelstvi.vscht.cz/knihy/uid_es-006)
- SABUROVA, M. A., POLIKARPOV, I. G. & BURKOVSKY, I. V. (1995): Spatial structure of an intertidal sandflat microphytobenthic community as related to different spatial scales. - *Marine Ecology Progress Series* 129: 229 – 239
- SANTELICES, B. (1990): Patterns of reproduction, dispersal and recruitment in seaweeds. - *Oceanography and Marine Biology: An Annual Review* 28: 177 - 276
- SHERMAN, B. J. & PHINNEY, H. K. (1971): Benthic algal communities of the Metoulis river. – *Journal of Phycology* 7: 269 - 273
- SMOUSE, P. E., LONG, J. C. & SOKAL, R. R. (1986): Multiple regression and correlation extension of the Mantel test of matrix correspondence. - *Systematic Zoology* 35: 627 - 632

- SOININEN, J. (2003): Heterogeneity of benthic diatom communities in different spatial scales and current velocities in a turbid river. *Archiv fur hydrobiologie* 156: 551 - 564
- SOININEN, J. (2004): Assessing the current related heterogeneity and diversity patterns of benthic diatom communities in a turbid and clear water river. – *Aquatic Ecology* 30: 495 – 501
- SOININEN, J., PAAVOLA, R., & MUOTKA, T. (2004): Benthic diatom communities in boreal streams: community structure in relation to environmental and spatial gradients. – *Ecography* 24: 330 - 342
- SOUSA-DIAS, A. & MELO, R. A. (2008): Long-term abundance patterns of macroalgae in relation to environmental variables in the Tagus Estuary (Portugal). - *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 76: 21 - 28
- STARKS, T. L., SCHUBERT, L. E. & TRAINOR, F. R. (1981): Ecology of soil algae. – *Phycologia* 20: 65 - 80
- STEINMAN, A. D. & MCINTIRE, C. D. (1987): Effects of irradiance on the community structure and biomass of algal assemblages in laboratory streams. - *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 44: 1640 - 1648
- STEINMAN, A. D., MCINTIRE, C. D., GREGORY, S. V., LAMBERTI, G. A., & ASHKENAS, L. R. (1987): Effects of herbivore type and density on taxonomic structure and physiognomi of algal assemblages in laboratory streams. - *Journal of the North American Benthological Society* 6: 175 - 188
- STEVENSON, R. J. (1996): Patterns of benthic algae in aquatic ecosystems. – In: Stevenson, R. J., Bothwell, M. L. & Lowe, R. L. (eds), *Algal Ecology: freshwater benthic ecosystems*. Academic Press, San Diego: 3 – 30
- STEVENSON, R. L. & STOERMER, E. F. (1981): Quantitative differences between benthic algal communities along a depth gradient in Lake Michigan. – *Journal of phycology* 17: 29 - 36
- STOCKNER, J. G. & SHORTREED, K. R. S. (1976): Autotrophic production in in Carnation Creek, a coastal rainforest stream on Vancouver island, British Columbia. - *Journal of the Fisheries Research Board of Canada* 33: 1553 - 1563
- TALLING, J. F. & PARKER, J. E. (2002): Seasonal dynamics of phytoplankton and phytobenthos, and associated chemicals interactions, in a shallow upland lake (Malham Tarn, northen England). – *hydrobiologia* 487: 167 - 181

- TOMASZEWICZ, G.H. (1994): Abundance and composition of the desmid flora in a series of peat pits, in relation to pH and some habitat parameters. – *Biologia Bratislava* 49: 519 - 524
- TRISKA, F. J., KENNEDY, V. C., AVANZINO, R. J., ZELLWEGER, G. W. & BENCALA, K. E. (1989): Retention and transport of nutrients in a third-order stream: Channel processes. – *Ecology* 70: 1877 - 1892
- VAN DER VALK, A. G. (2006): *The biology of fresh water wetlands*, Oxford University Press Inc., New York
- WETZEL, R. G. (1964): A comparative study of the primary production of higher aquatic plants, periphyton, and phytoplankton in a large, shallow lake. - *Internationale Revue der gesamten Hydrobiologie und Hydrographie* 49: 1 - 61
- WETZEL, R. G. (1983): *Limnology*. 2nd edition, Saunders College Publishing, New York.
- WHITFORD, L. A. (1960): The current effect and growth of fresh-water algae. - *Transactions of the American Microscopical Society* 79: 302 – 309
- WILLIAM, M. & LEWIS, JR. (1983): A revised classification of lakes based on mixing. - *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 40: 1779 – 1787
- WOELKERLING, W. J. (1976): Wisconsin desmids. I. Aufwuchs and plankton communities of selected acid bogs, alkaline bogs, and closed bogs. – *Hydrobiologia* 48: 209 - 232