

Univerzita Palackého v Olomouci

Přírodovědecká fakulta

Katedra zoologie a ornitologická laboratoř



Biologie a ekologie pošvatek rodů

Amphinemura a Nemurella

Bakalářská práce

Lucie Sucháčková

Chemie pro víceoborové studium – Biologie

Forma studia: Prezenční

Vedoucí práce: RNDr. Vladimír Uvíra, Dr.

Olomouc 2019

Prohlášení:

Prohlašuji, že jsem bakalářskou práci vypracovala samostatně, výhradně s použitím uvedených literárních zdrojů a pod vedením RNDr. Vladimíra Uvíry, Dr.

V Olomouci dne:

Podpis:

Poděkování

Děkuji vedoucímu bakalářské práce RNDr. Vladimíru Uvírovi, Dr. za cenné rady a připomínky ke psaní této práce.

Bibliografická identifikace

Autor: Lucie Sucháčková

Název práce: Biologie a ekologie pošvatek rodů *Amphinemura* a *Nemurella*

Typ práce: Bakalářská práce

Pracoviště: Katedra zoologie a ornitologická laboratoř

Vedoucí práce: RNDr. Vladimír Uvíra, Dr.

Rok obhajoby práce: 2019

Abstrakt

Tato bakalářská práce je literární rešerší shrnující publikované údaje o biologii a ekologii vybraných druhů pošvatek rodů *Amphinemura* a *Nemurella* v zemích střední Evropy. Konkrétní zájem jsem směřovala do ekoregionu Střední vysočiny, Karpat, Maďarské nížiny a především Alp. V Alpském ekoregionu probíhal po dlouhá léta projekt RITRODAT, na jehož základě tato bakalářská práce vznikla. Cílem mé práce je seznámení s charakteristikou pošvatek výše zmíněných rodů, jejich taxonomickým zařazením, morfologií těla, životními cykly, prostředím, ve kterém jsou rozšířeny a také s faktory, které tyto organismy přímo ovlivňují.

Klíčová slova: *Amphinemura*, environmentální faktory, morfologie, *Nemurella*, pošvatky (Plecoptera), projekt RITRODAT, rozšíření, vodní hmyz, životní cykly

Počet stran: 41

Jazyk: český

Bibliographical Identification

Author: Lucie Sucháčková

Title: The biology and ecology of the *Amphinemura* and *Nemurella* species

Type of thesis: Bachelor thesis

Department: Department of zoology and Laboratory of Ornithology

Supervisor: RNDr. Vladimír Uvíra, Dr.

The year of presentation: 2019

Abstract

The bachelor thesis is literary research summarizing published data about biology and ecology of selected plecoptera (stoneflies) species *Amphinemura* and *Nemurella* in the countries of Central Europe. I was particularly interested in the ecoregions of the Central Highlands, the Carpathians, the Hungarian Lowlands and above all the Alps. The RITRODAT project, which has been going on for many years in the Alpine ecoregion, is the basis for this bachelor thesis. The aim of my work is to inform about the characteristics of the stoneflies of the above mentioned genera, their taxonomic classification, body morphology, the life cycles, the environment in which they are widespread and also the factors directly affecting these organisms.

Keywords: aquatic insect, *Amphinemura*, environmental factors, expansion, life cycle, morphology, *Nemurella*, RITRODAT project, stoneflies (plecoptera)

Number of pages: 41

Language: Czech

Seznam obrázků

| | |
|---|----|
| Obr. 1: Fylogenetický strom pošvatek | 3 |
| Obr. 2: Morfologie těla larvy pošvatky | 5 |
| Obr. 3: Rozšíření rodu <i>Nemurella</i> | 10 |
| Obr. 4: Končetina nymfy <i>Nemurella pictetii</i> | 11 |
| Obr. 5: Vajíčka <i>Nemurella pictetii</i> | 12 |
| Obr. 6: Rozšíření rodu <i>Amphinemura</i> | 15 |
| Obr. 7: Prosternální žábry rodu <i>Amphinemura</i> | 16 |
| Obr. 8: Cerky larev <i>Amphinemura stanfussi</i> | 17 |
| Obr. 9: Abdomen dospělců <i>Amphinemura standfussi</i> | 18 |
| Obr. 10: Cerky larev <i>Amphinemura borealis</i> | 19 |
| Obr. 11: Cerky larev <i>Amphinemura triangularis</i> | 20 |
| Obr. 12: Abdomen dospělců <i>Amphinemura triangularis</i> | 21 |
| Obr. 13: Cerky larev <i>Amphinemura sulcicollis</i> | 22 |
| Obr. 14: Abdomen dospělců <i>Amphinemura sulcicollis</i> | 23 |
| Obr. 15: Pyramidální emergenční past | 28 |
| Obr. 16: Životní cyklus pošvatek | 32 |
| Obr. 17: Schéma larvy pošvatky | 33 |

Obsah

| | |
|---|----|
| Seznam obrázků | vi |
| 1 Úvod a cíle práce | 1 |
| 2 Pošvatky (Plecoptera) | 2 |
| 2.1 Taxonomické zařazení..... | 2 |
| 2.2 Rozšíření a životní prostředí..... | 3 |
| 2.3 Morfologie pošvatek..... | 4 |
| 2.4 Životní cykly | 6 |
| 3 Pošvatky rodu <i>Nemurella</i> | 9 |
| 3.1 Taxonomické zařazení..... | 9 |
| 3.2 Rozšíření..... | 9 |
| 3.3 Životní prostředí | 10 |
| 3.4 Morfologie těla | 10 |
| 3.5 Životní cyklus | 11 |
| 4 Pošvatky rodu <i>Amphinemura</i> | 14 |
| 4.1 Taxonomické zařazení..... | 14 |
| 4.2 Rozšíření..... | 14 |
| 4.3 Životní prostředí | 15 |
| 4.4 Morfologie pošvatek rodu <i>Amphinemura</i> | 15 |
| 4.5 Životní cykly | 16 |
| 4.6 Biologie a ekologie pošvatek rodu <i>Amphinemura</i> osídlující ekoregiony střední Evropy | 16 |
| 5 Vliv enviromentálních faktorů na životní cykly pošvatek..... | 24 |
| 5.1 Teplota..... | 24 |
| 5.2 Kyslík | 24 |
| 5.3 pH..... | 25 |
| 5.4 Rychlost proudu a sediment dna..... | 25 |

| | | |
|-----|---|----|
| 6 | Projekt Ritrodat Lunz | 27 |
| 6.1 | Lokalita..... | 27 |
| 6.2 | Emergenční pasti | 28 |
| 7 | Praktická část bakalářské práce | 29 |
| 8 | Didaktická část | 30 |
| 8.1 | Zařazení učiva – RVP a plán výuky | 30 |
| 8.2 | Rozbor učiva – pošvatky (Plecoptera)..... | 30 |
| 8.3 | Pracovní list – pošvatky..... | 32 |
| 9 | Závěr | 34 |
| 10 | Literatura | 36 |

1 Úvod a cíle práce

Hmyz je rozšířen kosmopolitně, z čehož vyplývá, že se obecně přizpůsobil širokému spektru podmínek prostředí. I přesto jsou však některé druhy vázané jen na malé, poměrně izolované oblasti. Důvodů najdeme hned několik: může jít o konkurenční vyloučení, potřebné zdroje pro existenci přítomné jen v určitých lokalitách, nebo omezenou schopnost se šířit, což je zřejmě jeden z důvodů areálu rozšíření i některých druhů řádu Plecoptera.

Pošvatky řadíme mezi hemimetabolní hmyz, tedy hmyz s proměnou nedokonalou. Larvální fáze je přísně vázána na prostředí proudivých úseků chladnějších vod zejména v oblastech s vyšší nadmořskou výškou. Mezi bentickými bezobratlými je zastoupena řada druhů citlivých jen na úzké rozmezí působících faktorů. A právě i pošvatky můžeme mezi tyto druhy zařadit. Patří k bioindikátorům čistých, okysličených vod s určitými nároky na výše zmíněné průtokové vlastnosti a jakýkoliv zásah do životního prostředí těchto organismů se promítne i do jejich životní historie.

Cílem mé práce je představit tento v mnohém zajímavý řád, přiblížit prostředí, které obývají, potravní návyky a někdy poměrně složité vývojové cykly zahrnující řadu morfologických změn dvou vybraných rodů a jejich evropských zástupců. Závěr práce je věnován projektu RITRODAT, popisu lokality, ve které byl tento projekt realizován a emergentních pastí sloužících k odchytu emergujícího hmyzu.

2 Pošvatky (Plecoptera)

Název řádu plecoptera pochází z řeckého plecos, v překladu složený a pteron – křídlo, čímž se odkazuje na schopnost dospělých jedinců složit křídla vodorovně nad zadeček (Fochetti & Tierno de Figueroa 2007). Pošvatky procházejí třemi základními životními etapami. Vajíčka a larvální fáze jsou vázány na vodní prostředí a terestrickými dospělými jedinci připravenými k rozmnožování a předání svých genů do dalších generací. U některých druhů dochází k rozmnožování na jaře (DeWalt 2015), kdy může být na zemi ještě snít, na kterém můžeme vidět dospělé jedince. To je důvod, proč jsou některé pošvatky (Capnidae) občas označovány jako „winter stoneflies“ (Lancaster & Downes 2013).

Obecně platí, že pošvatky jsou špatnými letci a mají tak omezenou schopnost se rozšířit. Ve skutečnosti však patří asi jen jedna pětina evropských druhů mezi mikroendemika, žijící v malých oblastech, zejména v pohořích (Graf et al. 2009).

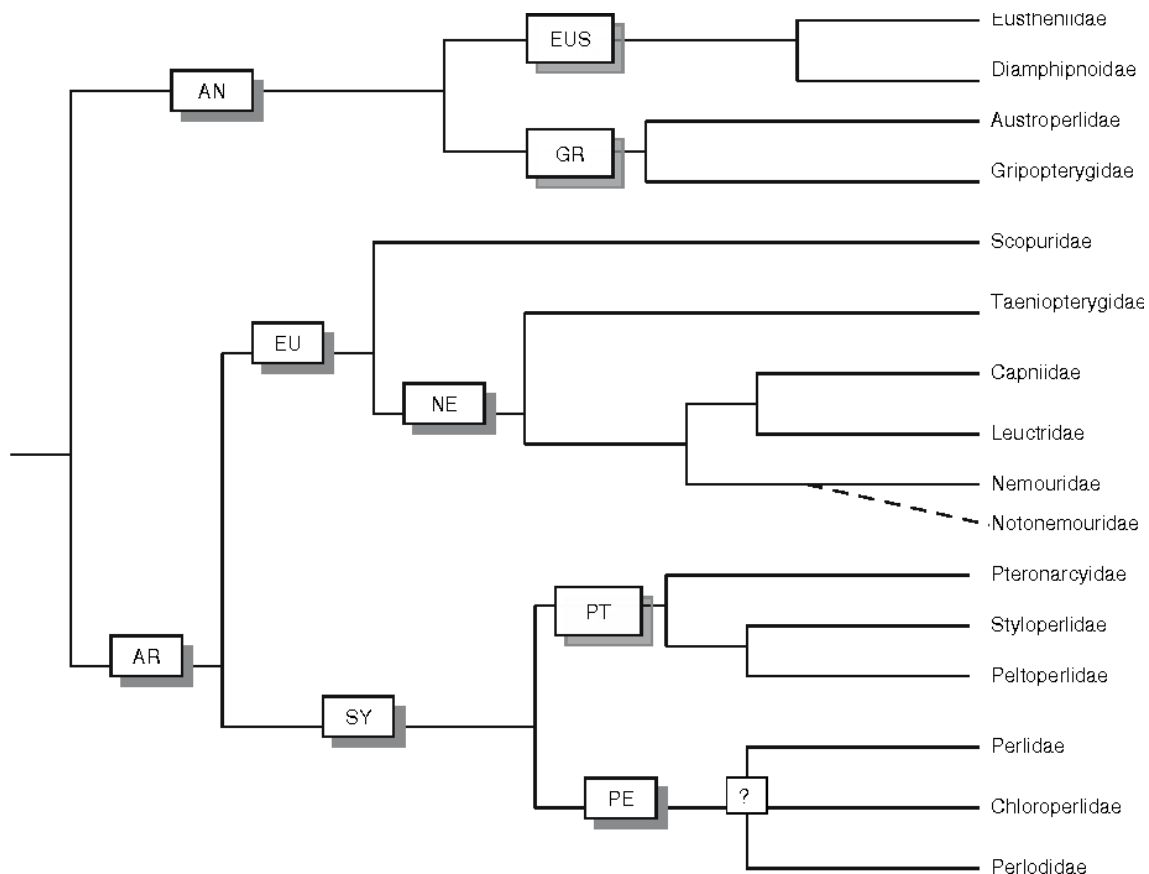
2.1 Taxonomické zařazení

Hmyz je jednou z druhově nejbohatších skupin organismů. (Bojková et al. 2014). Avšak biodiverzita sladkovodních stanovišť, jejichž součástí je i tento řád, v současné době značně klesá (Ricciardi & Rasmussen 1999). Pošvatky jsou malým řádem exopterygoidního (hemimetabolního) hmyzu, s dlouhými fosilními záznamy, které sahají až do vrchního karbonu. Oběma dnešním podřádům Arctoperlaria i Antarctoperlaria jsou velmi blízké i permské fosílie. Během vrchního triasu se začaly objevovat čeledi známé z dnešní doby (Krno 2013).

Tento řád patří společně se švábi (Blattodea), kudlankami (Mantodea), strašilkovci (Mantophasmatodea), drobnělkami (Zoraptera) a dalšími řády do skupiny novokřídli (Neoptera). Tato skupina je společně se skupinou starokřídliých (Paleoptera) zahrnující řády jepice (Ephemeroptera) a vážky (Odonata) řazena do skupiny jevnočelistných (Ectognatha). Jevnočelistní patří spolu se skrytočelistnými (Entognatha) do nadřazeného taxonu šestinozí (Hexapoda).

Řád Plecoptera se skládá z 16 čeledí (Fochetti & Tierno de Figueroa 2007) a zahrnuje více než 3300 světových druhů (Fochetti & Tierno de Figueroa 2008), z nichž asi 570 se vyskytuje v Evropě a přilehlých regionech. Řád Plecoptera může být rozdělen na dvě hlavní linie, podřády Arctoperlaria (zahrnující 12 čeledí) a Antarctoperlaria (zahrnující 4 čeledi) (viz. Obr. 1). Na severní polokouli jsou přítomny výlučně jen

Arcoperlaria (Graf et al. 2009). Tato linie je rozdělena do dvou skupin – Euholognatha a Systellognatha, které sdílí několik morfologických synapomorfí (Terry 2003). Rody *Amphinemura* a *Nemurella* řadíme do čeledi Nemouridae.



Obr. 1: Fylogenetický strom pošvatek (Boumans & Johnsen 2014), podčeď Antarcoperlaria (AN) a Arcoperlaria (AR), skupiny Euholognatha (EU) a Systellognatha (SY).

2.2 Rozšíření a životní prostředí

Rozšíření pošvatek je prakticky kosmopolitní (Lellák a kol. 1982). Žijí ve velkém množství biotopů a velmi se liší ve svých ekologických preferencích. Některé druhy upřednostňují ekosystémy stojatých vod, jiné vody tekoucí, upřednostňují i rozdílné zóny řek, od pramenů až po velké řeky, i různé typy mikrohabitatů. Mají i odlišné nároky na potravu (Graf et al. 2009).

Pošvatky jsou významnou součástí makrozoobentosu čistých, většinou studených toků mírného pásma (Lellák a kol. 1982). Jejich larvy jsou tedy dobrým ukazatelem čistoty vod (Tuyfekchieva et al. 2014). Výjimečné nejsou však ani v oblastech okolo rovníku (Lancaster & Downes 2013). V nich je výskyt pošvatek vázán spíše na vysokohorské polohy. Jejich existenci můžeme zcela vyloučit jen na

izolovaných ostrovech (Lellák a kol. 1982) a Antarktidě (Zwick 1973). I když nymfy pošvatek dávají přednost určitým oblastem a dospělí jedinci nemají striktně omezenou oblast života, rozšíření většiny druhů je dobře definované. Na území České Republiky se vyskytuje 115 druhů, patřících do 23 rodů a 7 čeledí (Soldán et al. 2008). Většina druhů je citlivá na klimatické změny prostředí (Krno 2013). Největší druhová rozmanitost je vázána na horské oblasti, a postupně s rostoucí šířkou a hloubkou řek se biodiverzita snižuje (Graf et al. 2009).

Velký vliv na rozšíření těchto organismů, ale i na rozmanitost druhů má znečištění toků. K silným a dlouhodobým změnám ve výskytu pošvatek, došlo kolem 70. let 20. století, a to i u nás, v České Republice, kvůli nadměrnému organickému znečištění vod v důsledku intenzifikace průmyslu, zemědělství a urbanizace. (Soldán a kol. 2014). V České Republice je momentálně na červeném seznamu kriticky ohrožených 18 druhů pošvatek. Ohrožených je 15 druhů (Helešic a kol. 2005). Naopak stoupá hojnost druhů s vyšší ekologickou amplitudou (Krno 2013).

2.3 Morfologie pošvatek

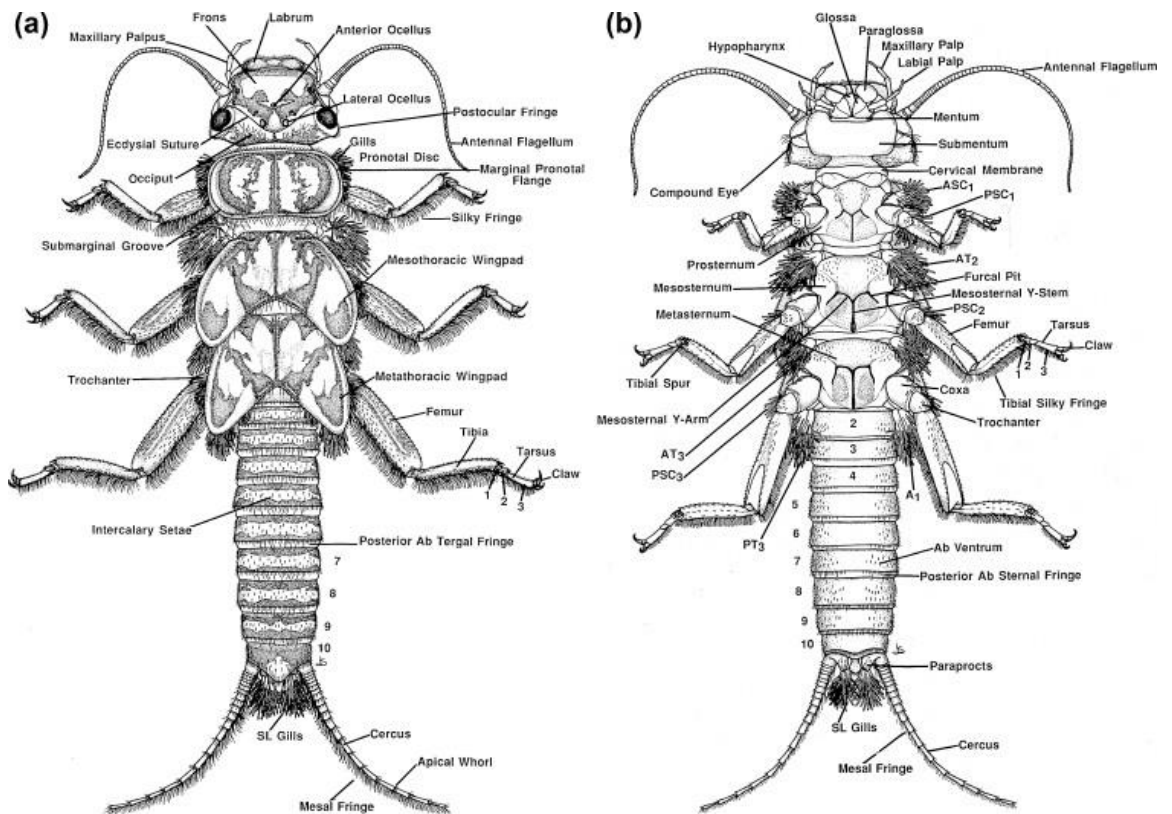
Larvy

Nedospělá stádia pošvatek se nazývají nymfy, larvy, nebo najády (DeWalt et al. 2015). Najády jsou velmi podobné dospělým jedincům. I přesto u nich najdeme významné rozdíly ve stavbě ústního ústrojí, což souvisí s příjmem potravy, v absenci genitálií a křídel (Raušer, 1980).

Hlava je prognátního typu. Jsou na ní dvě složené oči, dvě nebo tři jednoduchá očka, nazývaná ocelli a pár nitkovitých tykadel. Z uspořádání mandibul a maxill lze usuzovat na potravní zvyklosti. Hrudník se skládá ze tří částí – prothorax (předohruď), mesothorax (středohruď) a metathorax (zadohruď) (DeWalt et al. 2015). Tři páry kráčivých končetin opatřených dvěma háčky jsou ve většině případů rozkročeny široce do stran. U některých druhů najdeme na končetinách hřebínky trnů uzpůsobené pro hrabání v bahně (Lellák a kol. 1982), ale i husté lemy chloupků pro lepší pohyb ve vodě (Krno 2013). Na dorzální straně druhého a třetího článku hrudi je vždy jeden pár pochev křídel (Lellák a kol. 1982). Samotná křídla však chybí (Lancaster & Downes 2013). Na deseti-člávkovém zadečku jsou umístěny dva dlouhé tuhé štěty (viz. Obr. 2) (Lellák a kol. 1982).

Najādy dýchají celým povrchem těla, nebo pomocí tracheálních žaber. Ty můžeme najít např. na spodní straně prothoraxu, na bázi končetin, ale i na zadečku mezi

štěty. Podle umístění tedy rozlišujeme žábry pleurální, anální, prosternální, laterální a coxální (Lellák a kol. 1982).



Obr. 2: Morfologie těla larvy pošvatky (Stewart & Stark 2002), pohled z a) dorzální a b) ventrální strany.

Imaga

Dospělí jedinci mají štíhlé, dorsoventrálně zploštělé tělo, tmavě hnědé barvy, o velikosti 5–30 mm. Hlava je buď orthognátní – ústní ústrojí směřuje kolmo dolů, nebo prognátní – s ústním ústrojím směřujícím dopředu (Lellák a kol. 1982). Typ ústního ústrojí je kousací. Kusadla jsou však ve většině případu redukována (Krno 2013), z čehož můžeme vyvodit, že takoví dospělci již potravu nepřijímají. Dvě složené oči střední velikosti jsou doplněny třemi ocelli. Na hlavě jsou dlouhá, nitkovitá a mnoho-člávková tykadla (Lellák a kol. 1982).

Všechny tři hrudní články jsou volné. Většina dospělých jedinců má na středo- a zadohrudí vždy po páru skládaných křídel s kouřovým zbarvením (Krno 2013) a s jednoduchou žilnatinou, kdy zadní křídla jsou často širší než přední. Setkáme se ale i s druhy, u kterých jsou křídla v různé míře redukována (DeWalt et al 2015). V klidu je pošvatky skládají horizontálně nad zadečkem (Krno 2013). Na každém hrudním článku

je jeden pár kráčivých končetin (Lellák a kol. 1982), uzpůsobených k přichycení na povrchu kamenů či vegetace (Clark 1934). Tarsus je tříčlankový, zakončený dvěma drápkami a mezi drápkami je přívěšek, tzv. empodium (Lellák a kol. 1982).

Zadeček je štíhlý, stejně jako u najád desetičlankový, zakončený dlouhými symetrickými štěty. Někdy štěty mohou chybět (Lellák a kol. 1982). Jedenáctý článek je modifikován na pomocné kopulační orgány. U samců na dvě subanální destičky (paraprokty) a nepatrnou supraanální destičku (epiprokt). Na ventrální straně zadečku můžeme u některých druhů najít subgenitální destičku s bubnujícím lalokem, pomocí něhož vysílají samečci k samičkám signály. Ty jsou druhově specifické. Pohlavní otvor samiček je situován na osmém článku zadečku a je krytý subgenitální destičkou (Krnó 2013). Tracheální systém je poměrně dokonalý. Rudimentární tracheální žábry najdeme umístěné za hlavou, na člancích těla i zadečku (Lellák a kol. 1982).

2.4 Životní cykly

Nezbytnou a klíčovou událostí pro zachování druhu a přetrvání populace je reprodukce. Všechny druhy pošvatek se rozmnožují jen jednou za život, jsou tzv. semelparní. Životní cyklus je dlouhý, často trvá déle než rok, a to i pro to, že existuje mnoho vývojových stádií larev, tzv. instarů, nebo mohou pošvatky prodělat stádium diapauzy a pozastavit tak svůj vývoj v larvální fázi nebo ve stádiu vajíčka (Lancaster & Downes 2013). Vývoj pošvatek v nižších zeměpisných šířkách není rychlejší, i když se jedná o poikilotermní organismy, u kterých vyšší teploty urychlují metabolismus a tím i vývoj. Zejména proto, že ve vyšších zeměpisných šířkách se zkracuje délka vegetačního období a organismy jsou tak nuceny růst a vyvíjet se rychleji než jejich jižní protějšky (Rotvit & Jacobsen 2014). V každém případě je ovšem životní cyklus načasován tak, aby larvy, případně vajíčka ve stádiu diapauzy, nebyly vystaveny příliš vysokým teplotám (Lancaster & Downes 2013).

Vajíčka

U různých druhů pošvatek probíhá vývoj i líhnutí vajíček během různých teplot a za různě dlouhou dobu (Lillehammer et al. 1989). Vajíčka jsou obecně kulovitá, někdy s trojúhelníkovitým průřezem. Většina pošvatek má membránovitá vajíčka, jiné druhy je mají sklerotizovaná. Nakladená vajíčka, která jsou opatřena želatinovou matricí jsou nalepována na substrát, ostatní jsou unášena proudem (DeWalt et al 2015).

Vajíčka pošvatek můžeme rozdělit do tří skupin podle vývoje: bez diapauzy, s diapauzou a ovoviviparie. Diapauza je fáze, kdy je aktivita metabolismu silně snížena a vývoj je tím pozastaven (Lillehammer et al. 1989). Je ovlivněna fotoperiodou, teplotou, dostupností potravy, hormonálně i geneticky (Capinera 2008). Vajíčka, která nemají stádium diapauzy mohou vlivem snížené teploty na bod mrazu (Lillehammer et al. 1989) nebo naopak zvýšenou teplotou během léta (Bottová & Derka 2013) prodělat klidové stádium také. Během klidového stádia tolerují dokonce i zmrazení. Tento typ vývoje najdeme např. u *Amphinemura standfussi*.

Vajíčka, která během vývoje podstoupí diapauzu klade jen několik málo druhů. Vývoj vajíčka trvá po dobu, než jsou hlava a ostatní části těla zárodku viditelná. Poté se vývoj zastaví přibližně na sedm až osm měsíců. Po ukončení diapauzy se embryo ve vajíčku otočí a vývoj pokračuje (Lillehammer et al. 1989). Diapauza je zřejmě adaptací na sucho, vysoké teploty a nedostatek kyslíku ve vodě (DeWalt et al. 2015). Např. druh *Isoperla obscura*. Ovoviviparie byla pozorována pouze u jediného druhu *Capnia bifrons*.

Larvy

V larvální fázi dochází především k růstu těla. Tuhý exoskelet, který chrání larvu, však omezuje velikost každého instaru, a proto musí být pravidelně svlékán a nahrazován exoskeletem větším. Proces svlékání se označuje jako moulting. Jednotlivé instary se přitom od sebe nemusí výrazně lišit, ale přesto určité rozdíly v proporcích těla pozorujeme mezi prvním a posledním instarem (Lancaster & Downes 2013). Růst larev probíhá zejména v podzimním a zimním období, avšak k nejrychlejšímu růstu dochází na jaře, kdy teplota vody stoupá (Teslenko 2013). Ne vždy mají larvy pro svůj vývoj vhodné podmínky. Ale díky fenotypové plasticitě mohou své fitness optimalizovat (Dahl & Peckarsky 2003).

U některých druhů pošvatek byly během různých stupňů larválního vývoje zaznamenány odlišné nároky na potravu (Bottová et al. 2013). Nižší vývojové stupně larválních stádií se živí jemným detritem, méně detritem hrubším (Krno 2013), ale částečně i malým množstvím řas (Fuller & Kenneth 1979). Většina vyšších instarů je dravých, a proto se u nich během evoluce vyvinula poměrně velká a široká hlava se srpovitými kusadly. Potravu tvoří drobný vodní hmyz, například larvy dvoukřídlých, jepice, červi, či pakomáři. U některých druhů byl dokonce popsán kanibalismus (Lellák

a kol. 1982). Stejně tak najdeme druhy herbivorní a omnivorní. (Lellák a kol. 1982), ale i zástupce živící se houbami (Bottová et al. 2013).

Imaga

Dospělí jedinci neboli imaga, jsou suchozemští a obývají vegetaci podél potoka, nebo jezera, ve kterém probíhal jejich larvální vývoj (DeWalt et al 2015). Délka života dospělého se u jednotlivých druhů liší a může trvat několik dní až týdnů (Lancaster & Downes 2013). Samičky žijí většinou jeden až dva týdny. Vajíčka kladou za letu do řeky, nebo sedí na hladině a vaječnou hmotu postupně uvolňují. Většina druhů je univoltinních (ročních), ale najdeme i druhy semivoltinní, které vyžadují delší životní cyklus, dvou až tří let (Stewart & Ricker 1997).

3 Pošvatky rodu *Nemurella*

Nemurella je jedním z rodů čeledi Nemouridae s jediným druhem, *Nemurella pictetii* (Wolf & Zwick 1989). I přesto, že má tento rod pouze jediného zástupce, je eurytermní a hojně rozšířen (Graf et al. 2009).

3.1 Taxonomické zařazení

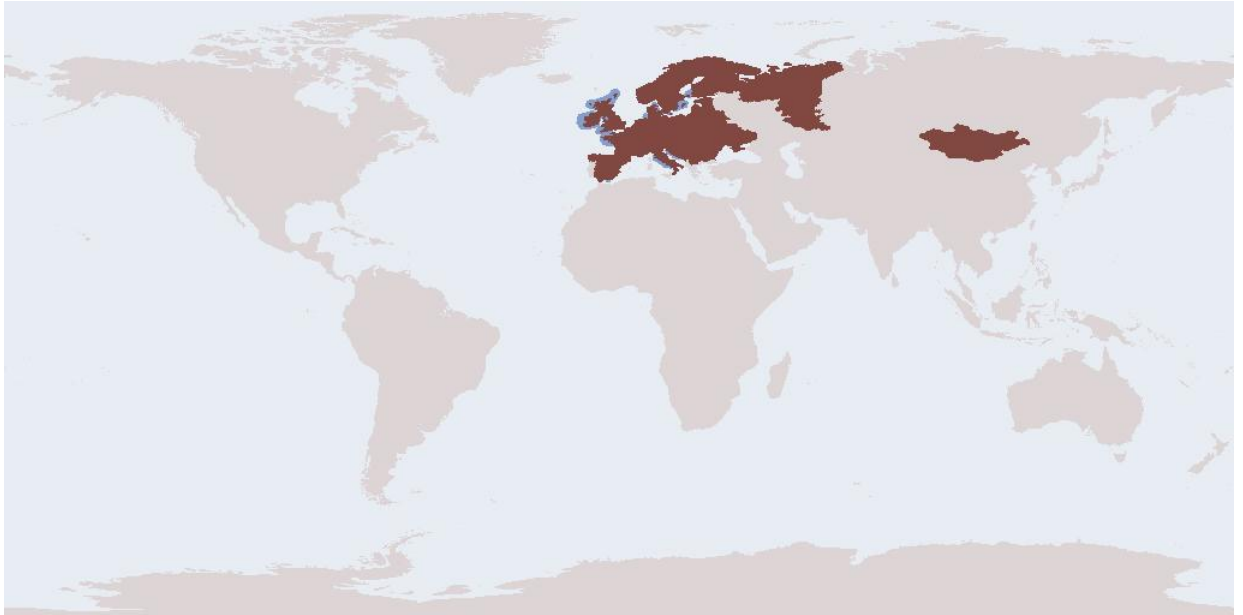
Rod *Nemurella* řadíme společně s dalšími 12 rody do čeledi Nemouridae a dalších taxonomických jednotek následovně:

| | |
|-----------|------------------|
| | Hexapoda |
| | Pterygota |
| | Neoptera |
| Řád: | Plecoptera |
| Nadčeleď: | Nemourinae |
| Čeleď: | Nemouridae |
| Rod: | <i>Nemurella</i> |

3.2 Rozšíření

Nemurella pictetii je jedním z nejrozšířenějších druhů čeledi *Nemouridae*. Najdeme ji na stanovištích téměř po celé Evropě (Wolf & Zwick 1989) s výjimkou Kavkazu, Itálie, Korsiky, Malty, Pontské oblasti a Islandu. Velmi vzácně je tento druh zastoupen ve Velké Británii (Graf et al. 2009).

Nemurella pictetii se vyskytuje v nadmořských výškách menších než 2900 m. n. m. a ve vodách s nižší hodnotou pH (Graf et al. 2009). V České Republice je tento druh rozšířen na území Čech i Moravy (Bojková & Soldán 2013), např. v Bílých Karpatech a Vizovické vrchovině (Bojková et al. 2012) a zatím nepatří mezi druhy ohrožené (Bojková & Soldán 2013).



Obr. 3: Rozšíření rodu *Nemurella* (DeWalt & kol., 2018).

3.3 Životní prostředí

Prostředí, ve kterém má tento druh optimální podmínky pro život je taktéž velmi rozmanité. Od eukrenální zóny, která tvoří přechod mezi podzemní a povrchovou vodou, přes bystřiny, horní úseky pstruhového pásma, kde jsou teploty rovny nebo menší devíti stupňů, a další zastíněné toky horských oblastí, kde jsou teploty o několik stupňů vyšší. Výjimkou nejsou ale ani nížinné a střední úseky řek a pomalu tekoucí potoky nebo jezera, ve kterých jsou teploty velmi variabilní a zejména v létě mohou dosáhnout i více než 20 °C. *Nemurella pictetii* preferuje nízké hodnoty pH (Graf et al. 2009).

Druhy jsou často omezeny na určitý typ mikrohabitátů, které úzce souvisí se substrátem, rychlostí toku, hydrologickými i tepelnými režimy a dostupností potravy. *Nemurella pictetii* se vyskytuje na široké škále substrátů: na pelálu čili jemných bahnitých sedimentech o velikosti zrn menší než 0,063 mm, akálu –jemných až středně zrnitých štěrcích o velikosti zrn 2–20 mm, megalitálu – kamenech a balvanech o velikosti větší než 20 cm, dále na hrubých a jemných částicích organické hmoty a úlomcích dřeva, kořenů a větví (Graf et al. 2009).

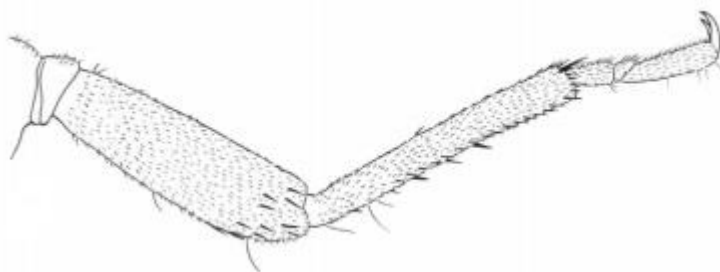
3.4 Morfologie těla

Všechny druhy čeledi Nemouridae sdílejí několik nesporných apomorfí – u dospělých jedinců jsou to makadla spodního pysku neboli labiální palpy s velkým diskovým

koncovým úsekem, břišní nervové vlákno s pouze pěti volnými gangliemi a varlata (testes) ve tvaru hvězdy s nepárovým semenným váčkem (Zwick 2000).

Larvy

Larvy mají zavalité tělo s dlouhými anténami, kráčivými končetinami, jejichž druhý tarsální segment je kratší než první (viz. Obr. 4) (Kriská 2014) a štěty, delší než celé tělo, mají pokryté štětinami (Krno 2013). Pochvy křídel jsou odchýlené od osy těla a externí metamorfóza do plně hodnotných křídel vyžaduje svlečení nejméně tří instarů. Velmi důležitý je proces dospívání a příbytku hmotnosti během posledního instaru, který trvá dokonce i několik týdnů. V průměru podstupují samičky o jedno svlékání víc, i proto zřejmě dosahují větší velikosti těla, než ve stejné generaci vylíhnutí samečci (Zwick 1991). Dýchají celým povrchem těla (Graf et al. 2009), které je pokryté dlouhými šavlovitými štětinami (Krno 2013).



Obr. 4: Končetina nymfy *Nemurella pictetii* (Baumann 1975).

Dospělí jedinci

Dospělí jedinci jsou morfologií těla velmi podobní larvám, avšak mají již plně vyvinutá křídla i vnější samčí genitálie, tzv. paraprokty, jejichž vývoj začíná již v larválních stádiích (Zwick 1991). Při kopulaci uchopí samečci úzkou samičí subgenitální destičku pomocí epiproktu a následně do ní zavedou vnitřní lalok paraproktu a vypustí spermie. U některých jiných druhů čeledi Nemouridae se do těla samičky zavádí přímo epiprokty (Zwick 2000).

3.5 Životní cyklus

Délka životního cyklu *Nemurella pictetii* je velmi variabilní. Mohou být semi-, uni- i plurivoltinní, což je jev, který je pro řád Plecoptera jedinečný. Důvodem tohoto flexibilního cyklu je zřejmě vliv teploty, a kromě toho se předpokládá i vliv fotoperiody (Nesterovitch & Zwick 2003), takže závisí i na výskytu v určité zeměpisné oblasti

(Lieske & Zwick 2007). Část potomků první periody rychle roste, dospívá a následně produkuje další generaci potomků. Po reprodukci umírají. Zbývající část potomků první periody roste pomaleji a přezimují spolu s potomky druhé periody (Wolf & Zwick 1989). Déle trvající cyklus je výsledkem delšího larválního vývoje (Yoshimura et al. 2006).

Vajíčka

Vajíčka jsou běžně kladena za letu na hladinu a na rozdíl od ostatních druhů čeledi Nemouridae, u kterých se vaječná hmota po naklazení rozpadá na jednotlivá vajíčka, u *Nemurella pictetii* zůstávají uzavřena ve společném želatinovém obalu (viz. Obr. 5). Vývoj vajíček je přímý a prahová teplota potřebná k vylíhnutí se pohybuje okolo 8 °C (Zwick & Wolf 1989).



Obr. 5: Vajíčka *Nemurella pictetii* (Wagner et al. 2011, photo by Lieske R.).

Larvy

Larvální stádia jsou potravními nároky velmi přizpůsobivá okolnímu prostředí a dokáží využít širokou škálu zdrojů. Upřednostňují však detrit, živočišnou potravu (Lieske & Zwick 2007), ale také řasy, které na rozdíl od detritu poskytnou daleko více energie (Anderson & Cummis 1979). Nepohrdnou ale ani opadanými listy, nebo jemným organickým materiálem (Graf et al. 2009). Rychlost růstu a dospívání závisí na kvalitě a množství přijímané potravy, ale také na denzitě vylíhnutých larev. Čím nižší je jejich denzita, tím optimálnější jsou podmínky pro život (Lieske & Zwick 2007). Vývoj larev probíhá během celého roku (Graf et al. 2009). Emergence dospělých jedinců se značně liší (Lieske & Zwick 2007). Ve vyšších zeměpisných šířkách potřebují k dokončení cyklu dva roky, v nižších zeměpisných šířkách jsou velmi flexibilní (Graf et al. 2009) a stačí jim i rok jeden (Yoshimura et al. 2006).

Dospělí jedinci

U *Nemurella pictetii* dochází k výměně vibračních signálů pro intersexuální komunikaci. Výměna signálu má formu duetu mezi samčím voláním a odpovědí samičky pomocí nízkofrekvenčních zvuků (Boumans & Johnsen 2014). Samečci bubnují v krátkých impulsech, jejichž frekvence postupně roste z 10 na 50 cyklů za sekundu. Samičky odpovídají signály, jejichž frekvence roste z 20 na 47 cyklů na sekundu (Gnatzy & Rupprecht 1972). Průměrná délka života dospělých jedinců může trvat od 11 do 22 dní (Elliott 1988).

4 Pošvatky rodu *Amphinemura*

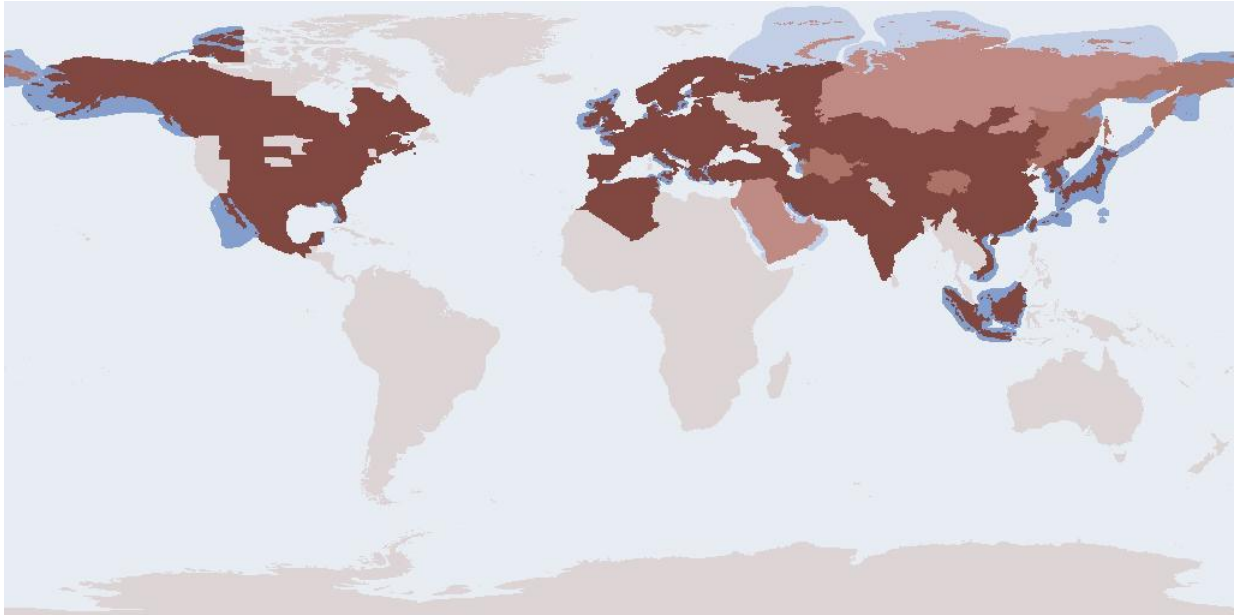
4.1 Taxonomické zařazení

Amphinemura je největším rodem podčeledi Amphinemurinae, do které řadíme dalších 6 rodů (DeWalt et al. 2018) a zároveň nejrozšířenějším rodem z čeledi Nemouridae. Dále je řazen do podřádu Arcoperlaria. Tento rod zahrnuje přes 90 známých druhů (Baumann, 1975), některé zdroje uvádí druhů až 175 (DeWalt et al. 2018). Druhově nejchudší je Evropa, ve které najdeme pouze zástupce 3 druhů. Do jednotlivých taxonomických úrovní může být tento rod řazen následovně:

| | |
|-----------|--------------------|
| | Hexapoda |
| | Pterygota |
| | Neoptera |
| Řád: | Plecoptera |
| Nadčeleď: | Nemourinae |
| Čeleď: | Nemouridae |
| Rod: | <i>Amphinemura</i> |

4.2 Rozšíření

Rod je rozšířen po celé Holarktické oblasti (Wagner et al. 2011), od severní Arktidy, přes severní Ameriku, Afriku, celou Evropu, Rusko, Asii až k Sundským ostrovům (viz. Obr. 5), přičemž jednotlivé druhy najdeme v široké škále sladkovodních stanovišť, nejčastěji však v chladných, především čistých horských tocích, které po celý rok nezamrzají (Bauman 1975).



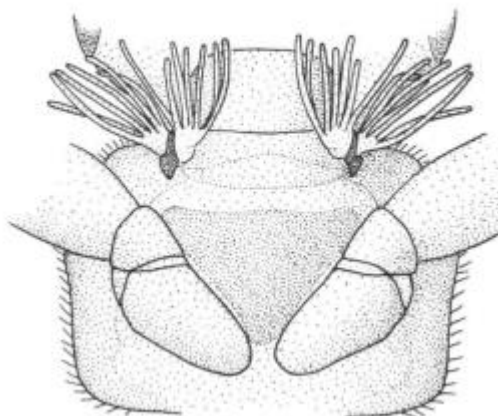
Obr. 6: Rozšíření rodu *Amphinemura* (DeWalt et al., 2018).

4.3 Životní prostředí

Některé stenotermní druhy rodu *Amphinemura*, obývající krenální zóny a studené biotopy s vysokou nadmořskou výškou, jsou vystavené lidskému tlaku a globálnímu oteplování, čímž se dostávají na seznam ohrožených druhů a je potřeba je chránit (Sánchez-Ortega & Tierno de Figueroa 1996). V nížinných tocích se můžeme setkat pouze s druhy evropskými. Druh *A. triangularis* je vázán na hyporitální zónu, *A. sulcicollis* žije v celém ritrálu a *A. standfussi* je součástí zoobentosu epiritálních toků a pramenů (Wagner et al. 2011).

4.4 Morfologie pošvatek rodu *Amphinemura*

Jedinci v larválním stádiu jsou snadno rozpoznatelní díky vysoce rozvětveným prosternálním žábřům (viz. Obr. 6) (Bauman 1975) složených z 5–10 nitek (Raušer, 1980). Dospělé stádia mají žábra redukovaná. Cerky mají, oproti jiným rodům velmi krátké, střední přívěšky jsou redukované, stejně jako vaginální orgány samiček (Ris 1902). Typická je rozmanitost sekundárních pohlavních znaků u jedinců samčího pohlaví, u kterých není problém najít rozdíly mezi jednotlivými druhy, ale dokonce i mezi blízkými příbuznými. Samičky jsou však poměrně podobné (Zwicky 2010). Mají sklerotizovanou pregenitální destičku a více či méně vyvinutou subgenitální destičku. Paraprokt samečka je rozdělen do třech laloků, z nichž je prostřední zvětšený (Fang & Ding 2003).



Obr. 7: Prosternální žábry rodu *Amphinemura* (Bauman, 1975).

4.5 Životní cykly

Rozdíly v životních cyklech jednotlivých druhů nesouvisí ani tak s larvální fází, protože plně vyvinuté zralé larvy nacházíme vždy v jarních měsících, ale spíše se stádiem vajíčka a časem, kterým v tomto stádiu jedinci setrvávají (López-Rodríguez et al. 2008). Vajíčka tohoto rodu totiž můžou přejít do stádia diapauzy (Wagner et al. 2011). Dospělá stádia emergují převážně na jaře a žijí po dobu 2–4 týdnů. Oplozené samičky postupně kladou do vody masu vajíček, kterou mají přilepenou na břišku (Yoshimura 2013).

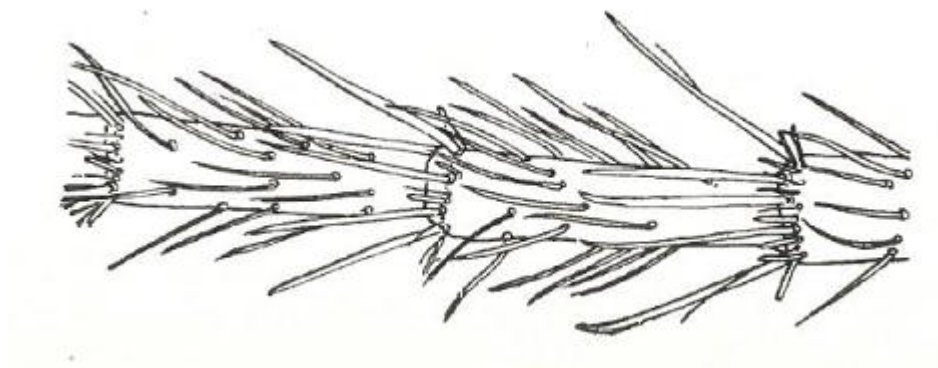
4.6 Biologie a ekologie pošvatek rodu *Amphinemura* osídlující ekoregiony střední Evropy

Amphinemura standfussi

Amphinemura standfussi je druh velmi hojně rozšířený po celé Evropě s výjimkou Makaronézie, Itálie, Korsiky, Malty, celého západního Balkánu, dnešního Turecka (Graf et al. 2009), většiny Ruska (DeWalt et al. 2018), Irska a Islandu. Ve Velké Británii je druhem vzácným (Graf et al. 2009).

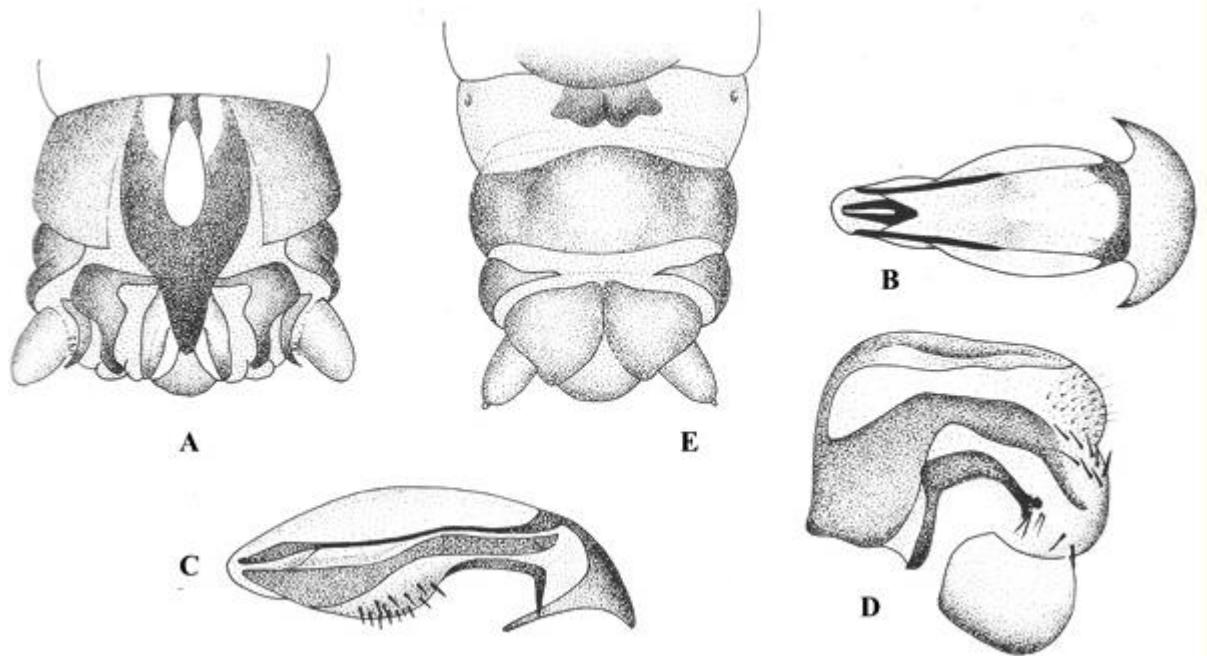
Žije ve velmi rozmanitém prostředí různých nadmořských výšek, od pramenišť a pramenných stružek, přes ritron až k potamonu, avšak vždy ve výškovém stupni nepřesahující 2900 m. Teplota vody je taktéž rozdílná a odpovídá teplotě jednotlivých zón. Určitá rychlost toku a hodnota pH není pro tento druh definována. Druh se vyskytuje na substrátu o velikosti částic menších než 6 μm , tzv. argylál (hlína a jííl), dále na mikro- a mezolitálu a na hrubé i jemné organické hmotě. Jako potrava slouží spadené listy, ale i živé rostlinné tkáně a další organické částice (Graf et al. 2009).

V lokálních populacích najdeme významné rozdíly mezi jedinci v délce těla, křídel i v pigmentaci. Bylo pozorováno, že s rostoucí nadmořskou výškou se zkracuje délka křídel, ale délka těla zůstává zachována, což je jeden z hlavních důvodů snížené schopnosti létání. Ve vyšších nadmořských výškách mají jedinci i tmavší pigmentaci těla (Lillehammer 1974). Články štětu jsou válcovité, distálně neztloustlé a bez nápadně dlouhých a početných okrajových štětín s výjimkou 14. a 15. článku, které jsou ochlupeny dlouze (viz. Obr. 7) (Raušer 1980).



Obr. 8: Cerky larev *Amphinemura stanfussi* (Raušer 1980), s detailem na okrajové štětiny 14. a 15. článku štětu, upraveno.

Obecně je u dospělých jedinců hlava tmavší než hrudník. Na hlavě navíc najdeme charakteristicky světle zbarvené místo, které opticky rozděluje ocelli od očí (Tierno de Figueroa et al. 2003). Průměrná délka těla dospělých jedinců se pohybuje kolem 4,5 – 6,8 mm. Samičky bývají zpravidla větší. Důležitá je sklerotizovaná část středního laloku paraproktu samečků, která je kratší než u ostatních druhů, lalok je navíc zakončen tupě (Tierno de Figueroa et al. 2003). Epiprokt je malý, bočně stlačený (Tierno de Figueroa et al. 2003) a má tvar nože (viz. Obr. 8) (Boumans & Baumann 2012). Pregonitální destička samic pokrývá méně než polovinu osmého sternitu (Tierno de Figueroa et al. 2003). Dospělá samička má pár vaginálních laloků, které nejsou pigmentované ani sklerotizované. Na obě strany tohoto páru jsou umístěny menší obvykle sklerotizované laloky (Boumans & Baumann 2012).



Obr. 9: Abdomen dospělců *Amphinemura stanfussi* (Ris 1902), ventrální (A) a dorzální (B) pohled na koncovou část abdomenu samečka, laterální pohled na epiprokt (C) a paraprokt (D) samečka, ventrální pohled (E) na koncovou část zadečku samičky.

Amphinemura stanfussi dýchá celým povrchem těla, nebo pomocí tracheálních žaber (Graf et al. 2009). Celý životní cyklus je krátký a trvá méně než jeden rok (Graf 2009). Vývoj nymfálních stádií je ovlivněn spíše rozdíly v teplotě než v dostupnosti potravy (Saltveit 1976). Vajíčka jsou vkládána do vodních biotopů před zamrznutím (Mendl & Müller 1978) a jejich inkubační perioda trvá 70–128 dní (Lillehammer 1975). Ideální teplota pro vylíhnutí vajíček se pohybuje kolem 4,7 °C (Elliott 1988). Následná přeměna v nymfy není vázána na určité období roku, ale může proběhnout v kterémkoliv z nich (Lillehammer 1976). Larvální stadia jsou odolná vůči suchu. Přeměna larválního stádia na stádium dospělého jedince tzv. emergence může opět proběhnout ve všech ročních obdobích, tentokrát ale s výjimkou zimy a trvá déle než 2 měsíce (Graf et al. 2009). Nejčastěji však v období od konce července do začátku října (Mendl & Müller 1978). Délka života dospělých jedinců v průměru trvá 33–46 dní (Elliott 1988).

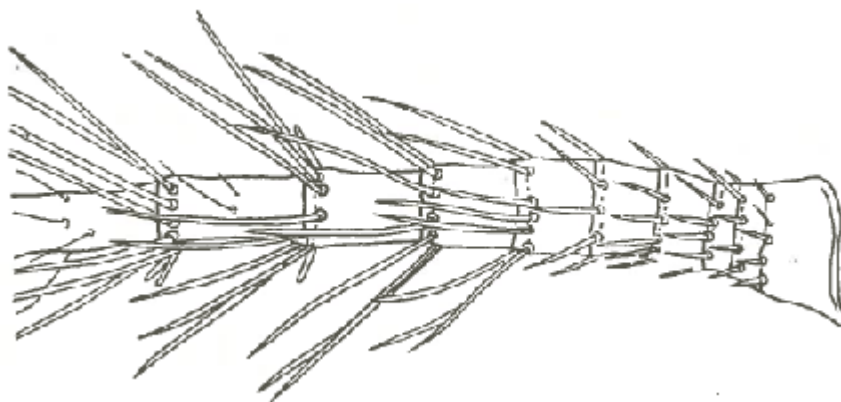
Výskyt *Amphinemura stanfussi* byl zaznamenán i v České Republice v letech 2006-2010 (Bojková et al. 2012). Nachází se na území Čech i Moravy a patří ke druhům zranitelným (Bojková & Soldán 2013).

Amphinemura borealis

Druh je hojně rozšířen po celé Evropě. Od její jižní části na východním Balkánu, přes část střední v oblasti Karpat, Západní a Centrální Vysočiny, dále pak severněji v oblastech ekoregionů Baltské nížiny, Středoevropské a Východoevropské roviny, až do nejsevernější oblasti Fennoskandie, Boreální vysočiny, tundry a tajgy (Graf et al. 2009). Je hojně rozšířen i v zemích mimo Evropu – např. na východě Ruska, či v Mongolsku (DeWalt et al. 2018).

Ideálním prostředím pro výskyt tohoto druhu jsou horské a podhorské části vodních toků, tzv. ritrál a epipotamál, v oblastech sahajících od níženého pásma ve výškách menších než 200 metrů až do subalpínského pásma, kde výška přesahuje 800 metrů. *Amphinemura borealis* se vyskytuje na bahnitých a jílovitých substrátech, na jemném i hrubozrnném štěrku a na kamenech a balvanech. Teplota toků, ve kterých se populace tohoto druhu vyskytují se velmi různí. Od chladných, kde je teplota jen o něco málo vyšší než 6 °C, přes středně teplé až k teplým tokům, ve kterých naměříme více než 18 °C. Stejně tak se liší i rychlost proudění v jednotlivých oblastech (Graf et al. 2009). *Amphinemura borealis* preferuje lehce kyselé vody (Dangles et al. 2004).

Epiprokt samečka je z laterálního pohledu na špičce náhle ohnutý, proto vypadá jako zkrácený. Samičky mají 7. i 8. sternum sklerotizované, ve tvaru paraboly (Judson & Nelson 2012). Tento druh má články štětu opatřeny nápadně dlouhými a početnými okrajovými štětinami, která přesahují délku jednotlivých článků (viz. Obr. 9) (Raušer 1980). Navíc ochlupení zadních stehen i holení přesahuje jejich šířku (Krno 2013).



Obr. 10: Cerky larev *Amphinemura borealis* (Raušer 1980), detail okrajových štětin, upraveno.

Jedinci dýchají celým povrchem těla nebo pomocí tracheálních žáber (Graf et al. 2009). Dospělá stádia mají cervikální žábry redukované (Judson & Nelson 2012). Potravní návyky jsou obdobné jako u předchozího druhu. Velkou část potravy tvoří

tkáně řas a jiné živé části rostlin, spadené listí, jemný a hrubý organický materiál (Graf et al. 2009). *Amphinemura borealis* patří mezi tzv. drtiče (Haapala et al 2001).

Životní cyklus prodělají za méně než 1 rok s larvální fází vázanou především na období jara, podzimu a výjimečně zimy (Graf et al 2009). V zimě je růst instarů silně zpomalen (Haapala et al 2001). Emergence dospělých jedinců probíhá na jaře a v létě (od května do června) a trvá déle než 2 měsíce (Graf et al. 2009). Výskyt *Amphinemura borealis* na území České republiky v letech 2006-2010 zaznamenán nebyl (Bojková et al. 2012), patří mezi kriticky ohrožené druhy (Bojková & Soldán 2013).

Amphinemura triangularis

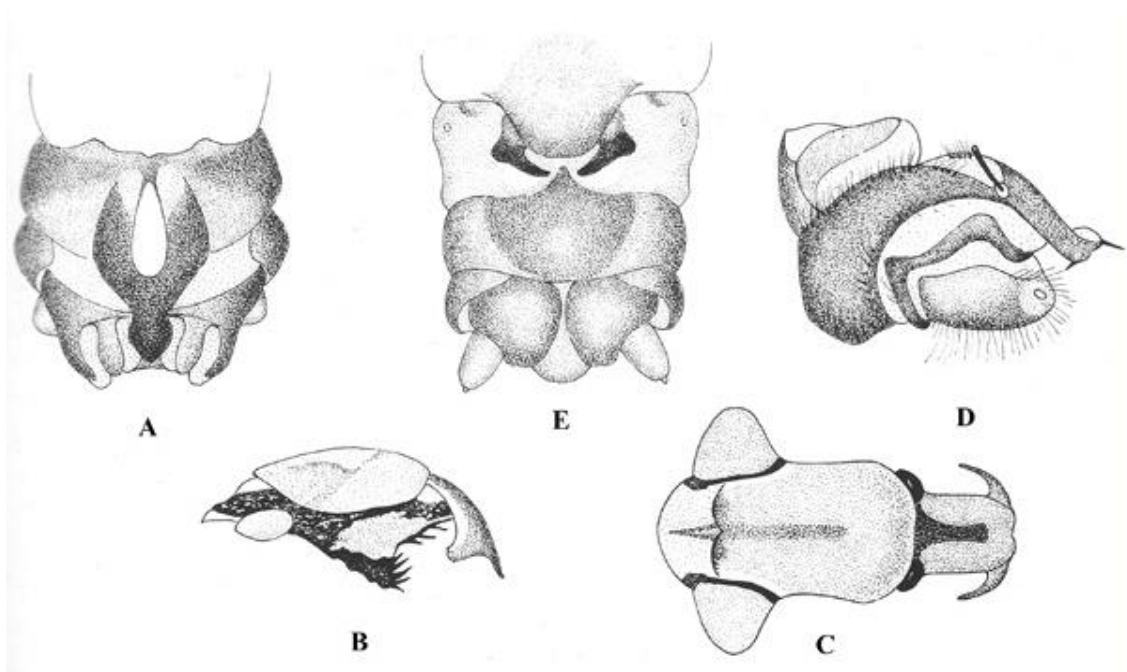
Tento druh je opět hojně rozšířený téměř po celé Evropě s výjimkou Turecka, Spojeného Království a Irska, Islandu a Skandinávského poloostrova (Graf et al. 2009). Pro výskyt *Amphinemura triangularis* jsou typické krenální a ritrální zóny, se střední až vysokou rychlostí proudu, nepřesahující alpské pásmo a v nadmořské výšce větší nad 200 metrů nad mořem. Vodní prostředí je opět tvořené různými druhy substrátu. Buď se může jednat o jílovité a bahnité půdy, popřípadě jemný až hrubozrnný štěrk, nebo dokonce i kameny a balvany. Ideální teplota vody v tocích se pohybuje mezi 10 až 18 °C. Tento druh je stenotermní a vázaný na vody s neutrální hodnotou pH (Graf et al. 2009).

Průměrná délka těla dospělých jedinců se pohybuje od 4,2 do 9,6 mm. Dospělí jedinci jsou tmavě zbarvení, v některých případech může mít tělo až barvu černou. S výjimkou zadečku a končetin, které jsou světlejší. Křídla jsou zbarvena světle hnědě (Tierno de Figueroa et al. 2003). Články štětu jsou distálně uzlovitě ztloustlé a jsou bez nápadně dlouhých a početných okrajových štětín včetně 14. a 15. článku štětu s jemným a sporým ochlupením (viz. Obr. 10) (Raušer 1980).



Obr. 11: Cerky larev *Amphinemura triangularis* (Raušer 1980), detail na okrajové štětiny 14. a 15. článku štětu, upraveno.

Samečci mají epiprokt rozšířený v horní části, má tvar dvoukřídla a je pro tento druh typický. Na břišní straně je oblast pokrytá trny. Subgenitální destička samičky dosahuje středu 8. sternitu a skládá se ze 2 podlouhlých laloků, které jsou silně sklerotizované (viz. Obr. 11) (Tierno de Figueroa et al. 2003).



Obr. 12: Abdomen dospělců *Amphinemura triangularis* (Ris 1902), ventrální pohled (A) na koncovou část abdomenu, laterální (B) a dorzální (C) pohled na epiprokt a paraprokt (D) samečka, ventrální pohled (E) na koncovou část abdomenu samičky.

Nymfy se živí převážně detritem (López-Rodríguez et al. 2004). Potravu dospělých jedinců tvoří sinice, lišejníky a v některých případech dokonce pyl (Tierno de Figueroa & Sánchez-Ortega 2000). Životní cyklus trvá přibližně 7 měsíců (López-Rodríguez & Tierno de Figueroa 2004), je univoltinní. Samičky kladou v průměru 147 vajíček (Tierno de Figueroa & Sánchez-Ortega 1999) a k jejich líhnutí dochází na konci jara nebo začátku léta a trvá do konce podzimu. Vajíčka mohou prodělat stádium diapauzy v reakci na vysoké teploty letního období (López-Rodríguez 2008). Larvální stádia se vyvíjí od září až do května (López-Rodríguez et al. 2008), přičemž růst larev probíhá i při velmi nízkých teplotách toku, které se blíží 0 °C (López-Rodríguez 2008). Přeměna v dospělého jedince netrvá déle než 2 měsíce a dochází k ní v období jara a léta (Graf et al. 2009). Výskyt tohoto druhu na území České republiky byl zaznamenán v letech 2006-2010 (Bojková et al. 2012) na území Čech i Moravy, patří ke druhům zranitelným (Bojková & Soldán 2013).

Amphinemura sulcicollis

Amphinemura sulcicollis obývá velkou část Evropy, pouze s výjimkou východního Balkánu, oblasti podél Černého moře – tzv. Pontu, Islandu, Kavkazu a Kaspické prolákliny (Graf et al. 2009).

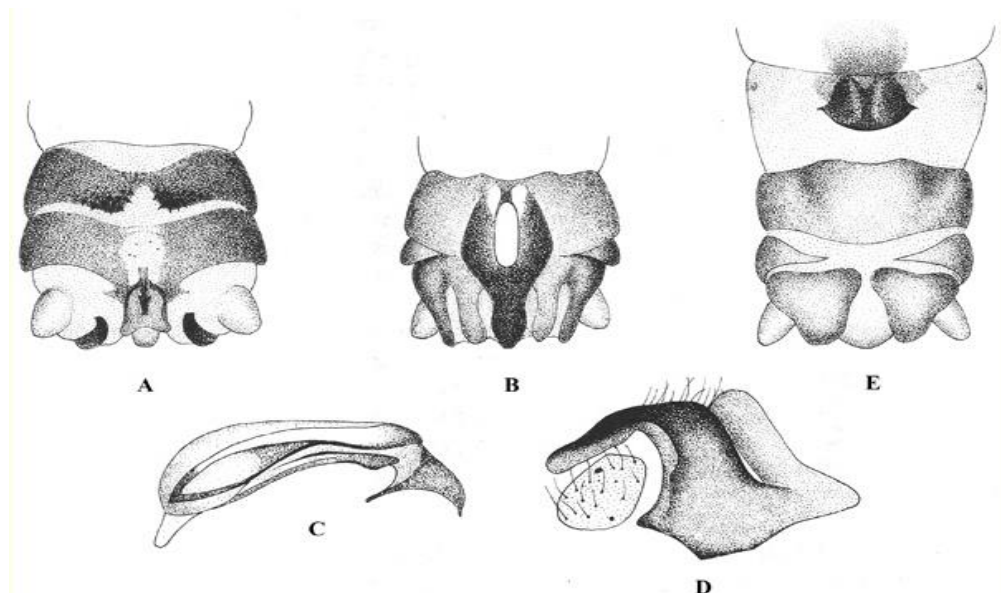
Místem výskytu *A. sulcicollis* jsou eukrenální a hypokrenální zóny, horní i dolní pstruhové pásmo a litorální zóna. V poslední zmíněné zóně jsou teploty variabilní, ve výše zmíněných teplota nepřesahuje 20 °C, i přesto dává populace jedinců tohoto druhu přednost malému teplotnímu rozsahu a zejména teplotám nižším. Toky jsou lokalizovány do pahorkatinného, podhorského, horského, subalpínského a alpínského pásma (Graf et al. 2009), tedy v širokém rozmezí nadmořských výšek s tolerancí na různou tvrdost vody (Costello et al. 1984) a v zónách se středním až vysokým proudem. Preferují vody s nižší hodnotou pH (Graf et al. 2009).

Průměrná délka těla dospělých jedinců dosahuje velikosti od 4,5 mm do 8,8 mm. Tělo je světle hnědé barvy, hlava, oblast hrudi, distálních částí stehen, holenního kloubu a tarsu jsou zbarvené tmavě (Tierno de Figueroa et al. 2003). Články štětu jsou distálně uzlovitě ztloustlé s jemnými a nepřilíš početnými okrajovými štětinami, s výjimkou 14. a 15. článku štětu, na kterém najdeme dlouhé a poměrně silné ochlupení (viz. Obr. 12) (Raušer 1980).



Obr. 13: Cerky larev *Amphinemura sulcicollis* (Raušer 1980), detail na štětiny 14. a 15. článku štětu.

Samečci mají pigmentovaný, válcovitý vnější lalok paraproktu. Střední lalok je kratší a širší. Vnější lalok je připojený k subnální destičce. Subgenitální destička samičky zaujímá pouze jednu třetinu 8. tergitu (viz. Obr. 13) (Tierno de Figueroa 2003).



Obr. 14: Abdomen dospělců *Amphinemura sulcicollis* (Illies 1955), dorzální (A) a ventrální (B) pohled na abdomen samečka, laterální pohled na epiprokt (C) a paraprokt (D) samečka, ventrální pohled (E) na koncovou část abdomenu samičky.

Amphinemura sulcicollis dýchá celým povrchem těla nebo pomocí tracheálních žaber (Graf et al. 2009). Nymfy jsou ve většině případů sběrači, méně často pak drtiči (Tierno de Figueroa et al 2010). Potrava je tvořena listy vyšších rostlin, mechy, detritem (Brinck 1949). Životní cyklus je univoltinní a netrvá déle než jeden rok (Graf et al. 2009). Ideální teplota pro líhnutí vajíček se pohybuje kolem 9,5 °C (Elliott 1988). Vývoj larválních stádií probíhá od listopadu do dubna až května (Tierno de Figueroa et al. 2009), avšak v období zimy se rychlost vývoje larev zpomaluje (Lavandier & Dumas 1971). Dospělí jedinci emergují především na jaře a v létě (Graf et al. 2009). Délka života dospělých jedinců se liší s místem výskytu, průměrně trvá od 33 do 63 dní (Elliott 1988). Na území České republiky byl výskyt tohoto druhu zaznamenán v letech 2006-2010 (Bojková et al. 2012).

5 Vliv enviromentálních faktorů na životní cykly pošvatek

Kvůli rostoucímu organickému znečištění toků a vysokým ekologickým nárokům pošvatek byly některé evropské druhy zredukovány na malé izolované populace a některé z nich už dokonce zanikly. I proto jsou pošvatky pravděpodobně jednou z nejohroženějších skupin hmyzu (Fochetti & Tierno de Figueroa 2006). Mezi hlavní faktory působící na vodní živočichy patří teplota, koncentrace kyslíku ve vodě, pH vody, koncentrace Ca^{2+} , Na^+ , těžkých kovů, ale také přítomnost predátorů a důležitá je i dostupnost potravy (Ökland & Ökland 1986).

5.1 Teplota

Drtivá většina druhů pošvatek je stenotermních, a proto je jedním z limitujících faktorů působících na jejich rozšíření teplota (Krno 2013). Díky tomu, že obecně hmyz je poikilotermní organismus a teplota těla závisí na teplotě okolního prostředí, má obrovský vliv právě ona teplota na aktivitu, metabolismus a vývojové rychlosti všech životních fází jedinců (Lancaster & Downes 2013). Nejvíce jsou zastoupeny druhy oligostenotermní neboli vázané na konstantně studené oblasti (Helešic a kol., 2005). Teplota klesající k bodu mrazu má vliv na diverzitu populace, ta se snižuje. Naopak vysoké teploty nejsou pro pošvatky žádoucí, s výjimkou některých druhů tropických oblastí, a toto období přežívají ve stádiu diapauzy, nebo se urychlí růst larválních stádií a vzniknou tak imaga s nižším fitness (Krno 2013).

Teplota může být tedy rozhodujícím faktorem dalšího vývoje jedinců. Pokud budou průměrné roční teploty, v souvislosti s globálním oteplováním, neustále nepřírozně stoupat, můžeme očekávat dvě vývojové cesty. Flexibilní jedince, u kterých nastane doba vzletu v dřívějším období, nebo opačný případ, kdy dojde k výměně druhů a jejich přesunutí do chladnějších oblastí (Wagner et al. 2011).

5.2 Kyslík

Nízká koncentrace kyslíku ve vodě je dalším limitujícím faktorem pro mnoho druhů (Nagell & Larshammar 1981). Velmi citlivé na obsah kyslíku jsou i larvy pošvatek (Krno 2013). Kyslík se do vody dostává prostřednictvím difúze ze vzduchu, zejména v místech, kde je hladina toku rozvířená. Na koncentraci kyslíku má vliv jednak teplota, s jejíž rostoucí hodnotou koncentrace klesá, a dále pak i hloubka, kde dostatečné množství kyslíku se nachází v tzv. eufotické zóně. Ta je charakteristická pro každou vodní plochu.

Spotřeba kyslíku u pošvatek je ovlivněna aktivitou metabolismu, teplotou, pohlavím, velikostí těla, genetickými faktory i stádiem vývoje, ve kterém se organismus zrovna nachází. Obecně mají larvy větší spotřebu kyslíku než dospělí jedinci, z důvodu intenzivnějšího metabolismu. Stejně tak mají větší spotřebu kyslíku samečci než samičky (vyjma oplozených samiček), což je pravděpodobně dáno menší velikostí těla a tím pádem opět rychlejším metabolismem (Knight & Gaufin 1966).

5.3 pH

Pošvatky jsou všeobecně dobře adaptované na kyselý charakter vody. Tomu se vyhýbají jen některé druhy, jako např. *Capnia* a čeleď Perlidae (Krno 2013). Druhy *A. sulcicollis*, *A. borealis* a *Nemurella pictetii*, kterými jsem se zabývala ve své práci, také preferují vody s nižší hodnotou pH. *A. triangularis* preferuje vodní toky, kde je pH neutrální. Okyselení sladkých vod je spojeno s atmosférickou depozicí, ale ve značné míře také souvisí s odtoky z těžebního průmyslu (Ökland & Ökland 1986). V kyselých vodách byla také pozorována zvýšená koncentrace těžkých kovů, např. hliníku, který se dostal do vodního prostředí z okolní půdy. Protože je hliník toxickým prvkem je jeho přítomnost spojena s úhynem ryb (Leivestad & Muniz 1976) a tedy i případných predátorů pošvatek. Bylo prokázáno, že tento pro jiné toxický prvek je u vodního hmyzu absorbován v povrchových vrstvách, nebo se hromadí ve střevním obsahu (Frick & Herrmann 1989) a není pro ně tedy toxický.

5.4 Rychlost proudu a sediment dna

Většina pošvatek žije v horských oblastech, kde je rychlost proudu poměrně velká. K životu v těchto podmínkách musí být morfologicky adaptovány, jinak by byly proudem unášeny do nížin. Mají dorsoventrálně zploštělé tělo, aby se mohly lépe ukrýt např. do skulin mezi kameny, jejich končetiny jsou opatřené zakřivenými drápkami a hustým lemlem chloupků pro lepší uchycení k podkladu, kterým jsou většinou skály a kameny. Pro tuto zónu toků je typický rod Perlidae. Opakem jsou nížinné mírně tekoucí vody až vody stojaté s vyšší teplotou. Substrát je bahnitý až jílovitý. V těchto oblastech je výskyt pošvatek velmi vzácný. Jedinými známými jezerními druhy jsou *Capnia lacustris* a *Baikaloperla*. Mezi těmito dvěma extrémy jsou toky se střední a nižší rychlostí proudu, které mohou být tvořené šterkem, pískem, jemnými usazeninami, detritem, nebo i spadeným listím. Pošvatky mají adaptované končetiny k hrabání a

rozrývání těchto sedimentů. Mají také poměrně ochlupené tělo. Typickým rodem je např. *Isoptena*, *Nemurella*, *Amphinemura* (Krno 2013).

Všechny larvy pošvatek se orientují hlavou proti proudu a některé se proti proudu dokonce i aktivně pohybují. Pokud je ale proud příliš silný jsou jím strženy a dochází k tzv. driftu. Některé larvy driftují během prvních instarů, jiné po diapauze nebo před emergencí (Krno 2013).

Díky těmto vlastnostem se pošvatky využívají jako bioindikátoři zdravých horských a podhorských toků a jsou velmi citlivé na lidský zásah do jejich prostředí, na změny teplotního, kyslíkového i průtokového režimu (Krno 2013).

6 Projekt Ritrodat Lunz

Název projektu Ritrodat byl odvozen ze dvou slov – „*Rithron*“ neboli potok a „*Datenaufsammlung*“, což v překladu znamená sběr dat, čímž se označil pracovní záměr biologické stanice Lunz. Projekt byl zahájen v roce 1977 a po dobu 25 let, do roku 2002, byl zaměřen na zkoumání ekologie horského toku Oberer Seebach v Rakousku, jeho topologie, hydrologie, sedimentologie, chemie a biologie. Během těchto let se díky výzkumu dnového sedimentu řeky, tzv. hypoheické zóny, získal celkový pohled na strukturu a funkční vztahy ekosystémů tekoucích vod (Wagner & Leichtfried 2003).

Autorem projektu byl prof. Gernot Breschko, který zároveň i vedl biologickou stanicí Lunz. Mimo něj se do projektu zapojilo mnoho dalších zahraničních vědců, kteří napsali velké množství odborných článků a studentů zabývajících se danou problematikou ve svých disertačních a diplomových pracích. Tato bakalářská práce je jedna z nich (Wagner & Leichtfried 2003).

6.1 Lokalita

Chladný horský tok Oberer Seebach je situovaný v nadmořské výšce 605 metrů v obci Lunz am See v severních Alpách s vápencovým podložím jihozápadně od Vídně, kde spojuje jezero Mittersee s jezerem Lunzer Untersee, jehož je také největším přítokem. Okolí řeky je silně zalesněno a dominantní formu lesa tvoří především smrk ztepilý, buk lesní a modřín opadavý. Tato oblast není trvale zalidněna ani používána pro zemědělské účely (Wagner & Leichtfried 2003).

Samotná testovací oblast Ritrodat je 100 metrů dlouhá, $14 \pm 1,6$ metrů široká a je umístěna mezi biologickou stanicí Lunz a jezerem Untersee. Dno potoka je tvořeno především štěrkem. Po celé oblasti byla natažená ocelová lana, napříč i ve směru toku, což umožnilo odebírat vzorky ze stejných míst a zaznamenávat změny, díky kterým se dosáhlo velmi přesných měření. Tento systém byl doplněn měřícími můstky zaznamenávající teplotu, vlhkost, povětrnostní podmínky i intenzitu světla a v přímém kontaktu se sedimenty toku byla umístěna zařízení pro odběr vzorků, např. pasti pro odchyt emergujícího hmyzu (Wagner & Leichtfried 2003).

Průměrná teplota během roku je $6,6 \pm 0,4$ °C, průměrná roční teplota vody se pohybuje v rozmezí 6,5 – 10,5 °C, což znamená, že se jedná o poměrně chladný tok v létě, ale teplejší v zimě. Chemické složení vody je stále a nevykazuje žádné sezónní

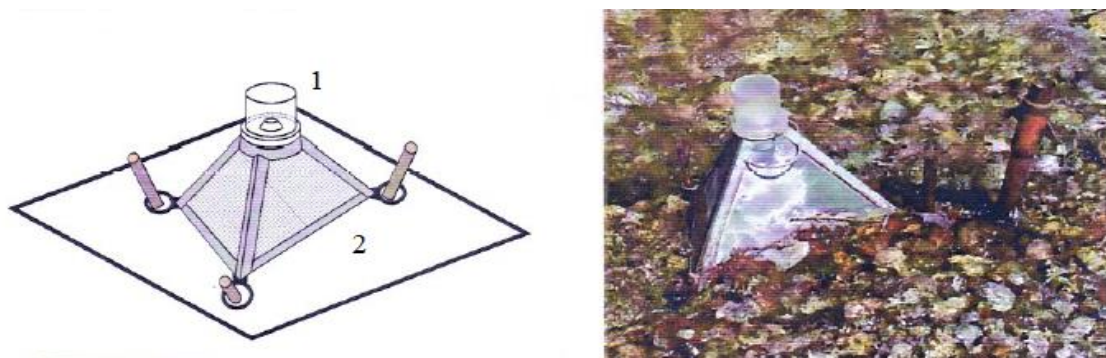
ani dlouhodobé změny i díky tomu, že se jedná o člověkem téměř neovlivnění vodní tok (Wagner & Leichtfried 2003).

V testovací oblasti byl zaznamenán výskyt druhů 575 vodních živočichů, z toho pouze 6 druhů ryb, zbytek organismů patřil do skupiny bezobratlých (Wagner & Leichtfried 2003). Poměrně hojný výskyt týkající se rodu *Amphinemura* a *Nemurella* byl zaznamenán u druhů *Amphinemura sulcicollis* a *A. standfussi*, zřídka se objevil druh *A. triangularis* a velmi zřídka byl zjištěn i druh *Nemurella pictetii* (Stummer 1982).

6.2 Emergenční pasti

Součástí testovací oblasti Ritrodat bylo více druhů odchyťových pastí, které sloužili pro různé účely. Např. pasti pro odhad kvantitativní distribuce makrozoobentosu, pasti pro studium migrace bezobratlých v sedimentu dna, nebo pro odchyt bezobratlých z povrchu sedimentu, který byl mechanicky narušován (Wagner & Leichtfried 2003).

Pro odchyt emergujícího hmyzu byly použity pasti ve tvaru pyramidy s kovovým rámem a plochou 100 cm² připevněné pevně k povrchu sedimentu pomocí železných tyčí (Stummer 1980). Na vrcholu pyramidy byla průhledná plastová nádoba, do jejíhož žlabu se chytal emergující hmyz (Malicky 2002). Obsah nádoby byl pravidelně odebírán, poté byl na stanici propláchnut, konzervován v 70 % ethanolu a popsán podrobnými informacemi o počasí, teplotě vody atd. (Stummer 1982).



Obr. 15: Pyramidální emergenční past (Wagner & Leichtfried 2003), 1 - akrylátová nádoba, 2 – kovová konstrukce připevněna železnými tyčemi, upraveno.

7 Praktická část bakalářské práce

V praktické části mé bakalářské práce jsem se podílela na vyhodnocování dlouhodobého terénního experimentu – Emergence hmyzu alpského potoka, který byl realizován na potoce Oberer Seebach. Mým úkolem bylo rozřídít a zaznamenat počty jedinců jednotlivých skupin (Ephemeroptera, Plecoptera, Trichoptera, Megaloptera, Collembola, Chironomidae, ostatní Diptera, Araneae, Hymenoptera, Coleoptera a ostatní) emergujícího hmyzu odchyceného do emergenčních pastí.

Vzorky, které mi byly přiděleny v ampulích s etanolem jsem přemístila na Petriho misku a pomocí stereomikroskopu jsem určovala jedince výše zmíněných skupin podle určitých charakteristických znaků a třídila je do epruvet naplněných 70 % ethanolem. Ty jsem označila papírkem s příslušným datem sběru, zapsala si počet jedinců každé skupiny a umístila je do speciálních k tomu určených nádob pro další zkoumání tohoto hmyzu.

8 Didaktická část

8.1 Zařazení učiva – RVP a plán výuky

RVP – rámcový vzdělávací program vymezuje rámce vzdělávání pro etapy základního, školního a středního vzdělávání a je volně přístupný pro pedagogickou i nepedagogickou veřejnost. Každá škola si samostatně vytváří školní vzdělávací program, který je ale postavený na zásadách RVP.

Téma pošvatky bych zařadila do učiva středních škol a gymnázií. Konkrétně do vzdělávací oblasti Člověk a příroda, podoblasti Biologie živočichů. Učivu bych věnovala 1 vyučovací hodinu. Na začátku následující vyučovací hodiny bych žákům dala prostor na dotazy ohledně tohoto učiva a informace, kterým neporozuměli bych případně dovysvětlila.

Pro seznámení žáků s tímto učivem bych zvolila metodu informačně – receptivní formou výkladu, kterým bych žákům předala již hotové poznatky. Pro představu a tím i lepší zapamatování o jaké organismy se jedná, bych slovní výklad doplnila demonstrací obrázků pošvatek, larválního stádia, stádia dospělců, mapy s celosvětovým výskytem tohoto řádu a popř. i typickým prostředím, ve kterém se nachází. Pokud by byl k dispozici exemplář, nechala bych ho kolovat třídou. Do vyučovací hodiny bych aktivně zapojila i žáky, např. formou dobře zvolených učebních úloh zaměřených zejména na nejdůležitější informace, které už během výkladu byly řečeny a u kterých bych chtěla, aby si žáci z hodiny odnesly. Na závěr bych rozdala pracovní list, který by žáci mohli dobrovolně vypracovat a odevzdat. Za celý správně vyplněný pracovní list bych žáka navíc ocenila známkou.

Po odpřednášení učiva by měl být žák schopen zařadit pošvatky do systému, popsat morfologii organismu, základní způsob rozmnožování a vývoj, měl by dokázat vyjmenovat jejich ekologické nároky a možnosti ochrany.

8.2 Rozbor učiva – Pošvatky (Plecoptera)

Obecná charakteristika

Pošvatky jsou hemimetabolním řádem patřícím do skupiny Neoptera (novokřídli), kam řadíme např. i šváby a kudlanky, do skupiny Ectognatha (jevnočelistní) a dále je nadřazeným taxonem Hexapoda (šestinozí). Jsou celosvětově rozšířeny, avšak preferují spíše chladné dobře okysličené, a především neznečištěné sladkovodní toky ve vyšších

nadmořských výškách. Proto mohou pošvatky sloužit jako dobří ukazatelé čistoty vodních toků, tedy tzv. bioindikátoři. To, že jsou hemimetabolním hmyzem znamená, že mají proměnu nedokonalou a neprochází tak stádiem kukly. Larvy se podobají dospělým jedincům a můžou být označovány také pojmy najády nebo nymfy a společně s vajíčky jsou vázány pouze na vodní prostředí. Dospělí jedinci jsou terestričtí.

Morfologie a fyziologie

Tělo pošvatek je štíhlé, dorsoventrálně zploštělé, u dospělých jedinců většinou tmavě hnědé barvy a je členěno na hlavu, hruď a zadeček. Na hlavě je pár složených očí doplněných 2-3 očky jednoduchými, které jsou nazývány ocelli. Dále pak kousací ústní ústrojí, které ale může být různě modifikováno podle toho, jakou potravu jedinec přijímá. Larvy se živí detritem neboli neživou organickou hmotou, nebo mohou být dravé. Dospělí jedinci některých druhů potravu nemusí přijímat vůbec. Nakonec jsou na hlavě i dlouhá, nitkovitá a mnoho článková tykadla. Hruď je složená ze tří volných částí – prothorax (předohruď), mesothorax (středohruď) a metathorax (zadohruď). Na každé části je vždy jeden pár kráčivých končetin zakončených 2 drápky a u dospělých jedinců je na mesothoraxu a metathoraxu pár křídel s kouřovým zbarvením. Larvy křídla nemají, na hrudi najdeme pouze pochvy křídel. Na zadečku, kromě samčích a samičích pohlavních orgánů jsou i dva dlouhé tuhé štěty (cerky), které ovšem mohou někdy chybět.

Larvy mohou dýchat celým povrchem těla, nebo pomocí uzavřených tracheálních žaber. Dospělí jedinci mají dobře vyvinutý tracheální systém a žábry stejně jako u larev můžou být umístěny na různých částech těla, např. za hlavou, na zadečku, na bázi končetin, na břišní straně prothoraxu atd. nebo mohou být redukovány.

Rozmnožování

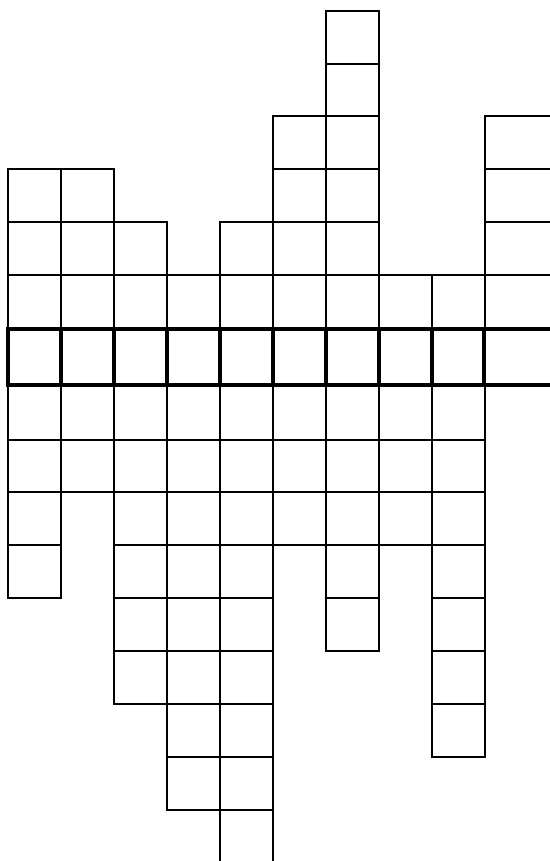
Životní cyklus pošvatek probíhá ve 3 fázích: vajíčka, larvy a dospělého jedince. Vajíčka jsou kladena do vody a líhnou se z nich larvy. Nepříznivé období můžou vajíčka přečkat ve stádiu tzv. diapauzy, kdy se všechny životní pochody organismu zpomalí. Larvy, které se podobají dospělým jedincům, pravidelně svlékají tuhý exoskelet, aby se mohly vyvíjet a růst. Každá fáze larvy mezi jednotlivými svlékáními, se nazývá instar. Přeměna posledního instaru v dospělého jedince se nazývá emergence. Dospělý jedinec žije krátce, pouze několik dní, maximálně týdnů, a jeho jediným cílem je se rozmnožit. Proto se zdržuje poblíž vodního toku, ve kterém se vyvíjí larvy. Životní cyklus většiny

druhů pošvatek je univoltinní a proběhne tedy během jediného roku. Pošvatky jsou důležitou součástí makrozoobentosu a slouží jako potrava především lososovitých ryb.

8.3 Pracovní list – pošvatky

1. Tajenka – Latinský název pošvatek

1. 2. 3. 4. 5. 6. 7. 8. 9. 10.



1. Klidové stádium, které se může objevit u vajíček v nepříznivém období.

2. Latinský název jednoduchých oček.

3. Přeměna larvy v dospělého jedince.

4. Latinský název skupiny jevnočelistných.

5. Pošvatky jsou velmi citlivé na znečištěné prostředí. Slouží jako ukazatelé čistých vod. Jakým názvem můžeme pošvatky v tomto případě označit?

6. Latinský název nadřazeného taxonu.

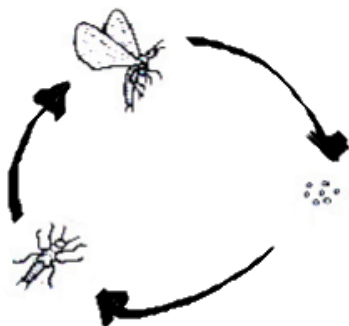
7. Pošvatky jsou hmyzem, jehož larvy se podobají dospělým jedincům a netvoří stádium kukly, patří mezi tzv.:

8. Jiný název pro tuhé štěty umístěné na zadečku.

9. Jak se nazývá poměrně dobře vyvinutý systém, pomocí kterého pošvatky dýchají.

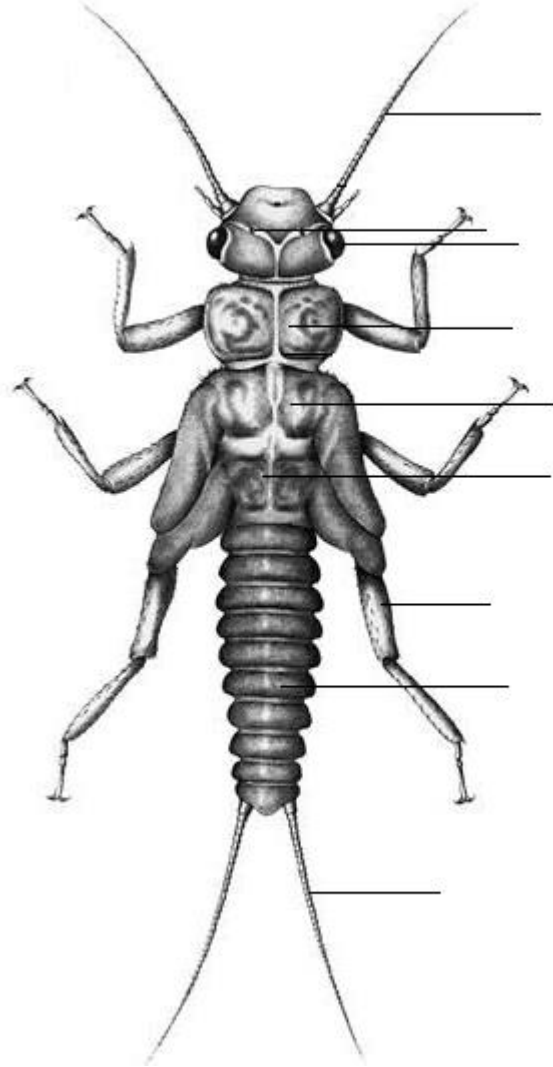
10. Jiný název pro larvu.

2. Životní cyklus – 1. popsat jednotlivé fáze na obrázku, 2. u které fáze dochází k emergenci a diapauze.



Obr. 16: Životní cyklus pošvatek (Snellen & Stewart 1979), upraveno.

3. Popsat larvu pošvatky a zakroužkovat místa, kde se můžou nacházet tracheální žábry.



Obr. 17: Schéma larvy pošvatky (Fochetti & Tierno de Figueroa 2007), upraveno.

9 Závěr

Cílem mé bakalářské práce bylo shrnout volně dostupné poznatky o základních charakteristikách pošvatek a dvou blíže určených rodů *Nemurella* a *Amphinemura* a na jejich základě vypracovat literární rešerši. Nejdříve jsem se zabývala obecnou charakteristikou celého řádu. Později byl můj zájem směřován na jednotlivé druhy výše zmiňovaných rodů, jejichž výskyt byl zaznamenán v potoku Oberer Seebach v Rakousku. Na tomto místě probíhal po 25 let projekt RITRODAT, na jehož základě vznikla i tato bakalářská práce. Základní informace o tomto projektu (popis lokality, emergenční pasti) jsem shrnula v závěru mé práce.

U rodů jsem popsala např. jejich životní prostředí, které má obrovský vliv na rozšíření, početnost i diverzitu populací druhu. Životní prostředí je bohužel negativně ovlivňováno i činností člověka, ať už vlivem globálního oteplování, díky zvýšené koncentraci skleníkových plynů, které se dostávají do atmosféry v daleko větším množství, než by se dostávaly bez našeho přičinění a s tím spojené zvyšování teploty vodních toků, které má negativní dopad nejenom na život pošvatek, ale i jiných oligostenotermních živočichů. Dále je ovlivňováno i nepřírozenou eutrofizací vody, erozí půd, či výstavbou přehrad a jiných vodních staveb, které změny proudové vlastnosti toku. Rychlost proudu je totiž také jeden z hlavních faktorů působících na rozšíření pošvatek. S okolním prostředím úzce souvisí i morfologie jedinců, přijímaná potrava a v neposlední řadě někdy velmi složité vývojové cykly. Všechny druhy, kterými jsem se ve své práci zabývala, mají univoltinní životní cyklus, s výjimkou druhu *Nemurella pictetii*, který může mít životní cyklus semi-, uni- i plurivoltinní. Vývoj larválních stádií těchto druhů probíhá většinou na podzim a jaro, s výjimkou *Amphinemura standfussi* a *Nemurella pictetii*, u kterých může vývoj probíhat během všech ročních období. K emergenci dospělých jedinců dochází především na jaře a v létě, opět s výjimkou *Amphinemura standfussi* (jaro, léto i podzim) a *Nemurella pictetii* (během všech ročních období).

Poté jsem se zabývala jednotlivými faktory prostředí, jako je teplota a pH vody, množství rozpuštěného kyslíku nebo rychlost proudu a sediment dna. Tyto faktory přímo ovlivňují život pošvatek. A i když se nedá určit ten nejdůležitější z nich, protože na ekologickou amplitudu organismu působí vždy jejich kombinace, za jeden z nejvýznamnějších považuji teplotu vody, která má přímý vliv na vývoj vajíček a larev.

Pošvatky jsou důležitými indikátory vysoce kvalitních, dobře prokysličených vod a jsou též důležitou součástí potravního řetězce, ve kterém slouží jako potrava především dravých ryb, proto by bylo vhodné chránit nejenom tenhle řád, který už v této době patří k jedné z nejohroženějších skupin hmyzu, ale i ostatní organismy a prostředí s ním spojené.

10 Literatura

- ANDERSON, N., & CUMMIS, K. (1979): Influence of Diet on the Life Histories of Aquatic Insects. - *Journal of the Fisheries Research Board of Canada* 36(3): 335-342.
- BAUMANN, R. (1975): Revision of the Stonefly Family Nemouridae (Plecoptera): A Study of the World Fauna at the Generic Level. - Smithsonian Institution Press, Washington: 74 pp.
- BOJKOVÁ, J., K. KOMPRDOVÁ, T. SOLDÁN & S. ZAHRÁDKOVÁ (2012): Species loss of stoneflies (Plecoptera) in the Czech Republic during tuhe 20th century. – *Freshwater Biology* 57: 2550-2567.
- BOJKOVÁ, J., P. CHVOJKA & P. KOMZÁK (2012): Stoneflies (Plecoptera) of the Bílé Karpaty Protected Landscape Area and Biosphere Reserve (Czech Republic). – *Acta Musei Moraviae, Scientiae biologicae* 96(2): 37-70.
- BOJKOVÁ, J. & T. SOLDÁN (2013): Stoneflies (Plecoptera) of the Czech Republic: species checklist, distribution and protection status. – *Acta Entomologica Musei Nationalis Pragae* 53(2): 443-484.
- BOJKOVÁ, J., RADKOVÁ, V., SOLDÁN, T., & ZAHRÁDKOVÁ, S. (2014): Trends in species diversity of lotic stoneflies (Plecoptera) in the Czech Republic over five decades. - *Insect Conservation and Diversity* 7(3): 252-262.
- BOTTOVÁ, K., & DERKA, T. (2013): Life cycle and cecondary production of mayflies and stoneflies in a karstic spring in the West Carpathians, Comenius University. - *Annales Zoologici Fennici* 50(3): 176-188.
- BOTTOVÁ, K., DERKA, T., BERACKO, P., & TIerno DE FIGUEROA, J. (2013): Life cycle, feeding and secondary production of Plecoptera community in a constant temperature stream in Central Europe. - *Limnologia* 43(1): 27-33.
- BOUMANS, L., & BAUMANN, R. (2012): *Amphinemura palmeni* is a valid Holarctic stonefly species (Plecoptera: Nemouridae). - *Zootaxa* 3537: 59-75.
- BOUMANS, L., & JOHNSEN, A. (2014): Stonefly duets: vibrational sexual mimicry can explain complex patterns. - *Journal of Entomology* 33(2): 87-107.
- BRINCK, P. (1949): Studies on Swedish stoneflies (Plecoptera), *Opuscula Entomologica - Supplement* 11. Berlingska Boktryckeriet: 250 pp.
- CAPINERA, J. L. (2008): *Encyklopedia of Entomology* 2nd Edition – Springer Science+Business media B.V, Dortrecht: 4346 pp.
- CLARK, R. (1934): The External Morfology of *Acroneuria Evoluta* Klapalek (Perlidae, Plecoptera). - *The Ohio Journal of Science* 34(2): 121-128.
- COSTELLO, M., MCCARTHY, T., & FARRELL, M. (1984): The stoneflies (Plecoptera) of the Corrib catchment area. - *Annales de Limnologie* 20(1): 25-34.

- DAHL, J., & PECKARSKY, B. (2003): Developmental responses to predation risk in morphologically defended mayflies. - *Oecologia* 137(2): 188-194.
- DANGLES, O., MALMQVIST, B., & LAUDON, H. (2004): Naturally acid freshwater ecosystems are diverse and functional: evidence from boreal stream. - *Oikos* 104(1): 149-155.
- DeWALT, R., KONTRATIEFF, B., & SANDBERG, J. (2015): Thorp and Covich's Freshwater Invertebrates: Ecology and General Biology: 4th Edition. - Academic Press: 1148 pp.
- DeWATLT, R., MAEHR, M., NEU-BECKER, U., & STUEBER, G. (2018): Plecoptera species file online. Version 5.0/5.0. Načteno z <http://Plecoptera.SpeciesFile.org>
- ELLIOTT, J. M. (1988): Egg hatching and resource partitioning in stoneflies (Plecoptera): Ten British species in the family Nemouridae. - *Journal of Animal Ecology* 57(1): 201-215.
- FANG, Z., & DING, Y. (2003): Three new species of Amphinemura (Plecoptera: Nemouridae), from Tibet, China. - *Insect Science* 10(1): 51-56.
- FOCHETTI, R., & TIerno DE FIGUEROA, J. (2006): Notes on diversity and conservation of the European fauna. - *Journal of Natural History* 40(41-43): 2361-2369.
- FOCHETTI, R., & TIerno DE FIGUEROA, J. (2007): Global diversity of stoneflies (Plecoptera, Insecta). - *Freshwater Animal diversity Assessment* 198: 365-377.
- FOCHETTI, R., & TIerno DE FIGUEROA, J. (2008): Global diversity of stoneflies (Plecoptera, Insecta) in freshwater. - *Hydrobiologia* 595(1): 365-377.
- FRICK, K., & HERRMANN, J. (1990): Aluminum accumulation in a lotic mayfly at low pH – A laboratory study. - *Ecotoxicology and Environmental Safety* 19(1): 81-88.
- FULLER, R., & KENNETH, S. (1979): Stonefly (Plecoptera) Food Habits and Prey Preference in the Dolores River. - *The American Midland Naturalist* 101(1): 170-181.
- GNATZY, W. & R. RUPPRECHT. (1972): Die Bauchblase von *Nemurella pictetii* Klapálek (Insecta, Plecoptera). – *Zoomorphology* 73(4): 325-342.
- GRAF, W., LORENZ, A., TIerno DE FIGUEROA, J., LÜCKE, S., LÓPEZ-RODRÍGUEZ, M., & DAVIES, C. (2009): Distribution and Ecological Preferences of European Freshwater Organisms. Volume 2. Plecoptera. - Pensoft Publishing, Bulharsko: 262 pp.
- HAAPALA, A., MUOTKA, T. & MARKOLLA, A. (2001): Breakdown and macroinvertebrate and fungal colonization of alder, birch and willow leaves in boreal forest stream. - *Journal of the North American Benthological Society* 20(3): 395-407.

- HELEŠIC, J., SOLDÁN, T., & ŠPAČEK, J. (2005): Plecoptera (pošvatky), 128-131. In: J. Frkač, D. Král, & M. Škorpík, Červený seznam ohrožených druhů České Republiky, Bezobratlí. Agentura ochrany přírody a krajiny ČR, Praha: 760 pp.
- ILLIES, J. (1955): Steinfliegen oder Plecoptera. In: Die Tierwelt Deutschlands und der angrenzenden Meeresteile 43. Gustav Fisher Verlag, Leipzig: 207 pp.
- ILLIES, J. (1974): Limnofauna Europaea, Eine Zusammenstellung aller die europäischen Binnengewässer bewohnenden mehrzelligen Tierarten m. Angaben über d. Verbreitung u. Ökologie. 2nd Edition. Gustav Fischer Verlag, Stuttgart: 552 pp.
- JUDSON, S. W. & NELSON, R. (2012): A Guide to Mongolian Stoneflies (Insecta, Plecoptera). - *Zootaxa* 3541: 1-118.
- KNIGHT, A.W. & A.R. GAUFIN (1966): Oxygen consumption of several species of stoneflies (Plecoptera). – *Insect Physiol* 12: 347-355.
- KRISKA, G. (2013): Freshwater Invertebrates in Central Europe: A Field Guide. - Springer-Verlag, Budapest: 411 pp.
- KRNO, I. (2013): Determinačný kľúč pre hydrobiológov. Část: II. Pošvatky (Plecoptera). - Výzkumný ústav vodného hospodárstva, Bratislava: 64 pp.
- LANCASTER, J., & DOWNES, B. (2013): Aquatic Entomology. - Oxford University Press, Oxford: 296 pp.
- LAVANDIER, P., & DUMAS, J. (1971): Microrépartition de quelques espèces d'invertébrés benthiques dans des ruisseaux des pyrénées centrales. - *Annales de Limnologie* 7(1): 7-23.
- LEIVESTAD, H., & MUNIZ, I. (1976): Fish kill at low pH in a Norwegian river. - *Nature* 259: 391-392.
- LELLÁK, J., KOŘÍNEK, V., FOTT, J., KOŘÍNKOVÁ, J., & PUNČOCHÁŘ, P. (1982): Biologie vodních živočichů. - Univerzita Karlova, Praha: 220 pp.
- LIESKE, R., & ZWICK, P. (2007): Food preference, growth and maturation of *Nemurella pictetii* (Plecoptera: Nemouridae). - *Freshwater Biology* 52(7): 1187-1197.
- LILLEHAMMER, A. (1974): Norwegian stoneflies. I. Analysis of the variations in morphological and structural characters used in taxonomy. - *Norwegian Journal of Entomology* 21(1): 59-109.
- LILLEHAMMER, A., BRITTAIN, J., SALTVEIT, S., & NIELSEN, P. (1989): Egg Development, Nymphal Growth and Life Cycle Strategies in Plecoptera. - *Holarctic Ecology* 12(2): 173-186.
- LÓPEZ-RODRÍGUEZ, M. J. & TIerno DE FIGUEROA, J. M. (2004): Nymphal biology of *Amphinemura triangularis* (Ris, 1902) (Plecoptera, Nemouridae) in a stream of Southern Spain: life cycle and diet. - *Zoologica baetica* 15: 61-68.
- LÓPEZ-RODRÍGUEZ, M. J. (2008): Life history, nymphal feeding and secondary

- production of Ephemeroptera and Plecoptera from southern Iberian Peninsula. - Doctoral thesis, University of Granada, 248 pp.
- LÓPEZ-RODRÍGUEZ, M. J., TERNO DE FIGUEROA, J. M., & ALBA-TERCEDOR, J. (2008): Life history and larval feeding of some species of Ephemeroptera and Plecoptera (Insecta) in the Sierra Nevada (Southern Iberian Peninsula). - *Hydrobiologia* 610(1): 277-295.
- MENDL, H., & MÜLLER, K. (1978): The colonization cycle of *Amphinemura standfussi* Ris (Insecta: Plecoptera) in the Abisko area. - *Hydrobiologia* 60(2): 109-111.
- NAGELL, B., & LARSHAMMER, P. (1981): Critical Oxygen Demand in Plecoptera and Ephemeroptera Nymphs as Determined by Two Methods. - *Oikos* 36(1): 75-82.
- OKLAND, J., & OKLAND, K. (1986): The effects of acid deposition on benthic animals in lakes and streams. - *Experientia* 42(5): 471-486.
- PARDO, I. (1989): New data on the genus *Amphinemura* Ris (Plecoptera: Nemouridae) from the Iberian Peninsula, with a description of a new species. - *Aquatic Insects* 11(4): 209-216.
- RAUŠER, J. (1980): Řád pošvatky - Plecoptera. V R. Rozkošný, Klíč vodních larev hmyzu. - Československá akademie věd, Praha: 524 pp.
- RICCIARDI, A., & RASMUSEN, J. (1999): Extinction Rates of North American Freshwater Fauna. - *Conservation Biology* 13(5): 1220-1222.
- RIS, F. (1902): Die schweizerischen Arten der Perliden-Gattung *Nemura*. - *Journal of the Swiss Entomological Society* 10: 378-405.
- ROTVIT, L., & JACOBSEN, D. (2014): Egg development of Plecoptera, Ephemeroptera and Odonata along latitudinal gradients. - *Ecological Entomology* 39(2): 177-185.
- SÁNCHEZ-ORTEGA, A., & TIerno DE FIGUEROA, J. M. (1996): Current situation of stonefly fauna (Insecta : Plecoptera) in the Iberian Peninsula and the Balearic Islands. - *Journal of the Swiss Entomological Society* 69: 77-94.
- SÁNCHEZ-ORTEGA, A. & TIerno DE FIGUEROA, J. M. (2000): Imaginal Feeding of Twelve Nemouroidean Stonefly (Insecta, Plecoptera). - *Annals of the Entomological Society of America* 93(2): 251-253.
- SOLDÁN, T., BOJKOVÁ, J., Zahrádková, S., HELEŠIC, J., & SROKA, P. (2014): Dlouhodobý výzkum vodního hmyzu – rodinné stříbro české entomologie. - *Živa* (5): 215 pp.
- STEWART, K., & RICKER, W. (1997): Stoneflies (Plecoptera) of the Yukon, 201-222. In: H. DANKS, & J. DOWNES, *Insects of the Yukon. Biological Survey of Canada (Terrestrial Arthropods)*, Ottawa: 1034 pp.

- STEWART, K., & STARK, B. (2002): Nymphs of North American stonefly genera (Plecoptera), 2nd Edition. The Caddis Press, Ohio: 510 pp.
- TERRY, M. (2003): Phylogeny of the Polyneopterous Insects With Emphasis on Plecoptera: Molecular and Morphological Evidence. Diplomová práce - Brigham Young University, Provo: 118 pp.
- TESLENKO, V. (2013): The Life Cycle and Production of Three Common Stonefly Species (Insecta, Plecoptera) in the Kedrovaya River (the South of Primorskii Territory). - Entomological Review, 94(9): 1191-1201.
- TIERNO DE FIGUEROA, J. M. & SÁNCHEZ-ORTEGA, A. (1999): Egg and clutches of some stonefly species (Insecta, Plecoptera) in Sierra Nevada (Granada, Spain). - Zoologica baetica 10: 161-184.
- TIERNO DE FIGUEROA, J. M., BO, T., LÓPEZ-RODRÍGUEZ, M. J., & FENOGLIO, S. (2009): Life cycle of three stonefly species (Plecoptera) from an Apenninic stream (Italy) with description of the nymph of *Nemoura hesperiae*. - Annales-Societe Entomologique de France, 45: 339-343.
- TIERNO DE FIGUEROA, J. M., SÁNCHEZ-ORTEGA, A., MEMBIELA-IGLESIA, P., & LUZÓN-ORTEGA, J. (2003): Plecoptera. In: M. A. RAMOS et al., Fauna Ibérica 22. Museo Nacional de Ciencias Naturales, Madrid: 404 pp.
- TIERNO DE FIGUEROA, J. M., BO, T., LÓPEZ-RODRÍGUEZ, M. J., & FENOGLIO, S. (2010): Nymphal trophic behaviour of two Nemouridae species (Insecta, Plecoptera) in the Curone creek (northern Apennines, Italy). - Entomological Science 13: 288-292.
- TUYFEKCHIEVA, V., KALCHEVA, H., VIDINOVA, Y., YANEVA, I., STOYANOVA, T., & LJUBOMIROV, T. (2014): Distribution and ecology of Taeniopterygidae (Insecta, Plecoptera) in Bulgaria. - Acta Zoologica Bulgarica, 65(1): 89-100.
- WAGNER, R., MARXSEN, J., ZWICK, P., & COX, E. (2011): Central European Stream Ecosystems: The Long Term Study of the Breitenbach. Wiley-VCH, Weinheim: 672 pp.
- WAGNER, F. H. & LECHTFRIED M. (2003). Endbericht des Langzeit – Forschungsprogramms RITRODAT. – Austrian Academy of Science, Mondsee: 132 pp.
- WOLF, B., & ZWICK, P. (1989): Plurimodal emergence and plurivoltinism of Central European populations of *Nemurella pictetii* (Plecoptera: Nemouridae). - Oecologia, 79(4): 431-438.
- YOSHIMURA, M. (2013): Variations in stable isotope ratios of carbon ($\delta^{13}\text{C}$) and nitrogen ($\delta^{15}\text{N}$) in different body parts and eggs of adult stoneflies (Plecoptera). - Physiological Entomology, 38(3): 226-232.

- YOSHIMURA, M., ISOBE, Y. & OISHI, T. (2006): Comparison of egg period, hatching rate, and first-instar nymphs among three species of stonefly. - *Limnology*, 7(2): 117-121.
- ZWICK, P. (1973): *Insecta: Plecoptera: Phylogenetisches System und Katalog*. W. de Gruyter, Berlin: 465 pp.
- ZWICK, P. (1991): Biometric studies of the growth and development of two species of *Leuctra* and of *Nemurella pictetii* (Plecoptera: Leuctridae and Nemouridae), 515-526. In: J. ALBA-TERCEDOR, & A. SÁNCHEZ-ORTEGA, *Overview and Strategies of Ephemeroptera and Plecoptera*. Sandhill Crane Press, Florida: 588 pp.
- ZWICK, P. (2000): Phylogenetic System and Zoogeography of the Plecoptera. *Annual Review of Entomology*, 45: 709-746.
- ZWICK, P. (2010): New species and new records of Plecoptera from Korea and The Russian Far East. - *Illiesia*, 6(9): 75-97.
- ZWICK, P., & NERSTEROVITCH, A. (2003): The development of *Nemurella pictetii* Klapálek (Plecoptera: Nemouridae) in two springstreams in central Europe. - *Limnologica*, 33(4): 231-243.