

Univerzita Karlova v Praze
Přírodovědecká fakulta

Studijní program: Biologie
Studijní obor: Biologie



Martin Pusztai

Úloha mikrobiotopů v časo-prostorové diferenciaci společenstev sladkovodních řas

The role of microhabitats in spatio-temporal differentiation of freshwater algal
assemblages

Bakalářská práce

Školitelka: RNDr. Yvonne Němcová, Ph.D.

Praha, 2012

Prohlášení:

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

V Praze, 21. srpna 2012

Podpis:

Poděkování:

Na tomto místě bych velmi rád poděkoval mnoha lidem, kteří mě doprovází na cestách životem, lidem, díky nimž jsem dosáhl tohoto rozcestí. Obětovali jste pro mě svůj čas, energii i pohodlí, věřili jste mi a váš úsměv mi dodával odhodlání. Děkuju.

Děkuji zejména své přítelkyni Zuzaně Fasterové, své školitelce Yvonne Němcové a celé své rodině, dále můj dík patří přátelům a všem členům algologického týmu.

Abstrakt

Tato bakalářská práce se zabývá problematikou mikrobiotopů ve vztahu k časo-prostorové diferenciaci společenstev sladkovodních řas. Řasy jsou uvedeny jako ekologicky definovaný různorodý polyfyletický konglomerát. Na základě dostupné literatury se jeví typ substrátu jako adekvátní a pro srovnání výsledků rozdílných studií velmi vhodný reprezentant většiny sladkovodních mikrobiotopů. Vliv mikrobiotopu se může projevit nejen na malém prostorovém měřítku, ale také na měřítku regionálním. Důležitost škály, sledovatelnost působících faktorů a vhodné vymezení mikrobiotopu jsou dále diskutovány. Diverzita mikrobiotopů se často projevuje na prostorové heterogenitě řasových společenstev. Na základě společných trendů v životních strategiích řas můžeme rozlišovat substráty erozivní a depoziční. Zvláštní kategorií představují substráty živé, zejména povrchy makrofyt. Řasy mohou s těmito rostlinnými substráty vstupovat do složitých vzájemných interakcí. Časová dynamika je v porovnání s prostorovou heterogenitou relativně méně prozkoumána.

Klíčová slova: mikrobiotop, řasy, prostorová heterogenita, sezónní dynamika, substrát

Abstract

This thesis deals with microhabitats in relation to the spatio-temporal differentiation of freshwater algal assemblages. Algae are defined ecologically, although they represent a diverse polyphyletic conglomerate. Based on the available literature, type of substrate appears as a suitable representative of most freshwater microhabitats when comparing results from different studies. Influence of microhabitat may occur not only on a small spatial scale, but also on a regional scale. The importance of scale and traceability of different factors are further discussed as well as the appropriate definition of the microhabitat. Microhabitats diversity is often reflected in the spatial heterogeneity of algal assemblages. Based on the common trends in the algal life strategies, erosional and depositional substrates can be distinguished. Living substrates, especially macrophyte surfaces represent a special category of microhabitats. Algae can enter complex interactions with these living substrates. Temporal dynamics is relatively less explored in comparison with the spatial heterogeneity.

Key words: microhabitat, algae, spatial heterogeneity, seasonal dynamics, substrate

Obsah

1. Úvod.....	6
2. Řasy.....	7
2.1 Charakteristika, vymezení	7
2.2 Sladkovodní společenstva řas	9
3. Mikrobiotopy.....	11
3.1 Mikrobiotop, měřítko a gradient.....	11
3.2 Vymezení a charakteristika	15
3.3 Typy substrátů – členění.....	16
4. Časo-prostorová diferenciace sladkovodního společenstva řas	17
4.1 Hypotéza neutrality substrátů	17
4.2 Prostorová variabilita.....	19
4.2.1 Obecně.....	19
4.2.2 Měkké (depoziční) a tvrdé (erozivní) substráty	21
4.2.3 Rostliny jako živý substrát	25
4.3 Časová dynamika.....	28
4.3.1 Obecně.....	28
4.3.2 Sezonalita	29
4.3.3 Disturbance, stres a stabilita.....	30
4.3.4 Predace	31
4.4 Umělé substráty	32
5. Závěr.....	33
6. Literatura	34

1. Úvod

Řasy, stejně jako jiné organismy, mají v biosféře své „místo“. Rozdílné myšlenkové uchopení tohoto „místa“ vede dvěma základními směry. Můžeme se vydat cestou abstraktní směrem k místu v potravním řetězci, v případě řas bude cesta končit výpovědí o tom, jak tyto fascinující organismy žijí, a v ekologické terminologii se ono abstraktní místo nazývá nika (Begon et al., 2010). Zato cesta na místo druhé, konkrétní, nás zavede třeba k malé tůňce v Botanické zahradě PřF UK v ulici Na Slupi. Zalovíme v ní rukou a vytáhneme uschlý list-makrozbytek pokrytý sedimentem a zeleným povlakem. Právě jsme objevili místo, kde řasy skutečně žijí, jejich mikrobiotop.

Práce různých autorů, kteří se touto problematikou zabývají, se liší nejen použitou metodikou, ale také rozdílným vymezením mikrobiotopu, kvůli čemuž se zjištěné, často rozdílné, efekty mikrobiotopů napříč jednotlivými studii hůře porovnávají a jejich výsledná kolektivní interpretace nakonec může působit značně nejednotně až zmateně. Přitom ale rozhodnutí, zda vzorkovat pouze jeden, dva či více typů mikrobiotopů, je nejen v základním výzkumu, ale také v biomonitoringu, fundamentální, neboť může do získaného řasového datasetu, jeho analýz a následných interpretací, vnést nežádoucí zkreslení (Townsend & Gell, 2005). Rovněž pestrá používaná terminologie pro označení mikrobiotopu zahrnuje nadbytečná synonyma (Nehring & Albrecht, 2000).

Společenstva některých mikrobiotopů bývají druhově výrazně bohatší nežli jiná (Veselá & Johansen, 2009). Zároveň rozdíly v tempu výzkumu, jež následně reflektuje různé množství vyprodukované literatury, jednotlivých řasových skupin vedou ke značnému nepoměru v poznání problematiky mikrobiotopů mezi jednotlivými skupinami řas. Mezi jinými vlivy je toto tempo poplatné praktickému využití získaných poznatků o modelových skupinách řas v již zmíněném biomonitoringu. Příkladem intenzivně studovaných skupin jsou například rozsivky (Lim et al, 2001) či krásivky (Coesel, 2003).

O nejasném druhovém konceptu některých řas a jejich (pseudo)kryptické diverzité¹, které mohou znemožnit rozpoznání a určení druhů, se ve vztahu k problematice mikrobiotopů až na výjimky dosud mlčí (Machová-Černá & Neustupa, 2009). Přesto by bylo zajímavé konfrontovat tuto tematiku například se substrátovou preferencí respektive specifitou.

¹ Kryptické (skryté) druhy řas nejsou rozlišit studiem jejich morfologie, druhy pseudokryptické se dají rozlišit jen velmi obtížně.

Cílem této bakalářské práce je shrnout poznatky o úloze mikrobiotopů v časoprostorové diferenciaci společenstev sladkovodních řas. Tato diferenciacie je mimo jiné výsledkem životních strategií jednotlivých druhů i celých řasových skupin. Ve své práci nejprve stručně charakterizují řasy a zmíním důležité modelové skupiny ve studiu mikrobiotopů. Následně představím pojem mikrobiotop a důležitý vliv, jenž na něj má zvolené měřítko. Dále srovnám rozdílné přístupy, které se uplatňují při jeho vymezení, a uvedu základní typy mikrobiotopů dle favorizovaného členění podle substrátů. Konečně v hlavní části této bakalářské práce se zaměřím na prostorovou variabilitu a časovou dynamiku řasových společenstev. Přiblížím hypotézu neutrality substrátů a pokusím se podat přehled argumentů v její neprospěch. Na příkladech z literatury ukážu, jak komplexním a mnohdy rozdílným způsobem mohou mikrobiotopy působit na různé taxony řas a přispět tak k diferenciaci společenstev v prostoru i čase. Diskutovat budu rovněž specifitu řas ke konkrétnímu mikrobiotopu.

Dovolím si zde ještě jednu důležitou poznámku. Vzhledem k tomu, že jsou zkoumanými organismy většinou jednobuněčné mikrořasy které mají obecně velmi rychlé životní cykly (Padisák et al., 2010) s převahou nepohlavního rozmnožování, nelze jejich životní strategie chápat jako paralelu životních strategií ve smyslu „life histories“ u makroorganismů.

2. Řasy

2.1 Charakteristika, vymezení

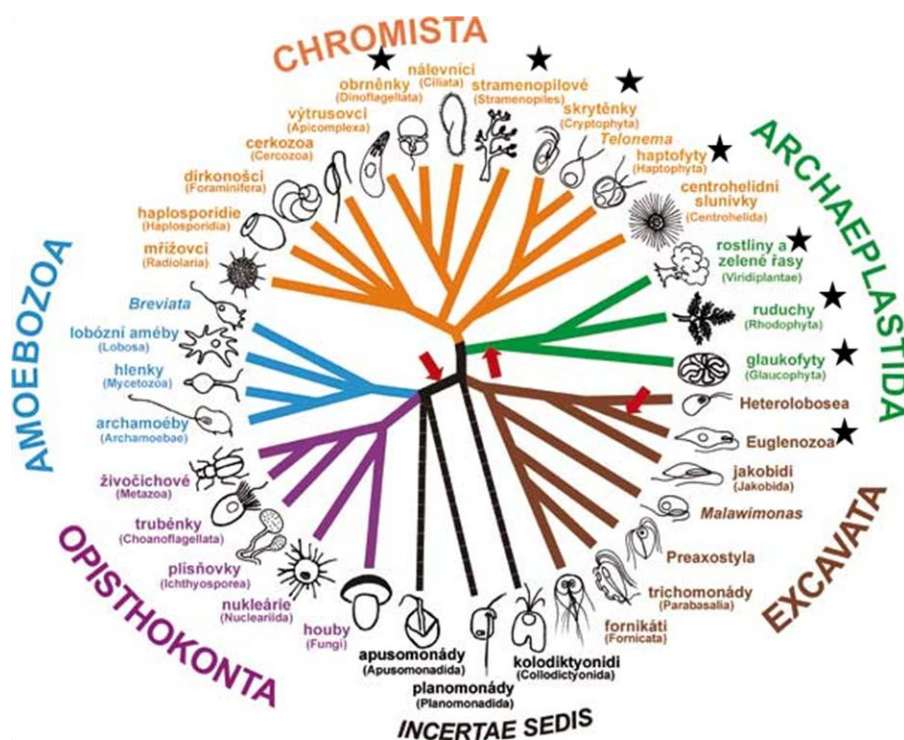
Řasy, řecky *Phykos*, latinsky *Algae*, jsou velmi diverzifikovanou ekologicky definovanou skupinou organismů, zastávajících ve sladkovodních ekosystémech mimo jiné důležitou roli primárních producentů (Minshall, 1978; Stevenson, 1996; Van der Valk, 2006).

Do tohoto z taxonomického hlediska polyfyletického konglomerátu se řadí nejen eukaryotické fotosyntetizující organismy (vyjma Embryophyt), ale někdy, z důvodu tradice, také prokaryotické sinice (*Cyanobacteria*), čemuž napovídá jejich anglické označení *blue-green algae*. Zatímco česká odborná literatura hovoří o „sinicích a řasách“ (Kalina & Váňa, 2005), v anglické odborné literatuře se užívá termín „algae“ jak pro celou skupinu fotosyntetizujících mikroorganismů a makrořas (McFadden, 2001; Lee, 2008), tak jen pro

organismy eukaryotické (Wetzel, 2001). V této práci bude dále pojednáno o sinicích jako o jedné z mnoha skupin řas sensu lato.

K hlavním funkčním rozdílům mezi sladkovodními prokaryotickými sinicemi a eukaryotickými řasami patří mimo jiné schopnost fixace vzdušného dusíku některými sinicemi (Van der Valk, 2006) a také to, že herbivorům velmi často, například sinice *Microcystis aeruginosa*, jednoduše „nechutnají“ (Böing et al., 1998).

Naopak do shodné role primárních producentů řadí sinice a řasy oxygenní fotosyntéza se společným základem u všech skupin - molekulou chlorofylu *a* (Lee, 2008). Schopnost fotosyntetizovat se na základě opakovaných endosymbiotických² událostí stala důležitým faktorem v evoluci eukaryot (McFadden & Gilson, 1995; Delfiche, 1999) a je skrze tyto události zodpovědná za značnou diverzitu života na Zemi (McFadden, 2001). „Produkty“ tohoto fenoménu, řasy, proto na současném fylogenetickém stromu Eukaryot (Čepička et al., 2010) najdeme hned v několika říších (Obr. 1) – Chromista, Archaeplastida a Excavata.



Obr. 1 Současný fylogenetický strom eukaryot. Hvězdičkou jsou označeny taxony sladkovodních řas, červené šipky odkazují k možnému umístění kořene stromu. Převzato ze studie Čepička et al. (2010), upraveno.

² Pohlčením sinice heterotrofní eukaryotickou buňkou v dávné minulosti vznikl primární plastid (= primární endosymbióza). Následné endosymbiotické události (= sekundární a vyšší) se již týkaly pohlcování fotosyntetizujících eukaryot. Obdobu primární endosymbiózy, avšak relativně recentní, předvádí krytenka *Paulinella chromatophora* se svými cyanelami.

Ze skupin sladkovodních makrořas jsou objektem studia problematiky mikrobiotopů zejména některé taxony ruduch (Rhodophyta), například Batrachospermaceae (Carmona et al., 2009), Compsopogonaceae (Necchi et al., 1999) a zelených řas (Chlorophyta), například Characeae (Vieira & Necchi, 2000).

Naprostá většina prací však pojednává o mikrořasách. Jedná se o organismy s rychlým turnoverm (obratem) a krátkým životem v rozmezí 10^4 až 10^7 sekund (Padisák et al., 2010), jejichž diverzitu je možné z důvodu malé velikosti, řádově mikrometrů, poznávat až metodami mikroskopie. Proto zůstával svět mikrořas lidstvu skryt až do dob Anthoni van Leeuwenhoeka, zřejmě prvního pozorovatele sladkovodních řas *Euglena* sp., *Chlamydomonas* sp. či *Volvox* sp. (Leadbeater & McCready, 2000) a popularizátora mikroskopie, který napomohl odstartovat vlnu zájmu o tyto fascinující organismy.

Problematika mikrobiotopů bývá studována buď na celém mikrořasovém společenstvu (Carpenter & Waite, 2000; Erhard & Gross, 2005; Veselá, 2009), nebo jen na některé vhodné řasové skupině. Naprosto nejčastěji je touto modelovou skupinou v lentických i lotických ekosystémech společenstvo rozsivek, Bacillariophyceae (Dixit et al., 1992; Weilhoefer & Pan, 2006; Soininen & Heino, 2007). Jejich využití se v dnešní době rozšířilo ze základního algologického výzkumu do běžné praxe, jsou jednou z důležitých skupin organismů pro biomonitorng sladkých vod (Moulton et al., 2002; MacDonald et al., 2012) a rovněž pro paleoekologické rekonstrukce dávných podmínek prostředí (Lim et al., 2001; Wiklund et al., 2010).

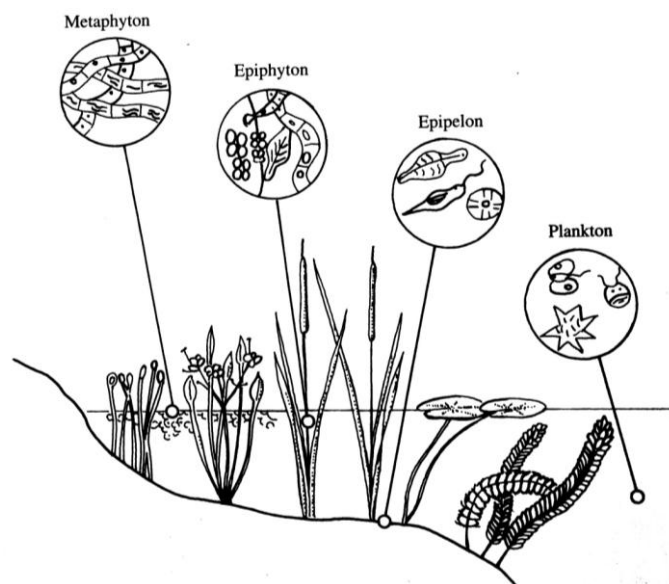
Ve specifických lentických ekosystémech, rašeliništích, bývají pro základní výzkum i biomonitoring využívány krásivky (Desmidiáles), které zde dosahují vysoké diverzity i abundancí (Duthie, 1965; Coesel, 2001; Coesel, 2003). Třetí významnou skupinou rovněž s paleoekologickým přesahem jsou zlativky třídy Chrysophyceae (Siver, 1993; Siver & Lott, 2012), zejména šupinaté chrysomonády, ale rovněž se zkoumají cysty všech zástupců této třídy.

2.2 Sladkovodní společenstva řas

Sladkovodní prostředí a v něm žijící společenstva se člení do dvou základních skupin. Jsou jimi ekosystémy lentické (stojaté vody) a lotické (tekoucí vody). Hlavním a zásadním rozdílem je dle Wetzela (2001) doba zdržení vody v prostoru vodního tělesa. Zatímco pro řeky je charakteristický relativně rychlý jednosměrný proud vody a v ní unášených materiálů

indukovaný gravitací, jehož intenzita (tj. průtok) může během času také kolísat, ve stojatých vodách podobný fenomén na první pohled nepozorujeme. Nicméně většina stojatých vod funguje v otevřeném režimu (přítok - odtok) a existuje v nich zákonitě sice velmi pomalý, přesto stálý pohyb vody.

I přes tento výrazný rozdíl se společenstva řas lentických a lotických ekosystémů ve vztahu k substrátu klasifikují stejně (Van der Valk, 2006; Wetzel, 2001, Poulíčková et al., 2008), přičemž některé teoreticky dobře vymezené skupiny je v přírodních podmínkách často nemožné přesně vzorkovat, a to z důvodů neexistující hranice mezi společenstvy či přítomnosti odpočívajících stádií (Poulíčková et al., 2008). I proto se ve většině studií vzorkují a rozlišují častěji jen některé z možných skupin (Obr. 2).



Obr. 2 Nejčastěji vzorkovaná společenstva řas v lentických ekosystémech. Převzato z knihy Kadlec & Knight (1996).

Základní členění zahrnuje:

a) Fytoplankton – společenstvo řas volně rozptýlených ve volné vodě, řasy většinou podléhající sedimentaci a turbulencím, které je vrací zpět směrem k hladině, v mokřadech se často na tvorbě fytoplanktonu podílejí druhy původně epipelické či epifytické (Goldsborough & Robinson, 1996)

b) Perifyton – společenstvo řas nárostových, žijících v asociaci s téměř jakýmkoliv substrátem (Hillebrand & Kahlert, 2001), někdy se jako synonymum uvádí termíny biofilm či fytobentos (Wetzel, 2001), přičemž je nutné zdůraznit, že toto společenstvo formují nejen řasy sesilní (nepohyblivé, přisedlé), ale též pohyblivé

c) Metafyton – společenstvo řas s „hybridní“, dosti volnou asociací k substrátu (ani volně rozptýlené, ani s úzkou asociací k substrátu), jehož členové mají původ jak ve fytoplanktonu tak v perifytonu (Goldsborough & Robinson, 1996), přičemž se působením různých faktorů prostředí hromadí v litorální zóně za vzniku typických shluků, někdy se jako synonymum uvádí termín tycho plankton (Wetzel, 2001).

Perifyton se dále člení dle charakteru substrátu na: epipelon (jemný sediment), epiliton (kámen), epifyton (rostlinné povrchy, zahrnuje rovněž makrořasy a mechy), epizoon (živočichové), epidendron (dřevo) a epipsammon (písek).

3. Mikrobioty

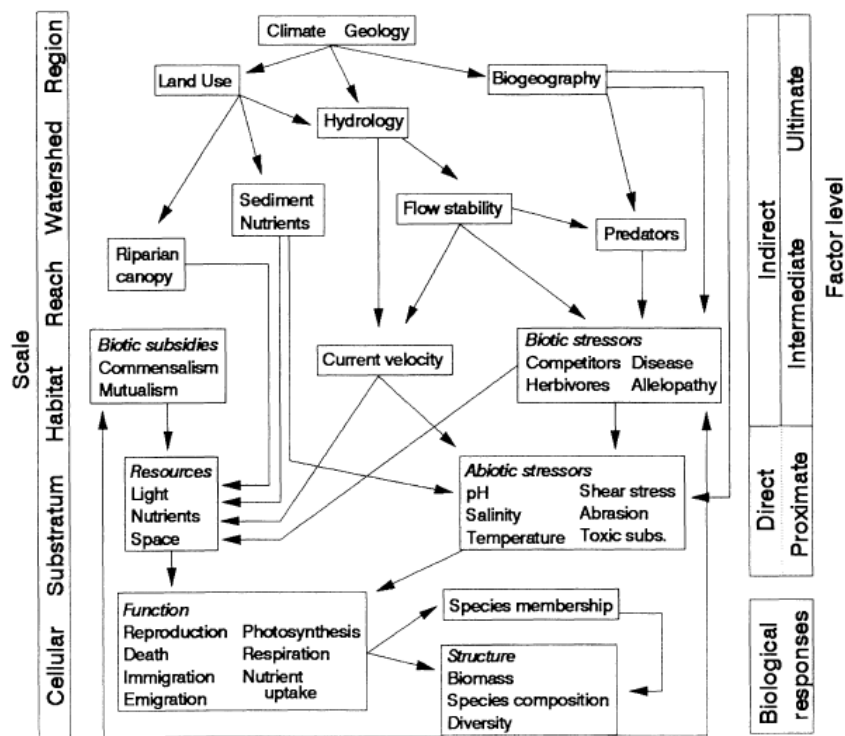
3.1 Mikrobiotop, měřítko a gradient

Mikrobiotopem je myšlena nejmenší část životního prostředí, která umožňuje existenci specifické fauny a flóry (Collins English Dictionary). Vůči organismům, které ho zabydlují, působí celá řada faktorů. Tyto faktory souhrnně fungují jako jakási předloha pro utváření životních strategií jednotlivých organismů, v našem případě řas, formujících společenstvo konkrétního mikrobiotopu (Southwood, 1977; Wellborn et al., 1996; Townsend et al., 1997). Kdybychom měli charakterizovat mikrobiotop podle Southwoda (1977) pomocí jeho dvou myšlených stěžejních os, vyjadřovala by první osa prostorovou heterogenitu mikrobiotopu měnící se v čase a druhá osa temporální kolísání množství živin. Je patrné, že se jedná o charakteristiku na základě převážně abiotických faktorů. Padišák et al. (2010) ve své revizi PEG modelu (Plankton Ecology Group) rovněž uvádí celkově výraznější vliv abiotických (fyzikálních) faktorů na složení fytoplanktonního společenstva jezer a množství přítomné biomasy, přičemž ale zdůrazňuje, že se biotické a abiotické faktory podílely na struktuře společenstva řas různých jezer pokaždé jinou měrou.

S mikrobiotopem úzce souvisí pojmy fraktál a měřítko. Jestliže budeme uvažovat o mikrobiotopu v souvislosti s vysokou komplexitou, kterou si ještě dále přiblížíme, jako o malém výseku okolního heterogenního prostředí, tedy jako o pouhé změně měřítka, pomocí kterého získáme vhodný rámec pro jeho správné uchopení ve vztahu ke studované problematice, nabízí se paralela s fraktálovou strukturou. Její komplexita se zdá být vůči měřítku v podobném vztahu, tedy hrubé měřítko – hrubé i jemné struktury, jemné měřítko –

dříve jemné struktury jsou nyní hrubší, přičemž jemnými strukturami se staly struktury nově se objevivší, jež byly v hrubém měřítku relativně skryty. Viditelné projevy tedy mohou být obdobné, ale výrazný rozdíl se ukrývá ve vnitřních procesech. Zatímco fraktál je snadno definovatelný poměrně jednoduchými pravidly a mohl by modelově posloužit pouze ke kvantifikaci některých aspektů komplexity mikrobiotopu (Taniguchi & Tokeshi, 2004), a tato pravidla jsou na měřítku nezávislá, v případě faktorů charakterizujících mikrobiotop hraje měřítko zásadní roli (Stevenson, 1997; Leibold et al., 2004; Potapova & Charles, 2005; Wiklund et al., 2010).

Se změnou škály můžeme pozorovat rozdíl nejen ve složení řasového společenstva, a to již od úrovně mikroměřítko - centimetrů (Černá, 2010), ale rovněž se s rozdílným měřítkem mění relativní důležitost a sledovatelnost faktorů prostředí, které působí ve vzájemných hierarchických vztazích (Saburova et al., 1995; Stevenson, 1997; Wiklund et al., 2010). Tímto se od škály prostorové přesouváme také ke škále časové. Proximátní (bezprostřední) faktory působí spíše v krátkém čase a na lokální škále na rozdíl od faktorů ultimátech – krajních (Stevenson, 1997). Pozorovaný trend stejně jako vzájemné vztahy jednotlivých faktorů prostředí jsou přehledně znázorněny na Obr. 3.



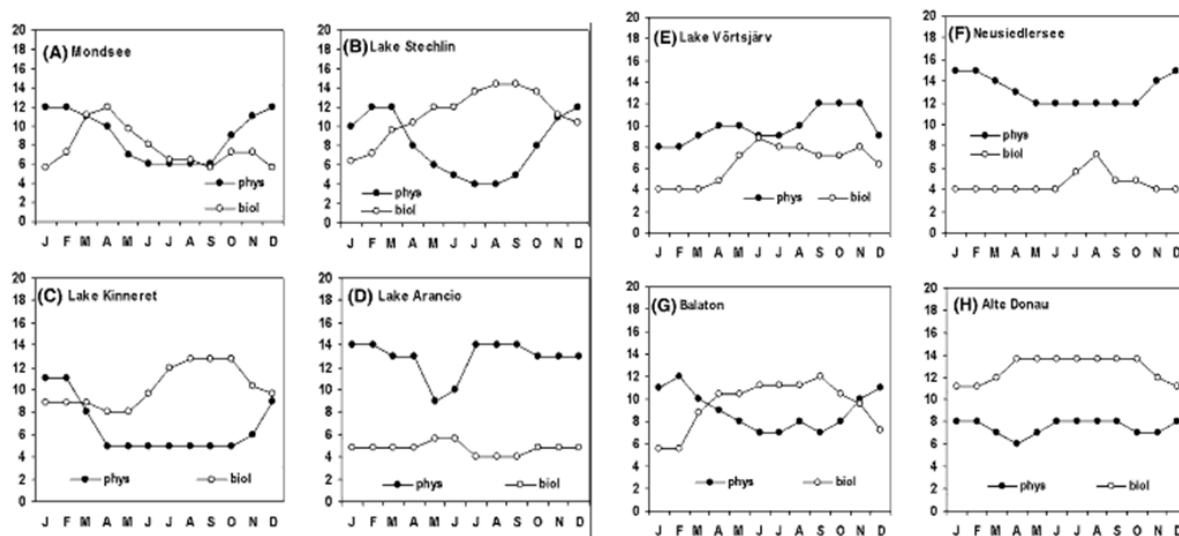
Obr. 3 Hierarchické uspořádání synergických faktorů prostředí působících na řasové společenstvo. Proximátní (bezprostřední) faktory působí spíše v krátkém čase a na lokální škále na rozdíl od faktorů ultimátních (krajních). Převzato ze studie Stevenson (1997).

Jestliže se tedy se změnou měřítka mění relativní důležitost a sledovatelnost faktorů prostředí, není překvapivé, že se tato změna projeví i v případě mikrobiotopů. Mikrobiotopy měly signifikantní vliv na složení a dynamiku společenstev sladkovodních řas na škále centimetrů (Krejci & Lowe, 1986; Černá, 2010), jednotek metrů (Duthie, 1965; Machová-Černá & Neustupa, 2009) až stovek metrů (Veselá, 2009) i kilometrů (Carpenter & Waite, 2000; Borics et al., 2003; Potapova & Charles, 2005; Veselá & Johansen, 2009). Kritické měřítko, na kterém jejich vliv přestává být signifikantní, neboť zde působí překryv vlivy výraznějšími – například biogeografií, hydrologickým režimem či výrazným gradientem prostředí, je hranice individuální vodní plochy (Reavie & Smol, 1997; Rothfritz et al., 1997; Potapova & Charles, 2005).

Wiklund et al. (2010) ve své studii epifytických rozsivek rybníků i přes statisticky signifikantní ovlivnění typem mikrobiotopu upozorňují na výrazné překrytí tohoto vlivu dalšími faktory, které jsou na charakteru mikrobiotopu nezávislé. Jsou jimi individuální charakter a z něj plynoucí rozdíly mezi jednotlivými rybníky a dále výskyt záplav. Řasová společenstva z rozdílných mikrobiotopů se na velké prostorové škále nelišila ve své reakci na užití krajiny (Carpenter & Waite, 2000) ani ve stabilitě (Soininen & Eloranta, 2004). Rozdíly v biomase perifytonu byly větší při porovnání jednotlivých vodních ploch (jezer) mezi sebou, nežli při porovnání různých odběrových míst v rámci jednoho jezera (Kahlert & Petterson, 2002). Podle Padisák et al. (2010) se i přes shodné metabolické procesy jednotlivých jezer, jejichž dynamiku fytoplanktonu zkoumala, každé z nich „chová“ jako odlišné individuum (Obr. 4). Obdobně i přes podobné chemické a fyzikální charakteristiky vody hostila severoamerická jezera sousedních subregionů signifikantně odlišnou flóru zlativek, kterou si autoři studie vysvětlují rozdílnou migrační schopností jednotlivých druhů (Siver & Lott, 2012). Na větším měřítku, od úrovně celých regionů, měl na společenstva signifikantní vliv latitudinální gradient. Pakliže ale v prostředí nepůsobil vliv silného gradientu, fungoval ve studii Veselá (2009) právě mikrobiotop i na regionálním měřítku jako nejdůležitější faktor ovlivňující diverzitu řasového společenstva dominovaného rozsivkami.

V případě jednotlivých jezer je podle mě představa individuální plochy snáze uchopitelná, nežli v případě vodních toků, vytvářejících propojenou říční síť. Navíc se s touto problematikou dle mého názoru pojí určité „constraints (omezení) individuální vodní plochy“ při studiu vlivu mikrobiotopů na časo-prostorovou diferenciaci společenstev sladkovodních řas. Rozhodneme-li se studovat a snáze zachytit vliv mikrobiotopů volbou menšího prostorového měřítka – individuální vodní plochy, budeme muset být při následné interpretaci svých výsledků velmi obezřetní, neboť naše zjištění mohou platit pouze ve sledovaném

území. Typickým příkladem je zjištění mikrobiotopové specifity u druhů jedné individuální vodní plochy, které jsou však na základě dalších studií známy z mikrobiotopů různých, v neprospěch této „specifity“ hovoří také nízké abundance druhů a jejich výskyt pouze v několika vzorcích (Townsend & Gell, 2005). Naopak při volbě velkého měřítka se pro překrytí spoustou dalších faktorů (v hierarchii výše) nemusí efekt vlivu mikrobiotopu vůbec projevit.



Obr. 4 Odhadované roční trendy biotických a abiotických faktorů v osmi studovaných evropských jezerech. V jezerech bylo po dobu 11 až 29 let měsíčně sledováno 10 faktorů, zjištěné hodnoty autoři ohodnotili dle pětibodové stupnice. V grafu je zaznamenáno až výsledné skóre každé pětice faktorů. Na rozdílných trendech těchto faktorů mezi jednotlivými jezery autoři demonstrují „individualitu“ každého z nich. Převzato ze studie Padišák et al. (2010), upraveno.

Avšak i na větší prostorové škále výrazně překračující hranici individuální vodní plochy mohou mít mikrobiotopy výrazný, statisticky signifikantní, vliv na složení a časoprostorovou dynamiku řasového společenstva. Je to umožněno především absencí silného environmentálního gradientu, který by jejich vliv překrýval. Na regionálním měřítku, ve studii 15 řek a potoků z oblasti NP České Švýcarsko, náležejících do povodí Labe, byl zaznamenán statisticky signifikantní vliv mikrobiotopu na druhovou bohatost a druhovou podobnost řasových společenstev na příkladu rozsivek těchto toků (Veselá & Johansen, 2009). Toky k sobě geograficky bližší nevykazovaly větší podobnost druhového složení společenstva řas nežli toky geograficky vzdálenější, v čemž můžeme vidět silnější vliv environmentálních faktorů (pH, množství živin), které však nevytvářely výrazný prostorový gradient. Zřejmě z těchto důvodů mohl být odhalen signifikantní vliv mikrobiotopů také na této větší, regionální škále. Obdobně ve stojatých vodách, v případě značné uniformity chemických

charakteristik vody (pH, konduktivita) nevytvářejících výrazný gradient napříč jezery na podobné regionální škále, zjistili Borics et al. (2003), že určujícím faktorem pro existenci rozdílné řasové flóry jsou rozrůzněné mikrobioty. Tyto dvě zmíněné studie, které se dokázaly vypořádat s výše zmíněným „constrains individuální vodní plochy“, tak výrazně přispěly k odhalení důležitosti mikrobiotopů v životních časo-prostorové diferenciaci společenstev sladkovodních řas i na velkém, regionálním měřítku.

3.2 Vymezení a charakteristika

Existují nejméně tři základní možné přístupy k vymezení mikrobiotopu ve sladkých vodách bez ohledu na to, zda zkoumáme lentické či lotické ekosystémy. Můžeme se pokusit o jeho charakterizaci na základě co největšího množství faktorů, jichž však v přírodě působí zřejmě nezměřitelné množství, případně se omezit jen na faktory s největším vlivem na řasové společenstvo (Southwood, 1977) či jen některé taxony (Vieira & Necchi, 2002). Takto pojali charakteristiku mikrobiotopu například Carmona et al. (2009) ve studii zaměřené na fenologii sladkovodní ruduchy *Sirodotia suecica*. Výskyt jejího gametofytu je striktně určen rychlostí proudu ($66 - 122 \text{ cm} \cdot \text{s}^{-1}$), nízkou ozářeností ($75 - 263 \text{ } \mu\text{mol fotonů na m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$) a mělkou vodou ($7 - 26 \text{ cm}$).

Druhým přístupem je vymezení mikrobiotopu na základě prostorových aspektů. Zde se tedy od abstraktní matrice dostáváme k fyzickému základu mikrobiotopu, kterým je nejčastěji nějaké rozhraní pevné a kapalné fáze, jinak řečeno povrch s charakteristickým substrátem (Soininen & Eloranta, 2004; Townsend & Gell, 2005; Wiklund et al., 2010; Steward & Lamoureux, 2012). Povrchy ve vodním prostředí představují pro řasy například důležité rozhraní pro kumulaci nabitých a nenabitých částic a zároveň mohou přímo poskytovat živiny (Kahlert & Petterson, 2002). Navíc kolem sebe mikroorganismy těchto povrchů, zejména bakterie, vytvářejí vrstvu slizu. Tato vrstva je jakýmsi gelovitým přechodem mezi pevným a kapalným prostředím, probíhají v ní složité interní metabolické procesy a od volné vody ji dělí mezní vrstva s minimálním pohybem vody (Wetzel, 2001). Mimo jiné tato gelovitá vrstva může urychlit kolonizační proces u řady sladkovodních makrořas (Branco et al., 2010). Navíc je známo, že řasy se svým substrátem vstupují mnohdy do značně komplikovaných interakcí (Zheng & Stevenson, 2006).

Jestliže má diverzita mikrobiotopů představovat možný zdroj diverzity životních strategií, například skrze větší druhovou bohatost řasového společenstva (Taniguchi &

Tokeshi, 2004), poté je přesun od abstraktního templátu ke konkrétním „políčkům“ představujícím rozdílné substráty v heterogenním sladkovodním prostředí, dle mého názoru, velmi vhodný. Tato rozhraní jsou ve vodním prostředí téměř výhradně záležitostmi litorálu, oblasti příbřeží či bentálu, oblasti dna (Wetzel, 2001). V případě planktonních společenstev pelagiálu (volné vody) se na první pohled zdá role rozhraní pevné a kapalné fáze či substrátů podružná. Může se ale projevit na větší škále, odpovídající například hloubce vodního tělesa (Van de Vijver et al., 2001). Hloubka je vzdálenost dvou typů rozhraní a má řadu důsledků (rozsah turbulencí, dostupnost živin, velikost eufotické zóny³ a spousta dalších). Vliv velikosti vodního tělesa byl patrný ve studii společenstva sladkovodních rozsivek. Zatímco *Aulacoseira alpigena* vykazovala afinitu k menším nádržím, druhy *Navicula corrugata* a *N. pseudoscutiformis* preferovaly spíše větší jezera (Van de Vijver et al., 2001).

Konečně třetí přístup ve vymezení velmi souvisí s druhým, neboť základní členění sladkovodních společenstev řas (viz. předchozí kapitola), je založeno právě na jejich interakci se substrátem. Mikrobiotop tak bývá vymezen podle charakteristického společenstva (plankton, metafyton, perifyton).

Je zřejmé, že si různí autoři vymezují mikrobiotopy rozdílným způsobem. Navíc se v jednotlivých studiích používá mnohdy odlišná metodika. Kvůli těmto rozdílům se efekty vlivu mikrobiotopů napříč jednotlivými studii hůře porovnávají. Rovněž jejich výsledná kolektivní interpretace může působit zmateně (Townsend & Gell, 2005). Jestliže mají tedy mikrobiotopy umožnit rozvoj specifických společenstev, přičemž základní členění sladkovodních řasových společenstev je založeno na způsobu asociace k substrátu a typu tohoto substrátu, bude v následujícím textu, pro umožnění srovnání, mikrobiotop většinou reprezentován substrátem (Porter et al., 1993; Soinen & Eloranta, 2004; Machová-Černá & Neustupa, 2009).

3.3 Typy substrátů – členění

Sladkovodní společenstva řas mohou být asociována téměř se všemi typy substrátů vodního prostředí (Hillebrand & Kahlert, 2001). Podle potřeb, typu ekosystému (lentický či lotický) a zaměření jednotlivých studií se můžeme v odborných pracích, zabývajících se

³ Eufotická zóna je svrchní vrstva vody, ve které může být díky dostatku světla fotosyntézou vytvářena čistá primární produkce.

substrátovou problematikou, setkat s několika způsoby členění těchto substrátů, přičemž způsob členění odráží důležitý společný trend charakteristický pro celou skupinu substrátů:

a) měkké (depoziční) x tvrdé (erozivní) – měkkými jsou například sediment a mech, tvrdými naopak dřevo či kámen, toto dělení se užívá převážně ve studiích lotických ekosystémů (Carpenter & Waite, 2000; Potapova & Charles, 2005; Veselá, 2009; Veselá & Johansen, 2009)

b) biotické (živé) x abiotické (inertní) – živé substráty podléhají výrazné dynamice v porovnání s celkem stálými inertními substráty, tento typ dělení bývá užíván ve studiích lentických (Kahlert & Pettersson, 2002) i lotických ekosystémů (Bergey & Resh, 2006)

c) přirozené x umělé (vyrobené člověkem) – takto se substráty rozdělují především ve studiích lentických ekosystémů zaměřených na problematiku biomonitoringu (Siver, 1977; Morin, 1986; Wiklund et al., 2010; MacDonald et al., 2012)

4. Časo-prostorová diferenciacie sladkovodního společenstva řas

4.1 Hypotéza neutrality substrátů

Jestliže budeme zkoumat například epifytické společenstvo řas, budeme mít téměř vždy možnost odebrat jeho vzorek z vícero typů substrátů, reprezentovaných jednotlivými druhy vodních makrofyt. Na otázku, zda výběr rostliny ovlivní druhové složení společenstva epifytických řas, nepřinášejí moderní studie ani po desetiletích výzkumu jednoznačnou odpověď.

Zejména výsledky výzkumů ve starších studiích (Siver, 1977; Cattaneo & Kalff, 1979; Morin, 1986) hovoří ve prospěch hypotézy neutrality substrátů (Neutral substrate hypothesis). Tato hypotéza předpokládá, že substrát, ve většině studií jím jsou právě jednotlivé druhy makrofyt, funguje pouze jako pasivní podklad, ke kterému se řasy mohou v případě potřeby přichytit či se jen zdržovat v jeho blízkosti. Žádné vzájemné ovlivňování, které by vyústilo v odlišnou strukturu společenstva řas na různých substrátech hypotéza nepředpokládá.

Siver (1977) ve své studii společenstev perifytických rozsivek v rámci jednoho rybníku, jejichž vzorky byly odebrány z 5 různých druhů vodních makrofyt (*Potamogeton robbinsii*, *Pontederia cordata*, *Nymhaea odorata*, *Scirpus subterminalis* a *Decodon verticillatus*) zjistil podobná složení společenstev na těchto jednotlivých substrátech. Z tohoto

zjištění následně vyvozuje neexistenci substrátové specifity u druhů rozsivek ve zkoumaném rybníce. Na této studii se dají vhodně demonstrovat dva výrazné metodické fenomény týkající se ekologických studií společenstev řas. Prvním je již dříve zmíněný „constrains individuální vodní plochy“, přičemž v diskuzi výsledků této studie jednoho rybníka autor svými interpretacemi nepřekračuje jeho hranici. Druhý fenomén souvisí s problematikou hojných (široce rozšířených) a vzácných druhů ve vztahu k dynamice celého společenstva pod vlivy prostředí. Tedy zda trendy pozorované ve společenstvu řas, které jsou určené podmínkami prostředí, budou spíše reflektovány ve složení a abundancích druhů vzácných či druhů hojných. Autor svá pozorování ilustruje na grafu druhového složení v závislosti na substrátu, přičemž jsou v tomto grafu znázorněny relativní abundance pouze nejhojnějších druhů. Teprve nedávno však bylo zjištěno, že vliv podmínek prostředí na společenstvo řas lze zachytit i při studiu pouze nejhojnějších druhů (Heino & Soininen, 2010).

Blindow (1987) testovala hypotézu neutrality substrátů na příkladu rozsivek a dospěla k jasnému závěru. Nejen že se společenstva lišila v abundanci jednotlivých druhů rozsivek mezi jednotlivými druhy makrofyt, ale druhy vykazovaly rozdílné abundance také v mikrotopografii zkoumaného substrátu. Přestože řada následujících studií potvrzuje výsledky studie Blindow (1987) a hypotézu neutrality substrátů vyvrací rovněž na příkladu vodních makrofyt (Van Donk & Van de Bunt, 2002; Mulderij et al., 2003; Erhard & Gross, 2006), objevují se i nové studie, díky kterým tato hypotéza nadále přežívá (Cejudo-Figueiras et al., 2010).

Jedním z praktických argumentů proti hypotéze neutrality substrátů je známé algologické pravidlo, podle kterého je pro zachycení co největší druhové diverzity řas na zkoumané lokalitě, ať už ve stojatých či tekoucích vodách, zapotřebí maximalizovat množství odebíraných substrátů-mikrobiotopů (Porter et al., 1993; Carpenter & Waite, 2000; Townsend & Gell, 2005; Weilhoefer & Pan, 2006). V případě značně rozpracované metodiky biomonitoringu v USA je kladen důraz na typ vzorkovaného substrátu (Moulton et al., 2002). Potapova & Charles (2005) problematiku mikrobiotopů a řas v biomonitoringu shrnují následovně. I přesto, že se diverzita řas, celková biomasa řas či abundance specifických druhů řas mezi mikrobiotopy mnohdy liší a autoři sami doporučují srovnávat ve studiích na malém, lokálním, měřítku pouze stejné mikrobiotopy, v případě studií v měřítku regionálním a větším by výběr mikrobiotopu již neměl ovlivnit přesnost zhodnocení stavu kvality vody založeném

na autekologických indexech⁴. Vzhledem k substrátovým vlivům, a rovněž velké rozdílnosti substrátů v lentických ekosystémech, se tak jedním z možných přístupů v biomonitoringu stává použití umělých substrátů (MacDonald et al., 2012).

4.2 Prostorová variabilita

4.2.1 Obecně

Diverzita řas je podobně jako u jiných organismů výrazně ovlivněna prostorovou heterogenitou prostředí, kterou následně reflektuje řasové společenstvo (Taniguchi & Tokeshi, 2004). Prostorová heterogenita živin mezi substrátem a volnou vodou je zodpovědná za udržení druhové diverzity ve společenstvu perifytických řas (Pringle, 1990). Rozdílné složení vodních makrofyt ve studii dvou typů mokřadů mohla přispět k prostorové heterogenitě společenstev bentických rozsivek (Weilhoefer & Pan, 2006). Svou důležitou roli má rovněž heterogenita terestrické vegetace v souvislosti s rozdílnou velikostí vodní plochy. Vegetace působí co by větrolam, čímž snižuje míchání vody v menších tůních. Tento efekt následně může vést k velkému rozvoji bičíkovců, kteří oproti řasám bez bičíku dokážou lépe kompenzovat sedimentaci (Borics et al., 2003). Proto se heterogenita ve velikosti vodních ploch a jejich okolní terestrické vegetaci může projevit v prostorové heterogenitě společenstev řas, tedy v rozdílných poměrech bičíkovců k ostatním řasám.

Relativní biomasa řas (bez rozsivek) se významně lišila mezi společenstvy planktonu, epifytonu a epipelonu v obnovených mokřadech, ale ne na mokřadech původních. Tyto zjištěné rozdíly nekorelovaly s žádnou z měřených environmentálních proměnných. Naopak vysoká beta diverzita fytoplanktonu byla společná oběma typům mokřadů (Zheng & Stevenson, 2006). Prostorová heterogenita velikosti částic, ze kterých substrát sestává, se může projevit v prostorové variabilitě makrořas skrze rozdílné preference k různě zrnitým substrátům (Vieira & Necchi, 2002). Tato variabilita je spíše než na úrovni druhové bohatosti makrořas zachytitelná změnou abundance jednotlivých druhů (Branco et al., 2010).

Podle Stevenson (1997) se vyšší heterogenita prostředí, což je možné interpretovat jako větší množství a rozmanitost mikrobiotopů v prostoru či jejich členitost, projeví ve zvýšené biomase, druhové diverzitě a stabilitě společenstev bentických řas. Na toto zjištění

⁴Autekologických indexů je celá řada, počítají se na základě prezence a abundancí vybraných druhů, nejčastějšími indexy jsou trofický index charakterizující úživnost (trofi) vody a saprobní index charakterizující znečištění vody organickými látkami.

zajímavě navazuje studie finských algologů (Soininen & Heino, 2007), kteří zjistili, že společenstva jednobuněčných eukaryotických řas s vysokou druhovou diverzitou jsou spíše složena ze specialistů, přičemž společenstva s nízkou druhovou diverzitou tvoří spíše generalisté, tedy časté druhy se širokou ekologickou amplitudou. Výsledky studie Veselé (2009) podporují tato zjištění. Společenstva více specifická a druhově bohatší byla asociována se substráty měkkými (depozičními), které vykazují větší členitost.

Naopak koncentrace chlorofylu *a*, jakožto odrazu množství řasové biomasy, mohou být u více komplexních mikrobiotopů nižší (Taniguchi & Tokeshi, 2004). V tomto případě zřejmě hrají důležitou roli vyšší abundance a druhová bohatost bezobratlých konzumentů na některých substrátech, které se projeví vyšším predčním tlakem. Substrátovou afinitu u sladkovodních bezobratlých zjistili ve své studii Parson & Norris (1996). Sběry bezobratlých z různých substrátů v rámci jednoho odběrového místa se od sebe lišily více, nežli sběry ze stejného substrátu z různých míst. Ve výsledku může vlivem predace dojít ke snížení množství abundantních druhů řas (konkurenčně schopnějších), což umožní existenci více diverzifikovaného společenstva (Townsend & Gell, 2005). Nabízí se paralela s makrosvětlem úživných luk, konkrétně se spásanými loukami, které vůči nespásaným loukám vynikají vyšší druhovou diverzitou (Smith & Rushton, 1994).

Townsend & Gell (2005) dále ve své studii 6 různých substrátů zjistili, že se časté druhy rozsivek, s relativní abundancí $\geq 10\%$, vyskytovaly na všech typech substrátů. Přestože přibližně 75 % druhů dosahovalo relativních abundancí nižších než 2 %, tyto vzácnější druhy se na žádném ze substrátů nepodílely na složení společenstva z více než 16,9 % (počítány relativní abundance). Tento pattern autoři zachytili na všech místech i typech substrátu, přestože se společenstva mezi mikrobiotopy lišila. Podobně Potapova & Charles (2005) nezjistili vliv mikrobiotopu na přítomnost častých druhů, které tedy nevykazovaly substrátovou afinitu.

Na základě podobnosti druhového složení vzorků společenstev řas z 12 mokřadních tůní a jezer vymezili Borics et al. (2003) 5 skupin, které odpovídaly charakteristickým mokřadním mikrobiotopům. Důležitými faktory přitom byly velikost otevřené vodní plochy a typ vegetace, naopak chemické parametry vykazovaly v tomto typu prostředí uniformitu. Po následném porovnání svých výsledků s výsledky studií dalších autorů formulovali myšlenku pěti základních typů mikrobiotopů s charakteristickou řasovou flórou v (hypotetickém) mokřadním systému (Obr. 5):

1) mikrobiotopy mělkých, zastíněných vod bez porostů makrofyt (skrytěnky - Cryptophyta)

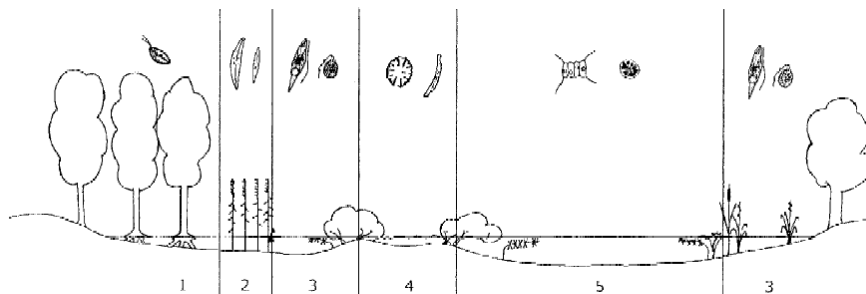
2) mikrobiotopy s vysokou densitou vnořených makrofyt (epifytické rozsivky a zelené vláknité řasy)

3) mikrobiotopy malých tůní s dobrými světelnými podmínkami a ponořenými makrofyty (krásnoočka - Euglenales a druhy metafytonu)

4) mikrobiotopy s převahou rašeliníku (krásivky a rozsivky)

5) mikrobiotopy otevřených vodních ploch (typická planktonní společenstva zelených řas a sinic)

Jak je patrné, mikrobiotopy mohou fungovat jako důležitý faktor ovlivňující prostorovou variabilitu společenstev sladkovodních řas skrze rozdílné odpovědi jednotlivých skupin a druhů řas na konkrétní mikrobiotop.



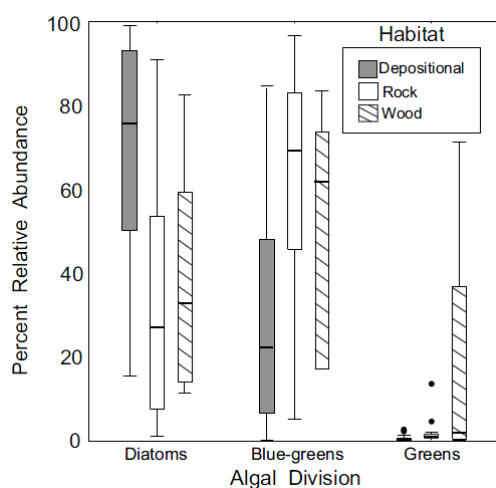
Obr. 5 Pět základních typů mikrobiotopů s charakteristickou řasovou flórou v (hypotetickém) mokřadním systému. Důležitými faktory jsou zde velikost otevřené vodní plochy a převládající vegetace. Mikrobiotopy: 1 – mělkých stinných vod, 2 – vnořených makrofyt, 3 – malých, dobře prosvětlených tůní s ponořenými makrofyty, 4 – trsů rašeliníků, 5 – otevřených vodních ploch. Převzato ze studie Borics et al. (2003).

4.2.2 Měkké (depoziční) a tvrdé (erozivní) substráty

Carpenter & Waite (2000) porovnávali druhové složení společenstev bentických řas ve studii 25 vzorkovaných míst malých říčních toků společného povodí na území Willamete Basin v Oregonu. Výrazný vliv mikrobiotopu se projevil na úrovni odlišných substrátů. Zatímco erozivním substrátům silně dominovaly rozsivky (průměrná relativní abundance dosáhla 76 %), substrátům depozičním dominovaly s průměrnou relativní abundancí 68 % sinice (Obr. 6).

Toto dělení na tvrdé a měkké substráty podporují také další práce. Potapova & Charles (2005) zjistili výrazný rozdíl mezi vzorky odebíranými z tvrdých a měkkých substrátů na stejných odběrových místech. Tvrdé a měkké substráty se signifikantně lišily množstvím biomasy a diverzitou řasových společenstev, v množství biomasy hlavních taxonomických skupin nalezených řas a rovněž v abundancích pohyblivých rozsivek. Ve studii 6 rozdílných

substrátů (Townsend & Gell, 2005) vykazovala společenstva rozsivek největší podobnost mezi epidendronem a epilitem. Kámen a dřevo tak představují erozivní substráty s tvrdým a relativně inertním povrchem a v porovnání s ostatními substráty mohou být dle autorů považovány za záměnné. Z tohoto vyplývá jeden praktický dopad pro biomonitoring. Vzhledem k zaměnitelnosti těchto substrátů se mohou vzorkovat a vzájemně porovnávat také lokality, na kterých se vyskytuje pouze jeden z dvojice mikrobiotopů. Tím se zvyšuje množství potenciálních odběrových míst vhodných pro odběr vzorků.

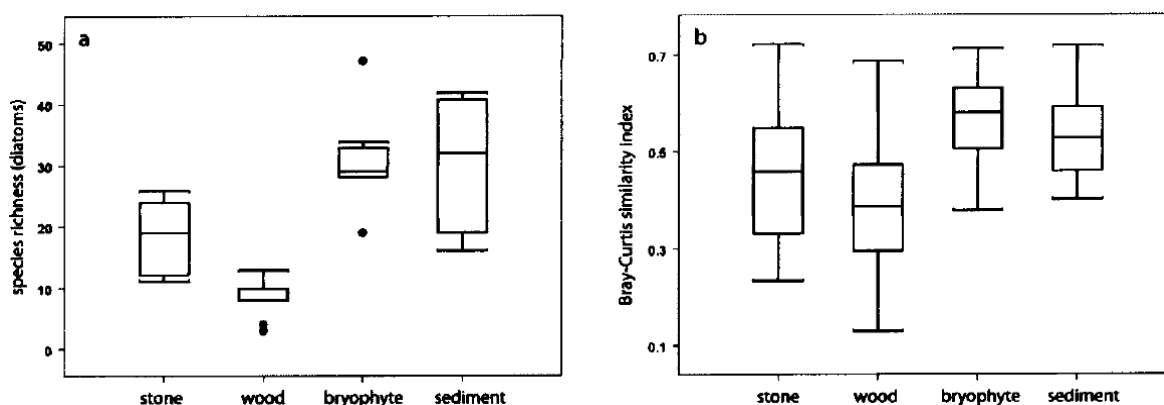


Obr. 6 Rozdílné preference dvou základních typů substrátů u různých řasových skupin. Depozičním substrátům výrazně dominovaly rozsivky, erozivním (dřevo, kámen) naopak výrazně dominovaly sinice. Převzato ze studie Carpenter & Waite (2000).

Obdobně Veselá (2009) ve své studii společenstev řas malých vodních toků, zjistila shlukování společenstev řas podle hrubosti substrátu na společenstva tvrdých substrátů (kámen, dřevo) a společenstva měkkých substrátů (sediment, mech). Typ substrátu měl statisticky signifikantní vliv na společenstva řas a vysvětloval největší část variability (20,5 %) ve složení společenstev. Navíc společenstva měkkých substrátů hostila v porovnání se společenstvy tvrdých substrátů výrazně více druhů substrátově specifických.

Společenstva měkkých substrátů bývají druhově bohatší nežli společenstva substrátů tvrdých (Potapova & Charles, 2005; Veselá, 2009; Veselá & Johansen, 2009). Na příkladu společenstev tvrdých a měkkých substrátů pramenných toků demonstruje tento trend Obr. 7. Naopak v objemu biomasy mohou tvrdé substráty dosáhnout rovněž vysokých hodnot (Kahlert & Petterson, 2002). V malých rašelinných tůňkách bývají společenstva řas, především krásivek, měkkých substrátů na rozdíl od fytoplanktonu druhově bohatší a jednotlivé druhy hojnější. Je to dáno zejména propastným rozdílem koncentrace živin mezi

substrátem a volnou vodou (Duthie, 1965). Mezi dvěma typy měkkých substrátů, jemném sedimentu a mechu, ve studii dvou rašelinných transektů se společenstva řas lišila spíše v abundancích jednotlivých druhů nežli v prezenci/absenci různých druhů (Černá, 2009). I přes zdánlivě homogenní rašelinné prostředí se tak i na malém měřítku – centimetrů, projevila prostorová diferenciace společenstev. Dle autorky jsou za ni zodpovědné jednak specifické podmínky prostředí, které nabízejí jednotlivé mikrobiotopy, a dále druhově rozdílná schopnost šíření.



Obr. 7 Porovnání rozdílné druhové bohatosti (a) a rozdílné substrátové specifity (b) mezi 4 substráty říčního transektu. Společné trendy podporují možnost dělení substrátů na erozivní (dřevo, kámen) a depoziční (sediment, mech). Převzato ze studie Veselá (2009).

V druhovém složení společenstev měkkých substrátů se často objevuje více druhů s volnějším přichycením k substrátu, druhů pohyblivých a druhů na dlouhé stopce, které se umějí lépe vypořádat s možnostmi a nástrahami měkkých substrátů. Příkladem může být vertikální migrace ve vrstvě sedimentu za účelem obstarání si živin, známá především u pohyblivých rozsivek a krásivek. Dalším příkladem jsou delší stopky spolu s volnější asociací k substrátu a pohyblivost, které pomáhají řasám před pohřbením v přibývajícím sedimentu (Carpenter & Waite, 2000; Soininen & Eloranta, 2004; Potapova & Charles, 2005; Machová-Černá & Neustupa, 2009; Veselá, 2009; Veselá & Johansen, 2009). Vertikální zonaci společenstev krásivek měkkých substrátů chápe Duthie (1965) jako důsledek životních projevů fauny těchto substrátů (pohyb, vrtání v sedimentu) a zároveň schopnosti či neschopnosti řas vertikálně migrovat.

Atypickým příkladem depozičního substrátu je písek. Pohyb zrn písku vyvolává výraznou abrazi (oděr), které mohou více podléhat větší druhy (Townsend & Gell, 2005). Společenstva rozsivek tak na písčném substrátu tvoří například menší druhy rodů *Achnanthes* (sensu lato), *Encyonema* (s.l.), *Navicula* (s.l.), *Achnantheidium* a pro epipsamon

typického rodu *Psammothidium* (Potapova & Charles, 2005). Epipsamická společenstva mohou podléhat mikrotopografii povrchu. Pohyblivé druhy rozsivek formovaly spíše společenstva „dolíků“ a naopak stopkaté druhy formovaly spíše společenstva „kopečků“ (Krejci & Lowe, 1986). Navíc se stopkaté druhy významně častěji a ve větších abundancích vyskytovaly na křemenném materiálu, kdežto druhy pohyblivé mezi typy nerostného materiálu nerozlišovaly.

Společenstva tvrdých substrátů sestávají především z druhů více odolných až rezistentních vůči spásání a odírání (Carpenter & Waite, 2000). Některými typickými druhy mohou být zástupci rozsivek rodů *Achnanthes*, *Diademesis*, *Amphora*, *Cocconeis* a *Gomphonema parvulum*, dále vláknité sinice a ruduchy (Douglas & Smol, 1995; Soininen & Eloranta, 2004; Potapova & Charles, 2005; Veselá, 2009). Tvrdé substráty, i přes svou relativní inertnost v porovnání s měkkými (sediment, mech) ovlivňují společenstva svým chemismem, jak dokazuje studie rozsivek ze subantarktické oblasti (Van de Vijver et al., 2001).

Zajímavým aspektem první zmíněné studie této podkapitoly - Carpenter & Waite, (2000) bylo rovněž zjištění podílu počtu druhů unikátních pro jeden mikrobiotop (substrátově specifických) na celkovém složení daného společenstva. Zatímco ve složení společenstva erozivních substrátů se unikátní druhy podílely pouze 5 % (kámen), respektive 3 % (dřevo), u depozičních substrátů tvořily více jak třetinu (37 %). Autoři pro to mají dvě možná vysvětlení, přičemž to druhé překračuje a rozvíjí zjištění finských algologů uvedené výše (Soininen & Heino, 2007). První vysvětlení souvisí s větším množstvím vzorků odebraných na depozičních substrátech. Obecně se tedy může jednat o artefakt nedostatečného provzorkování substrátu (Townsend & Gell, 2005). Druhé, zajímavější vysvětlení, souvisí s představou depozičních substrátů jako jakési „knihovny druhů“ ze všech mikrobiotopů vodního prostředí. Představu této knihovny podporují výsledky řady dalších autorů (Carpenter & Waite, 2000; Lim et al., 2001; Veselá, 2009). Weilhoefer & Pan (2006) například zjistili, že společenstva rozsivek depozičních substrátů mokřadů Severní Ameriky hostily druhy nejen typicky bentické, ale také epifytické a planktonní. Na základě modelování následně zjistili, že pro dostatečné zhodnocení druhové diverzity rozsivek těchto mokřadů je třeba odebrat minimálně 5 vzorků takovýchto „složených“ společenstev epipelonu.

Substrátová specifita se tedy, podobně jako substrátová afinita, nejen vzhledem k artefaktu nedostatečného provzorkování, ale také efektu „knihovny druhů“ a „constrains individuální vodní plochy“ u druhů řas špatně dokazuje. Svůj podíl na tom zároveň může mít i fakt, že autoři většinou používají pouze tyto hrubé kategorie substrátů (kámen, dřevo), ale

nezkoumají například konkrétní druh horniny a její chemismus. Jako názorný příklad této problematiky nám poslouží 2 studie zabývající se perifytickými rozsivkami arktické oblasti v rámci stejného regionu (Douglas & Smol, 1995; Lim et al., 2001). V obou studiích autoři odebrali vzorky ze třech stejných typů substrátů: mechu, sedimentu a kamene, přičemž shodně v obou případech sediment hostil nejvíce substrátově specifických druhů, 9 respektive 11. Nejen, že se žádný z těchto zjištěných taxonů mezi studii na druhové úrovni nepřekrývá, ale zároveň se z větší části nepřekrývají ani na úrovni rodové.

Přestože u druhů vzácných můžeme o substrátové specifitě vzhledem k výše uvedeným „efektům“ zřejmě jen spekulovat, u některých druhů, zdá se, existuje. Některé druhy rodu *Psammothidium*, jak již název napovídá, jsou zřejmě výlučnými obyvateli epipsamonu (Potapova & Charles, 2005). Příkladem druhu, který byl naopak nalezen na jiném substrátu, je *Psammothidium helveticum*. Ve studii Veselé (2009) vykazoval nejvyšší afinitu ke dřevu.

4.2.3 Rostliny jako živý substrát

Ve vodě žijící makrofyta stejně jako mechy a makrořasy mohou jakožto mikrobiotop ovlivňovat epifytické druhy řas značně komplexním způsobem. Jelikož jsou živým, dynamickým substrátem, tato dynamika ovlivňuje kolonizaci ze strany řas, mění světelné podmínky v prostředí a také ovlivňuje koncentraci živin v čase i prostoru (Carpenter & Waite, 2000; Townsend & Gell, 2005; Weilhoefer & Pan, 2006).

Rozdíly v poměrech obsahu základních živin v biomase řas (C:N:P) se více projevovaly na inertních-tvrdých substrátech nežli na substrátech živých. Mezi živé substráty autoři řadili nejen makrofyta, ale rovněž velmi diskutabilní schránky živých mlžů. Živý substrát tak, zdá se, oproti inertnímu-tvrdému substrátu může kompenzovat nedostatek živin, které jinak rozvoj řas limitují. Co je však překvapivé, důležitost této kompenzace se nesnižuje s narůstající trofíí vody (Kahlert & Petterson, 2002). Za tento paradox zřejmě může slizová vrstva ve které perifytické společenstvo existuje a interní recyklační procesy (Wetzel, 2001), které se zdají být v dostupnosti živin pro řasy důležitější, nežli trofie vody (Kahlert & Petterson, 2002). Biomasu perifytonu proto na rozdíl od biomasy fytoplanktonu nelze jednoduše vysvětlit trofíí vody. Naopak podle celkový vlivu typu rostlinného substrátu, tedy nejen živinového hospodářství, se v případě lentických ekosystémů nejvíce projevuje ve vodách s nízkou úživností (Eminson & Moss, 1980).

V souvislosti s koncentrací živin se mezi společenstvem řas a rostlinou-substrátem může vytvořit kompetiční vztah ústící až v alelopatii. Nicméně, odlišení alelopatického efektu od ostatních typů kompetitivních interakcí je v terénních studiích obtížné (Van Donk & Van de Bund, 2002). Alelopatický efekt byl v laboratorních podmínkách prokázán například u makrořas rodu *Chara* (Mulderij et al., 2003) a makrofyt rodu *Elodea* (Erhard & Gross, 2006), přičemž u druhého zmíněného rodu vedl u 5 ze 6 zkoumaných mikrořas k více jak 50 % inhibici růstu. Co je však velmi zajímavé, u posledního druhu ze zkoumané šestice, což byl *Scenedesmus brevispina*, se místo alelopatického efektu dostavila prokazatelná stimulace růstu.

Bylo také zjištěno, že rozdílné druhy řas v rámci jedné řasové skupiny (řád Sphaeropleales) vykazují k alelopatickým substancím různou sensitivitu (Mulderij et al., 2003). Navíc si Gross & Sütffeld (1994) všimli, že polyfenoly produkované rostlinou *Myriophyllum spicatum* silně potlačují růst sinic. Stejný efekt fenolických sloučenin byl zaznamenán i u dalších makrofyt, například u rodu *Elodea* (Erhard & Gross, 2006). Nicméně v případě eukaryotických řas výsledky zmíněných autorů naznačují, že za alelopatické efekty je zodpovědná kombinace vícero látek. Selektivní ovlivnění celých řasových skupin, kromě zmíněných sinic, se zatím nezdá být pravděpodobné (Van Donk & Van de Bund, 2002).

Vedle koncentrace živin a produkce alelopatických substancí ovlivňují společenstva perifytonu také další organické i anorganické látky, například odpadní produkty uvolňované při rozkladu odumřelých rostlin. Zahnívající zbytky *Potamogeton natans*, jakožto součást měkkého substrátu dna, inhibovaly růst krásivek v rašelinných tůňkách (Duthie, 1965). Rozdíly v diverzitě a struktuře epifytonu si Cattaneo & Kalff (1978) vysvětlovali letní vysrážením CaCO_3 na povrchu listů makrofyt, žádné další stimulační nebo inhibiční procesy nepozorovali.

Vodní makrofyta rovněž snižují míchání sedimentu ve vodě vlivem větru (Dieter, 1990) tak, že formují uzavřený litorál, čímž mohou vzhledem ke své zonaci přispět k prostorové heterogenitě společenstev bentických řas (Weilhoefer & Pan, 2006). Typ vegetace v rašelinných tůňkách byl velmi důležitým faktorem ovlivňujícím prostorovou heterogenitu bentických krásivek. S porosty *Juncus bulbosus* a *Molinia caerulea* byly asociovány druhy *Staurastrum apiculatum* a *Hyalotheca dessiliens* (Duthie, 1965). Borics et al. (2003) udávají větší diverzitu řas z mokřadních jezírek dominovaných makrofyty. Navíc se diverzita makrofyt a makrořas projevuje také na diverzitě společenstev těchto substrátů. Makrořasy, oproti jiným substrátům, na svém povrchu hostily společenstvo s výrazně bohatším zastoupením planktonních druhů (Townsend & Gell, 2005). Wiklund et al. (2010)

dokonce zjistili statisticky signifikantní rozdíl ve složení společenstva perifytonu na rostlinných substrátech stejného rodu (*Potamogeton*).

Ve srovnání s ostatními tvrdými i měkkými substráty mohou být společenstva rozsivek na těchto živých substrátech daleko variabilnější a časté druhy zde oproti jiným substrátům nemusejí dosahovat vysokých abundancí (Townsend & Gell, 2005). Ve této studii byla epifytická společenstva mezi rostlinnými substráty rodů *Juncus* a *Chara* velmi podobná, přičemž rostlinný substrát rodu *Vallisneria* hostil epifytické společenstvo druhově velmi ochuzené. Autoři si to vysvětlovali již zmíněnými alelopatickými efekty umocněnými silným predčním tlakem abundantními bezobratlými. Podobně *Nuphar lutea* v porovnání s jinými substráty hostil společenstvo druhově chudší a s vyšší mírou dominance (Soininen & Eloranta, 2004).

Ve studii tří rozdílných mikrobiotopů na původních a obnovených mokřadech vykazoval epifyton nejvyšší druhovou bohatost, což ale mohlo být způsobeno vzorkováním napříč různými makrofyty. V rámci epifytonu dosahovaly nejvyšší druhové bohatosti rozsivky, naopak nejabundantnějšími druhy byly zelené řasy rodů *Stigeoclonium*, *Mougeotia* a *Oedogonium* (Zheng & Stevenson, 2006). Vzhledem k letnímu designu odběrů vzorků pro uvedenou studii proto vysoké abundance zelených řas nejsou překvapivé. Zajímavostí však je, že alfa i beta diverzita epifytonu obnovených mokřadů předčila zjištěnou diverzitu v mokřadech původních. Autoři si to vysvětlují buď větším zastíněním řas vlivem rozvinutější vegetace makrofyt původních mokřadů, vyšší eutrofizací těchto mokřadů nebo větší prostorovou heterogenitou obnovených mokřadů, které vzhledem k různým stádiím sukcese mohou nabídnout více rozdílných mikrobiotopů.

Mechy mohou podobně jako epipelická „knihovna druhů“ hostit druhově velmi bohatá společenstva řas (Veselá, 2009). Na příkladu mechorostů pramenných toků bohatých na zajímavé a vzácné druhy rozsivek se jeví tento typ mikrobiotopu ideálním pro zkoumání druhové diverzity místních řas (Veselá & Johansen, 2009). Naopak na taxonomické úrovni rodů rozsivek z různých mikrobiotopů, zahrnujících i vlhké terestrické mechy, se jejich společenstva neodlišovala (Van de Vijver, 2001).

Mezi mechy tvoří zvláštní kategorii rašeliníky (*Sphagnum* spp.), které výrazně přispívají ke snižování pH ve vodním prostředí (Richter & Dainty, 1989), a tím ovlivňují okolní biotu. Epifyton asociovaný s rašeliníkem vykazuje při snižování pH snižování druhové bohatosti a zároveň zvyšování dominance (Mataloni, 1999). Němcová (2010) ve své studii šupinatých chrysomonád zjistila, že některé druhy, například *Mallomonas papillosa*, *Synura sphagnicola* či *Paraphysomonas vestita*, mohou i v extrémně kyselém prostředí profitovat a

vytvořit dominantní populace. Nízké pH ovlivňuje dostupnost řady živin, například fosforu, nicméně ve studii řas rašelinných jezírek nemělo rozdílné množství fosforu v porovnání s typem mikrobiotopu výrazný vliv na prostorovou diferenciaci řasových společenstev (Borics et al., 2003). Výrazným vlivem je rovněž hladina vody. Vynořené, poloponořené a ponořené trsy rašeliníku hostily společenstva řas se statisticky signifikantně odlišným složením (Machová-Černá & Neustupa, 2009), přičemž nízkým hodnotám pH těchto mikrobiotopů odpovídaly vyšší proporce krásivek a spájivek.

4.3 Časová dynamika

4.3.1 Obecně

Během 80. let vznikl zřejmě první ucelenější koncept postihující životní strategie sladkovodních řas (fytoplanktonu) v čase. Jednalo se o PEG-model popisující sukcesi fytoplanktonu i zooplanktonu stojatých vod, tedy sezónní dynamiku, ve vztahu k environmentálním i biotickým faktorům prostředí (Sommer et al., 1986). V jezeře mírného pásu můžeme sezónní dynamiku fytoplanktonu (velmi zjednodušeně) podle tohoto modelu popsat následovně:

a) jarní maximum fytoplanktonu (především drobní bičíkovci skupin skrytěnky, zlativky a zelené řasy), dostatek živin a nízká predace, následuje rozvoj zooplanktonu

b) silící predace, „vyžrání“ fytoplanktonu, kolaps zooplanktonu a tzv. clear water stage (stádium čisté vody)

c) v eutrofních vodách - rozvoj letního fytoplanktonu, převážně zelené řasy a sinice, silná konkurence i predace, antipredační strategie řas jako reakce na chemikálie uvolňované spásací - tvorba kolonií a výběžků (Lurling & Van Donk, 1996), může skončit sinicovým boomem (vodní květ), následovaným vyčerpáním živin, kyslíku a kolapsem společenstva

d) ve vodách s nižší úživností – podzimní druhé maximum fytoplanktonu, zejména rozsivky, i zooplanktonu, nadcházející zima indukuje vznik odolných klidových stádií (cysty, spory), zimní disturbance restartuje sezónní dynamiku.

Klidová stádia vytvářejí na dně jakousi „semennou banku“. Při jejich klíčení následující sezónu hraje velkou roli oblast dna, na které se vyskytují. Bylo zjištěno, že k formování fytoplanktonu jezer mírného pásu přispívají téměř výhradně klidová stádia z litorálu (Rengefors et al., 2004). Hlavními, statisticky signifikantními faktory zodpovědnými za klíčení byly v této studii světelné podmínky a míchání substrátu.

Zrevidování PEG-modelu (Padisák et al., 2010) přineslo dvě zajímavá zjištění, zde uvedu jen krátkou rekapitulaci. Jednak se zdají být abiotické faktory důležitějšími nežli faktory biotické, což je vzhledem k původnímu modelu překvapivé. Obecně, zdá se, převaha biotických faktorů vede časovou dynamiku fytoplanktonu stojatých vod k patternu PEG-modelu a naopak převaha abiotických faktorů je zodpovědná za pattern odlišný. Z relativně hrubého měřítka, na kterém sleduje sezónní dynamiku fytoplanktonního společenstva PEG-model, se teď přesuneme na měřítka jemnější, substrátové, a přiblížíme si časovou dynamiku řas napříč jednotlivými mikrobiotopy, zejména pod vlivem sezóny a také disturbancí, které se odrážejí ve stabilitě společenstva.

4.3.2 Sezonalita

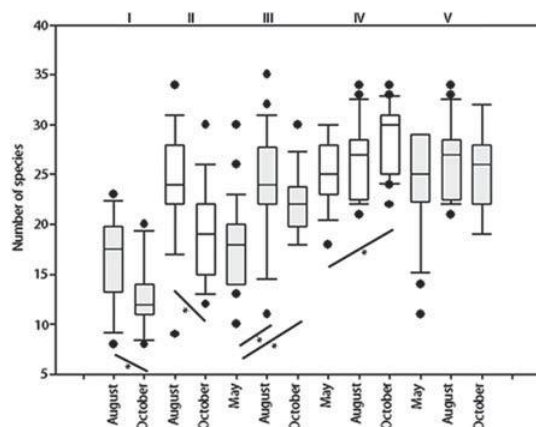
V souvislosti s problematikou mikrobiotopů je časová dynamika společenstev řas studována výrazně méně, nežli dynamika prostorová. Přitom spolu časová i prostorová dynamika, zdá se, souvisí (Soininen & Eloranta, 2004; Soininen, 2010). Dynamiku v čase navíc vykazují i samotné substráty. Například živé substráty jsou už ze své podstaty značně dynamickým prostředím. Dalo by se tedy očekávat, že budou výrazně ovlivňovat sezónní dynamiku společenstev řas.

McCormick et al. (1998) sledovali sezónní změny v množství biomasy a druhovém složení epifytonu, epipelonu a metafytonu v močálech Everglades. V oligotrofních místech dosahovalo množství biomasy epipelonu vysokých hodnot v průběhu celého roku a nepodléhalo tedy sezónně. Naopak epifyton a metafyton v objemu biomasy během roku značně kolísal a obecně nejvyšších hodnot dosáhl během vlhkého období. Druhové složení vykazovalo v oligotrofních místech výrazné sezónní posuny, jejichž pattern byl ve všech mikrobiotopech obdobný. Zatímco během období vlhka dominovaly perifytonu sinice (*Chroococcus turgidus* a *Scytonema hofmannii*), během období sucha to byly rozsivky (*Amphora lineolata* a *Mastogloia smithii*). Naopak sezonalita epifytonu i epipelonu eutrofních míst nebyla výrazná, během celého roku dominovaly společenstvům sinice a zelené řasy.

Ve studii mikrobiotopů rašelinného kanálu v podobě měkkých substrátů odhalili Machová-Černá & Neustupa (2009) statisticky signifikantní rozdíly v druhovém složení společenstev řas mezi jednotlivými mikrobiotopy. Tyto rozdíly se navíc během sezóny (květen až říjen) zvyšovaly. Sezónní trendy pro jednotlivé mikrobiotopy se lišily (Obr. 8). V epifytonu ponořeného rašeliníku a v epipelonu se během sezóny zvyšovala druhová diverzita a zároveň se snižovala dominance. Naopak v epifytonu vynořeného a

polovynořeného rašeliníku se druhová diverzita během sezóny snižovala. Konečně v posledním mikrobiotopu, povrchu dna kanálu dominovaného rašeliníkem, nezaznamenali autoři žádné statisticky signifikantní změny v diverzitě společenstva během sezóny.

V další studii rašelinného transektu sledovala Černá (2009) vliv fyzické překážky (plechové desky) na časoprostorovou diferenciaci společenstva na malé škále. Tato překážka přehradila transekt a neumožňovala proudění vody, tedy roznášení živin i organismů, mezi dvěma částmi transektu. Po dvou letech došlo k vytvoření rozdílných epipelických společenstev na obou stranách transektu, přičemž epifyton asociovaný s rašeliníkem změnu nevykazoval. Zdá se tedy, že epipelon podléhá výrazné časoprostorové diferenciaci i na malém měřítku centimetrů.



Obr. 8 Sezónní dynamika společenstev řas na příkladu měnící se druhové bohatosti v pěti různých mikrobiotopech: I - epifyton vynořeného rašeliníku, II - epifyton polovynořeného rašeliníku, III – epifyton ponořeného rašeliníku, IV – epipelon jemného detritu dna, V – bentická společenstva dna dominovaného ponořeným rašeliníkem. Převzato ze studie Machová-Černá & Neustupa (2009).

4.3.3 Disturbance, stres a stabilita

Role disturbancí jakožto udržovacího mechanismu druhové diverzity makroorganismů je dobře známá a vedla k formulaci hypotézy středního narušení (Connell, 1978). Disturbance tak mohou být vysvětlujícím mechanismem pro udržení nízké i vysoké druhové diverzity. Nejnižší druhovou diverzitu řas v mikrobiotopech rašelinného kanálu pozorovanou na začátku sezóny přisuzují Machová-Černá & Neustupa (2009) právě zimní disturbanci.

Lutteton & Baisden (2006) zkoumali v laboratorních podmínkách vliv disturbancí na společenstvo perifýtonu v závislosti na velikosti substrátu (ploše). Došli k zajímavému zjištění, že větší velikost substrátu (menší členitost) vede k prudšímu snížení denzity řas v reakci na disturbanci. Tento jev byl pozorován při všech třech odlišných intenzitách disturbance. Toto zjištění si autoři vysvětlují efektem okraje, jelikož se denzita perifýtických

řas snižovala se zvětšující se vzdáleností od okraje substrátu. Je tedy možné, že by společenstva řas na tvrdých (méně členitých) substrátech více podléhala disturbancím a vykazovala by značně odlišnou stabilitu v porovnání se substráty více heterogenními. Tomu nasvědčují i výsledky další studie zabývající se odpovědí řasového společenstva na disturbanci. Povodeň vedla k výraznému snížení biomasy řas na tvrdých substrátech říčního dna (kámen) a naopak se vůbec neprojevila na množství biomasy řas asociovaných se schránkami chrostíků (Bergey & Resh, 2006). Dalším možným vysvětlením je teoreticky větší množství refugií (útočišť) v případě více členitých substrátů (Taniguchi & Tokeshi, 2004). Refugia v podobě štěrbin a rýh tvrdých substrátů však, zdá se, hrála důležitou roli při rekolonizaci tvrdých substrátů po povodni (Bergey & Resh, 2006).

Vliv disturbancí, záplav, na společenstva rozsivek třech různých substrátů zkoumali Soinen & Eloranta (2004) skrze jejich perzistenci a stabilitu. Perzistenci si autoři definovali jako kontinuální přítomnost populací druhů ve společenstvu, stabilitu jako stupeň konstantnosti v relativních abundancích organismů. Přestože se společenstva epifytonu, epipelonu a epilítu na dvou ze čtyř zkoumaných míst výrazně lišila, ve stabilitě společenstev jednotlivých mikrobiotopů se na různých zkoumaných místech projeví naprosto protichůdné trendy. Například stabilita epipelonu na prvním zkoumaném místě byla nejnižší, v porovnání s ostatními mikrobiotopy. Na zbylých místech však právě epipelon vykazoval stabilitu nejvyšší. Stabilita epilítu pozitivně korelovala se změnou celkového obsahu fosforu. V případě perzistence se již na různých zkoumaných místech projevil společný trend. Nejnižší perzistenci vykazovala společenstva epifytonu, nejvyšší společenstva epipelonu. Během podzimu, po největší záplavě na konci srpna, vykazovala diverzita společenstva tendence k návrat do stavu před záplavou.

Stres z okyselení a vysychání vynořeného a polovynořeného trsu rašeliníku vyvolaný poklesem vody v rašeliněm kanále v průběhu léta a podzimu vyústil ve statisticky významné snížení diverzity, a v případě vynořeného rašeliníku také dominance, řas formujících společenstvo tohoto mikrobiotopu. Naopak na společenstvech ostatních mikrobiotopů v kanále, která zůstala pod vodou, se snížení hladiny vody neprojevilo (Machová-Černá & Neustupa, 2009).

4.3.4 Predace

Větší variabilitu společenstev rozsivek na rostlinných substrátech v čase přisuzují Townsend & Gell (2005) početním ztrátám způsobeným spásáním a odpadáváním rozsivek,

následovanou rekolonizací nově odkrytých povrchů. Podobně intenzita spásání bezobratlými herbivory měla signifikantní vliv na snížení množství biomasy epipelonu ve všech třech zkoumaných jezerech, přičemž sezónní průběh intenzity spásání, tedy i množství biomasy řas, byl pro každé z jezer jiný (Hillebrand & Kahlert, 2001). Navíc mělo spásání herbivory na množství biomasy epipelonu silnější vliv, nežli například množství živin. Sezónní maxima hlavních skupin řas v tomto mikrobiotopu vykazovala podobný pattern, jaký pozorujeme u fytoplanktonu (viz. PEG-model), tedy jarní maximum zelených řas překonaly v létě sinice, přičemž podzimnímu epipelonu dominovaly rozsivky.

4.4 Umělé substráty

Použití umělých substrátů si klade za cíl odstínit případný vliv mikrobiotopu na časoprostorovou dynamiku společenstva řas a umožnit přímé měření biotických odpovědí na měnící se environmentální podmínky (MacDonald et al., 2012). Vedle toho vede ke standardizaci doby po kterou mohou řasy substrát kolonizovat a rovněž zaručuje konstantní odběrovou hloubku vody (Wiklund et al., 2010).

Druhové složení perifytonu na umělých substrátech (plastové rostliny) a přirozených substrátech (živé rostliny) se signifikantně nelišilo, ale abundance jednotlivých druhů byly signifikantně vyšší na přirozených substrátech (Morin, 1986). Obdobně Townsend & Gell (2005) zjistili podobné složení perifytonu na umělých i přirozených substrátech. Zajímavým zjištěním je, že největší rozdíl v biomase řas mezi živými a inertními substráty pozorovali Kahlert & Pettersson (2002) nečekaně ve vodách eutrofních.

Sezónní sukcese společenstva rozsivek na umělých substrátech v lenticálním ekosystému měla typický průběh. Časné planktonní kolonisty následované přechodným společenstvem vystřídal společenstvo dominované perifytonem (MacDonald et al., 2012).

Při porovnávání variability ve složení epifytických společenstev rozsivek různých substrátů zjistili Wiklund et al. (2010), že se mezi sebou společenstva živých a umělých substrátů neliší více, nežli společenstva ze dvou rostlinných substrátů stejného rodu. I kdyby, teoreticky, tedy použití umělého substrátu vnášelo do výsledků zkreslení, autoři věří, že toto zkreslení nebude větší, nežli při zkoumání společenstev přirozených substrátů.

5. Závěr

Sladkovodní prostředí představuje heterogenní skládanku nejrůznějších mikrobiotopů. I přes rozdíly v přístupu k jejich studiu mezi jednotlivými autory se dají vysledovat společné trendy v působení mikrobiotopů. Celá problematika se proto může zpřehlednit, přičemž důležité trendy vyniknou zejména při zavedení pomocné kategorie - skupin mikrobiotopů, a jednotného vymezení na základě převažujícího typu substrátu. Vliv mikrobiotopů hraje důležitou roli v životě řas nejen na menším, lokálním měřítku, ale některé studie dokazují jeho důležitost při časo-prostorové diferenciaci řas také na měřítku větším – regionálním. Přesto měřítko zásadním způsobem ovlivňuje to, zda se nám vliv mikrobiotopu povede v přírodě zaznamenat či nikoli.

Diverzita mikrobiotopů přispívá k diverzitě sladkovodních řas a odvíjí se od ní nejrůznější životní strategie. Řasy erozivních substrátů si musejí poradit s jinými nástrahami, nežli řasy substrátů depozičních, životní strategie se díky tomu u různých skupin řas mohou v závislosti na mikrobiotopu lišit. Výlučnou kategorií jsou substráty živé, převážně rostlinné. Prostorová variabilita řas, tedy jedna ze dvou složek této dynamiky, je vzhledem k problematice mikrobiotopů relativně prozkoumanější nežli složka druhá, časová dynamika. Bohatá paleta životních strategií tak vede k charakteristické časo-prostorové dynamice celého společenstva. Výsledky mnohých studií, které v této práci uvádím, mě proto přivádí k závěru, že hypotéza neutrality substrátů neplatí.

Téměř v každé studii odhalí autoři druhy, jež vykazují mikrobiotopovou specifitu či afinitu. Tento vztah však většinou nepřekračuje hranice zkoumané vodní plochy. Při porovnání specifických druhů napříč dostupnou literaturou je zřejmé proč. Jednak se specifické druhy pro konkrétní mikrobiotop mezi studii liší. Navíc druhy z jedné konkrétní studie, typické například pro epipelon, jsou v jiné studii výlučnými obyvateli epifytonu. Tato zjištění mohou mít svůj základ v několika zajímavých jevech, kterými jsou „efekt knihovny druhů“, „constrains individuální vodní plochy“ a artefakt nedostatečného provzorkování.

Jak jsem již předeslal v úvodu této bakalářské práce, mezi stupněm poznání problematiky mikrobiotopů u jednotlivých řasových skupin existují propastné rozdíly. Velká část poznatků pochází ze studií, ve kterých si autoři za modelovou skupinu zvolili rozsivky (Bacillariophyceae). Svojí diplomovou prací bych proto rád přispěl k rozšíření poznatků v problematice mikrobiotopů a věnoval se této ekologické otázce u fytoplanktonních bičíkovců, zejména na modelových skupinách zlativek (Chrysophyceae) a krásnooček (Euglenophyceae).

6. Literatura

- Bergey, E. A. & Resh V. H. (2006): Differential response of algae on small streambed substrates to floods. - *The American Midland Naturalist Journal*, 155: 270-277.
- Blindow, I. (1987): The composition and density of epiphyton on several species of submerged macrophytes - the neutral substrate hypothesis tested.- *Aquatic Botany*, 29: 157-168.
- Böing, W. J., Wagner, A., Voigt, H., Deppe, T. & Benndorf, J. (1998): Phytoplankton responses to grazing by *Daphnia galeata* in the biomanipulated Bautzen reservoir. - *Hydrobiologia*, 389: 101-114.
- Borics, G., Tóthmérész, B., Grigorszky, I., Padisák, J., Várbíró, G. & Szabó, S. (2003): Algal assemblage types of bog-lakes in Hungary and their relation to water chemistry, hydrological conditions and habitat diversity. - *Hydrobiologia*, 502: 145-155.
- Branco, C. C. Z., Necchi, O. Jr & Peres C. K. (2010): Effects of artificial substratum types and exposure time on macroalgal colonization in a tropical stream. - *Fundamental and Applied Limnology*, 178: 17-27.
- Carmona, J., Bojorge-García, M., Beltrán, Y. & Ramírez-Rodríguez, R. (2009): Phenology of *Sirodotia suecica* (Batrachospermaceae, Rhodophyta) in a high-altitude stream in central Mexico. - *Phycological Research*, 57: 118-126.
- Carpenter, K. D. & Waite, I. R. (2000): Relations of habitat-specific algal assemblages to land use and water chemistry in the Willamette basin, Oregon. - *Environmental Monitoring and Assessment*, 64: 247-257.
- Cattaneo, A. & Kalff, J. (1978): Seasonal changes in the epiphyte community of natural and artificial macrophytes in Lake Memphremasos (Que. And Vt.). - *Hydrobiologia*, 60: 135-144.
- Cattaneo, A. & Kalff, J. (1979): Primary production of algae growing on natural and artificial aquatic plants: a study of interactions between epiphytes and their substrate. - *Limnology and Oceanography*, 24: 1031-1037.
- Cejudo-Figueiras, C., Álvarez-Blanco, I., Bécares, E. & Blanco, S. (2010): Epiphytic diatoms and water quality in shallow lakes: the neutral substrate hypothesis revisited. - *Marine and Freshwater Research*, 61: 1457-1467.
- 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. (2003): Desmid flora data as a tool in conservation management of Dutch freshwater wetlands. - *BIOLOGIA*, 58: 717-722.
- Collins English Dictionary, HarperCollins Publishers [online]. Dostupný na: <<http://www.collinsdictionary.com/>>
- Connel, J. H. (1978): Diversity in tropical rain forests and coral reefs. - *Science*, 199: 1302-1310.
- Čepička, I., Eliáš, M. & Hampl, V. (2010): Řád z Chaosu - rozmanitost protistů z pohledu 21. století. - *Vesmír*, 89: 464-469.
- Černá, K. (2010): Small-scale spatial variation of benthic algal assemblages in a peatbog. - *Limnologica*, 40: 315-321.
- Delwiche, C. F. (1999): Tracing the thread of plastid diversity through the tapestry of life. - *The American Naturalist*, 154: 164-177.
- Dieter, C. D. (1990): The importance of emergent vegetation in reducing the sediment resuspension in wetlands. - *Journal of Freshwater Ecology*, 5: 467-473
- Dixit S.S., Smol J.P., Kingston J.C. & Charles D.F. (1992): Diatoms: powerful indicators of environmental change. - *Environmental Science & Technology*, 26: 23-33.
- Douglas, M. S. V. & Smol, J. P. (1995): Periphytic diatom assemblages from High Arctic ponds. - *Journal of Phycology*, 31: 60-69.
- Duthie, H. C. (1965): A Study of the distribution and periodicity of some algae in a bog pool. - *Journal of Ecology*, 53: 343-359.
- 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: 429-426.

- Erhard, D. & Gross, E. M. (2003): Allelopathic activity of *Elodea canadensis* and *Elodea nuttallii* against epiphytes and phytoplankton. - *Aquatic Botany*, 85: 203-211.
- Goldsborough, L. G. & Robinson, G. C. (1996): Pattern in wetlands. - In: Stevenson, J. R., Bothwell, M. L. & Lowe, R. L. (eds.), *Algal Ecology: Freshwater Benthic Ecosystems*. Academic Press, San Diego: 78-117.
- Gross, E. M. & Sütfield, R. (1994): Polyphenols with algicidal activity in the submerged macrophyte *Myriophyllum spicatum* L. - *Acta Horticulturae*, 381: 710-716.
- Heino, J. & Soininen, J. (2010): Are common species sufficient in describing turnover in aquatic metacommunities along environmental and spatial gradients? - *Limnology and Oceanography*, 55: 2397-2402.
- Kadlec, R. H. & Knight, R. L. (1996): *Treatment Wetlands*. - CRC Lewis Publishers, Boca Raton, 893 pp.
- Kahlert, M. & Pettersson, K. (2002): The impact of substrate and lake trophic on the biomass and nutrient status of benthic algae. - *Hydrobiologia*, 489: 161-169.
- Kalina, T. & Váňa, J. (2005): *Sinice, řasy, mechorošty a podobné organismy v současné biologii*. - Karolinum, Praha, 606 pp.
- Krejci, M. E. & Lowe, R. L. (1986): Importance of sand grain mineralogy and topography in determining micro-spatial distribution of epipsammic diatoms. - *Journal of the North American Benthological Society*, 5: 211-220.
- Leadbeater, B. S. C. & McCreedy, S. M. M. (2000): The flagellates: historical perspectives. - In: Leadbeater, B. S. C. & Green, J. C. (eds.), *The Flagellates – Unity, diversity and evolution*. Taylor & Francis, London and New York: 1-26.
- Lee, R. E. (2008): *Phycology*, fourth edition. - Cambridge University Press, New York, 547 pp.
- Leibold, M. A., Holyoak, M., Mouquet, N., Amarasekare, P., Chase, J. M., Hoopes, M. F., Holt, R. D., Shurin, J. B., Law, R., Tilman, D., Loreau, M. & Gonzalez, A. (2004): The metacommunity concept: a framework for multi-scale community ecology. - *Ecology Letters*, 7: 601-613.
- Lim, D. S. S., Kwan, C. & Douglas, M. S. V. (2001): Periphytic diatom assemblages from Bathurst Island, Nunavut, Canadian High Arctic: an examination of community relationships and habitat preferences. - *Journal of Phycology*, 37: 379-392.
- Lurling, M. & van Donk, E. (1996): Zooplankton-induced unicell-colony transformation in *Scenedesmus acutus* and its effect on growth of herbivore *Daphnia*. - *Oecologia*, 108: 432-437.
- Luttenton, M. R. & Baisden, C. (2006): The relationships among disturbance, substratum size and periphyton community structure. - *Hydrobiologia*, 561: 111-117.
- MacDonald, L. A., Balasubramanian A. M., Hall, R. I., Wolfe B. B. & Sweetman, J. N. (2012): Developing biomonitoring protocols for shallow Arctic lakes using diatoms and artificial substrate samplers. - *Hydrobiologia*, 683: 231-248.
- Machová-Černá, K. & Neustupa, J. (2009): Spatial distribution of algal assemblages in a temperate lowland peat bog. - *International Review of Hydrobiology*, 94: 40-56.
- Mataloni, G. (1999): Ecological studies on algal communities from Tierra del Fuego peat bogs. - *Hydrobiologia*, 391: 157-171.
- McCormick, P. V., Shuford, R. B. E. III, Backus, J. G. & Kennedy, W. C. (1998): Spatial and seasonal patterns of periphyton biomass and productivity in the northern Everglades, Florida, U.S.A. - *Hydrobiologia*, 362: 185-208.
- McFadden, G. I. & Gilson, P. (1995): Something borrowed, something green: lateral transfer of chloroplasts by secondary endosymbiosis. - *TREE*, 10: 12-17.
- McFadden, G. I. (2001): Primary and secondary endosymbiosis and the origin of plastids. - *Journal of Phycology*, 37: 951-959.
- Morin, J. O. (1986): Initial colonization of periphyton on natural and artificial apices of *Myriophyllum heterophyllum* Michx. - *Freshwater Biology*, 16: 685-694.
- Moulton, S. R., Kennen, J. G., Goldstein, R. M. & Hambrook, J. A. (2002): Revised protocols for sampling algal, invertebrate, and fish communities as part of the National Water-Quality Assessment Program. - U.S. Geological Survey, Open-File Report 02-150 [online]. Dostupný na: <<http://pubs.usgs.gov/of/2002/ofr-02-150/>>

- Mulderij, G., Van Donk, E. & Roelofs, J. G. M. (2003): Differential sensitivity of green algae to allelopathic substances from *Chara*. - *Hydrobiologia*, 491: 261-271.
- Necchi, O. Jr, Branco, C. C. Z. & Gomes, R. R. V. (1999): Microhabitat and plant structure of *Compsopogon coeruleus* (Compsopogonaceae, Rhodophyta) populations in streams from São Paulo State, southeastern Brazil. - *Cryptogamie, Algologie*, 20: 75-87.
- Nehring, S. & Albrecht, U. (2000): Biotop, Habitat, Mikrohabitat - Ein Diskussionsbeitrag zur Begriffsdefinition. - *Lauterbornia*, 38: 75-84.
- Němcová, Y. (2010): Diversity and ecology of silica-scaled chrysophytes (Synurophyceae, Chrysophyceae) in the National Nature Monument Swamp and Břežský Pond, Czech Republic. - *Cryptogamie, Algologie*, 31: 229-243.
- Padisák, J., Hajnal, E., Naselli-Flores, L., Dokulil, M. T., Nöges, P., Zohary, T. (2010): Convergence and divergence in organization of phytoplankton communities under various regimes of physical and biological control. - *Hydrobiologia*, 639: 205-220.
- Parsons, M. & Norris, R. H. (1996): The effect of habitat-specific sampling on biological assessment of water quality using a predictive model. - *Freshwater Biology*, 36: 419-434.
- Porter, S. D., Cuffney, T. F., Gurtz, M. E. & Meador, M. R. (1993): Methods for collecting algal samples as part of the National Water-Quality Assessment Program. - U. S. Geological Survey, Open-File Report: 93-409 [online]. Dostupný na: <<http://water.usgs.gov/nawqa/protocols.html>>
- Potapova, M. & Charles, D. F. (2005): Choice of substrate in algae-based water-quality assessment. - *Journal of the North American Benthological Society*, 24: 415-427.
- Pouličková, A., Hašler, P., Lysáková, M. & Spears, B. (2008): The ecology of freshwater epipelagic algae: an update. - *Phycologia*, 47: 437-450.
- Pringle, C. M. (1990): Nutrient spatial heterogeneity: effects on community structure, physiognomy, and diversity of stream algae. - *Ecology*, 71: 905-920.
- Reavie, E.D. & Smol, J.P. (1997): Diatom based model to infer past littoral habitat characteristics in the St. Lawrence River. - *Journal of Great Lakes Research*, 23: 339-348.
- Rengefors, K., Gustafsson, S. & Ståhl-Delbanco, A. (2004): Factors regulating the recruitment of cyanobacterial and eukaryotic phytoplankton from littoral and profundal sediments. - *Aquatic Microbial Ecology*, 36: 213-226.
- Richter, C. & Dainty, J. (1989): Ion behavior in plant cell walls. I. Charakterisation of the *Sphagnum russowii* cell wall ion exchanger. - *Canadian Journal of Botany*, 67: 451-459.
- Rothfritz, H., Jüttner, I., Suren, A.M., Ormerod, S.J. (1997): Epiphytic and epilithic diatom communities along environmental gradients in the Nepalese Himalaya: implications for the assessment of biodiversity and water quality. - *Archiv für Hydrobiologie*, 138: 465-482.
- 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*, 129: 229-239.
- Siver, P. A. & Lott, A. M. (2012): Biogeographic patterns in scaled chrysophytes from the east coast of North America. - *Freshwater Biology*, 57: 451-466.
- Siver, P. A. (1977): Comparison of attached diatom communities on natural and artificial substrates. - *Journal of Phycology*, 13: 402-406.
- Siver, P. A. (1993): Inferring the specific conductivity of lake water with scaled chrysophytes. - *Limnology and Oceanography*, 38: 1480-1492.
- Smith, R. S. & Rushton, S. P. (1994): The effect of grazing management on the vegetation of mesotrophic (meadow) grassland in Northern England. - *Journal of Applied Ecology*, 31: 13-24.
- Soininen, J. & Eloranta, P. (2004): Seasonal persistence and stability of diatom communities in rivers: are there habitat specific differences? - *European Journal of Phycology*, 39: 153-160.
- Soininen, J. & Heino, J. (2007): Variation in niche parameters along the diversity gradient of unicellular eukaryote assemblages. - *Protist*, 158: 181-191.
- Soininen, J. (2010): Species turnover along abiotic and biotic gradients: patterns in space equal patterns in time? - *BioScience*, 60: 433-439.
- Sommer, U., Gliwicz, Z. M., Lampert, W. & Duncan, A. (1986): The PEG-model of seasonal succession of planktonic events in freshwaters. - *Archiv für Hydrobiologie*, 106: 433-471.

- Southwood, T. R. E. (1977): Habitat, the templet for ecological strategies? - *Journal of Animal Ecology*, 46: 337-365.
- 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 Bentic Ecosystems*. Academic Press, San Diego: 3-30.
- Stevenson, R. J. (1997): Scale-dependent determinants and consequences of benthic algal heterogeneity. - *Journal of the North American Benthological Society*, 16: 248-262.
- Stewart, K. A. & Lamoureux, S. F. (2012): Seasonal and microhabitat influences on diatom assemblages and their representation in sediment traps and surface sediments from adjacent High Arctic lakes: Cape Bounty, Melville Island, Nunavut. - *Hydrobiologia*, 683: 265-286.
- Taniguchi, H. & Tokeshi, M. (2004): Effects of habitat complexity on benthic assemblages in a variable environment. - *Freshwater Biology*, 49: 1164-1178.
- Townsend, C. R., Begon, M. & Harper, J. L. (2010): *Základy ekologie*. - Univerzita Palackého v Olomouci, Olomouc, 518 pp.
- Townsend, C. R., Dolédec, S. & Scarsbrook, M. R. (1997): Species traits in relation to temporal and spatial heterogeneity in streams: a test of habitat templet theory. - *Freshwater Biology*, 37: 367-387.
- Townsend, S. A. & Gell, P. A. (2005): The role of substrate type on benthic diatom assemblages in the Daly and Roper Rivers of the Australian wet/dry tropics. - *Hydrobiologia*, 548: 101-115.
- Van de Vijver, B., Ledeganck, P. & Beyens, L. (2001): Habitat preferences in freshwater diatom communities from sub-Antarctic iles Kerguelen. - *Antarctic Science*, 13: 28-36.
- Van der Valk, A. G. (2006): *The biology of freshwater wetlands*. - Oxford University Press Inc., New York, 192 pp.
- Van Donk, E. & Van de Bund W. J. (2002): Impact of submerged macrophytes including charophytes on phyto- and zooplankton communities: allelopathy versus other mechanisms. - *Aquatic Botany*, 72: 261-274.
- Veselá, J. & Johansen, J. R. (2009): The diatom flora of ephemeral headwater streams in the Elbsandsteingebirge region of the Czech Republic. - *Diatom Research*, 24: 443-477.
- Veselá, J. (2009): Spatial heterogeneity and ecology of algal communities in an ephemeral sandstone stream in the Bohemian Switzerland National Park, Czech Republic. - *Nova Hedwigia*, 88: 531-547.
- Vieira, J. Jr & Necchi, O. Jr (2002): Microhabitat and plant structure of Characeae (Chlorophyta) populations in streams from São Paulo State, southeastern Brazil. - *Cryptogamie, Algologie*, 23: 51-63.
- Weilhoefer, C. L. & Pan, Y. (2006): Diatom-based bioassessment in wetlands: how many samples do we need to characterize the diatom assemblage in a wetland adequately? - *WETLANDS*, 26: 793-802.
- Wellborn, G. A., Skelly, D. K. & Werner, E. E. (1996): Mechanisms creating community structure across a freshwater habitat gradient. - *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 27: 337-363.
- Wetzel, R. G. (2001): *Limnology: Lake and River Ecosystems*, 3rd Edition. - Academic Press, San Diego, 1006 pp.
- Wiklund, J. A., Bozinovski, N., Hall, R. I. & Wolfe, B. B. (2010): Epiphytic diatoms as flood indicators. - *Journal of Paleolimnology*, 44: 25-42.
- Zheng, L. & Stevenson, R. J. (2006): Algal assemblages in multiple habitats of restored and extant wetlands. - *Hydrobiologia*, 561: 221-238.