

Abiotické podmínky ovlivňující organismy

Proudění a substrát dna



Je složité rozklíčovat jednotlivé vlivy, protože organismy jsou ovlivňovány souběžně faktory prostředí, které spolu interagují.

Vztah mezi abundancí makrozoobentosu k rychlosti proudění, substrátu a hloubce ilustruje rozdíly v habitatových preferencích, ale protože jsou tyto faktory korelovány, nelze dovést kauzalitu jednotlivých faktorů.



proudění a substrát

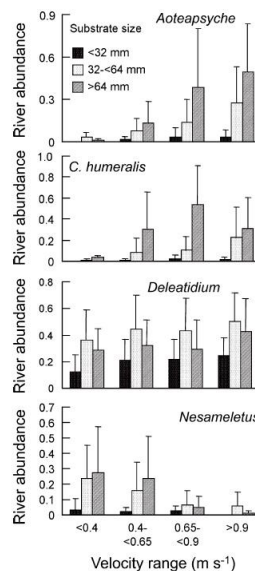


FIGURE 5.1 The relative abundance of some macroinvertebrate taxa in four large New Zealand rivers within substrate size (left), depth (right), and velocity ranges, *Aoteapsyche* (Trichoptera), *Colobursicus humeralis*, *Deleatidium*, and *Nesameletus* (Ephemeroptera). Error bars are 1 standard deviation. (Reproduced from Jowett 2003.)

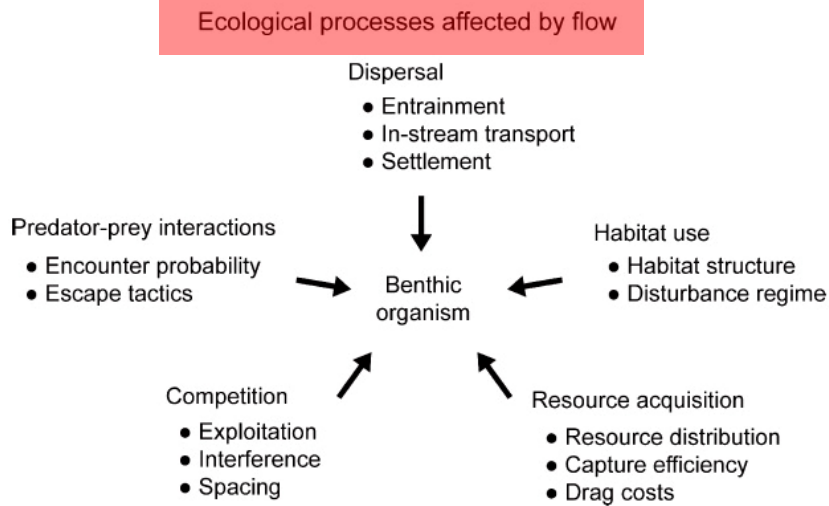


FIGURE 5.2 Multiple causal pathways by which flow can affect organisms. Potential interactions among pathways are not shown. (Reproduced from Hart and Finelli 1999.)

Rychlost proudění se zásadně liší ve vodním sloupci a u dna a rychlost a typ proudění jsou ovlivněny hrubostí a strukturou substrátu a dna.

Při laminárním proudění, tření se dnem způsobuje vznik vrstvy viskózního proudění blízko povrchu koryta. Většinou ale hrubost dna generuje třírozměrný proud a podmínky nade dnem jsou turbulentní.

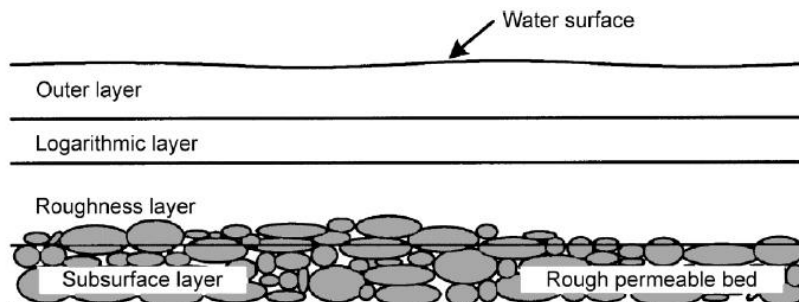


FIGURE 5.3 Subdivision of hydraulically rough open-channel flow into horizontal layers. Flow velocities within the “roughness layer” are unpredictable based solely on knowledge of flow in the logarithmic layer. This figure is not drawn to scale. (Reproduced from Hart and Finelli 1999.)

proudění a organismy



turbulentní
slabě turbulentní



laminární
laminární až slabě turbulentní

Hydraulické proměnné

Terms	Description	Units	Measurement
U	Mean velocity	cm s^{-1}	Measured at 0.4 depth from bottom or from open-channel velocity profile
U^*	Shear velocity	cm s^{-1}	Estimated from fine-scale velocity plotted against log depth near the streambed
D	Water depth	cm	Total depth, surface to bed
k	Substrate roughness	cm	Height of surface roughness elements measured individually or with bed profiler
D/k	Relative roughness	Dimensionless	Height of roughness elements relative to water depth; influences flow type
g	Acceleration due to gravity		9.8 m s^{-2}
ν	Kinematic viscosity		$1.004 \times 10^{-6} \text{ m}^2 \text{ s}^{-1}$ at 20°C
Equations			
Re	Bulk flow Reynolds number	Dimensionless	$Re = U D / \nu$
Fr	Froude number	Dimensionless	$Fr = U(gD)^{-0.5}$
Re^*	Boundary Reynolds number	Dimensionless	$Re^* = U^* k / \nu$

It is the convention of this literature to represent velocity with U , depth with D , and the constant for kinematic viscosity of water as ν

proudění a organismy

průměrná rychlost proudění

hloubka

gravitační zrychlení

viskozita

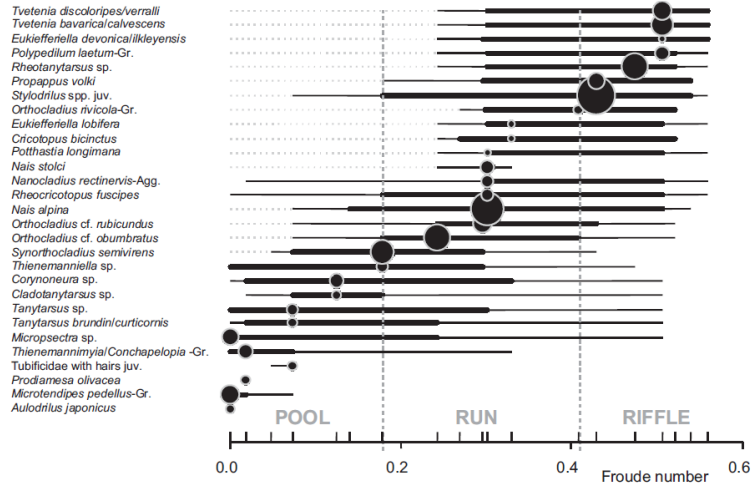
Reynoldsovo číslo

Froudovo číslo

$Re < 500 \rightarrow$ laminar flow
 $500 < Re < 10^3 - 10^4 \rightarrow$ transitional flow
 $Re > 10^3 - 10^4 \rightarrow$ turbulent flow
 $Fr < 1 \rightarrow$ subcritical flow
 $Fr = 1 \rightarrow$ critical flow
 $Fr > 1 \rightarrow$ super-critical flow

$Re^* < 5 \rightarrow$ hydraulically smooth flow
 $5 < Re^* < 70 \rightarrow$ transitional flow
 $Re^* > 70 \rightarrow$ hydraulically rough flow

proudění a organismy



Příklad využití Froudova čísla pro popis distribuce pakomárů a červů v různých mesohabitátech.

Fig. 9. Hydraulic preferences of frequent taxa. Medians (circles), lower and upper quartiles (thick lines) and 10% and 90% quantiles (thin lines) of Froude number are weighted by the abundances of taxa. The area of the circles reflects the total abundance of particular taxa. Tick marks pointing upwards indicate the position of the samples on the gradient of the Froude number. Pool, run and riffle habitats are identified according to Froude number (Jowett 1993).

Hydraulické proměnné

Terms	Description	Units	Measurement
U	Mean velocity	cm s ⁻¹	Measured at 0.4 depth from bottom or from open-channel velocity profile
U^*	Shear velocity	cm s ⁻¹	Estimated from fine-scale velocity plotted against log depth near the streambed
D	Water depth	cm	Total depth, surface to bed
k	Substrate roughness	cm	Height of surface roughness elements measured individually or with bed profiler
D/k	Relative roughness	Dimensionless	Height of roughness elements relative to water depth; influences flow type
g	Acceleration due to gravity		9.8 m s ⁻²
ν	Kinematic viscosity		1.004×10^{-6} m ² s ⁻¹ at 20°C
Equations			
Re	Bulk flow Reynolds number	Dimensionless	$Re = U D / \nu$ $Re < 500 \rightarrow$ laminar flow $500 < Re < 10^3 - 10^4 \rightarrow$ transitional flow $Re > 10^3 - 10^4 \rightarrow$ turbulent flow
Fr	Froude number	Dimensionless	$Fr = U(gD)^{-0.5}$ $Fr < 1 \rightarrow$ subcritical flow $Fr = 1 \rightarrow$ critical flow $Fr > 1 \rightarrow$ super-critical flow
Re^*	(roughness) Boundary Reynolds number	Dimensionless	$Re^* = U^* k / \nu$ $Re^* < 5 \rightarrow$ hydraulically smooth flow $5 < Re^* < 70 \rightarrow$ transitional flow $Re^* > 70 \rightarrow$ hydraulically rough flow

It is the convention of this literature to represent velocity with U , depth with D , and the constant for kinematic viscosity of water as ν

proudění a organismy

průměrná rychlost proudění

smysková rychlost

hloubka

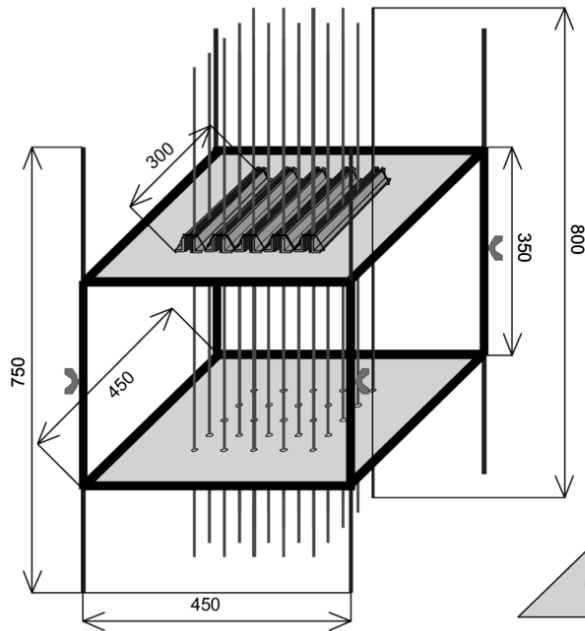
hrubost substrátu

gravitační zrychlení

viskozita

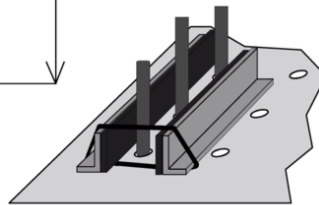
Upravené Reynoldsovo číslo

proudění a organismy

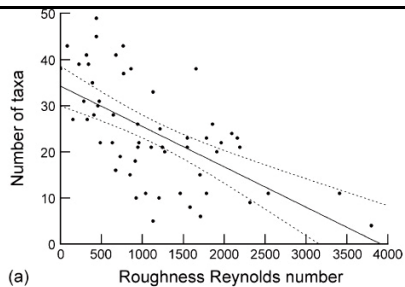


Měření hrubosti dna (tj. výšky částic na dně)

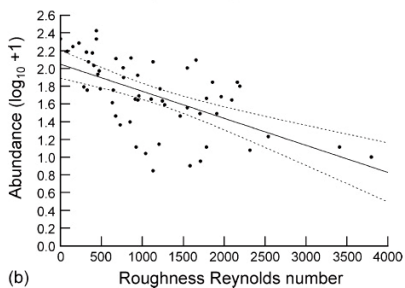
Rychlost proudu nade dnem a smyková síla nad dnem se zvyšují se zvyšující se hrubostí dna (a také průměrnou rychlostí proudění).



proudění a organismy



(a)



(b)

FIGURE 5.6 Relationship between roughness Reynolds number and (a) number of invertebrate taxa and (b) macroinvertebrate abundance in sampled areas of 0.07 m² within three riffles in the Kangaroo River, New South Wales, Australia. Dotted lines indicate 95% confidence intervals. (Reproduced from Brooks et al. 2005.)

V peřeji v Kangaroo river (AUST) byla většina bezobratlých asociována s oblastmi peřeje, kde byla nejnižší turbulence nade dnem. Abundance a druhová bohatost byly negativně korelovány k Re^* .

Hlavně některé jepice Leptophlebiidae a Baetidae, a brouci Psephenidae byli asociováni s nízkým Re^* .

jepice čel. Leptophlebiidae
plochý tvar těla

larva brouka čel. Psephenidae



proudění a organismy

Velikost a prostor hrubých částic substrátu dna ovlivňuje komplexitu proudění nade dnem.

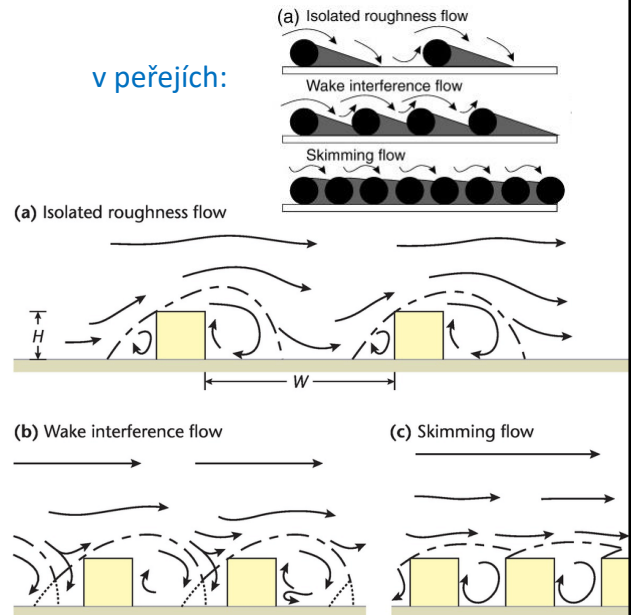
Když je koryto mělké relativně k substrátové hrubosti, jako je v peřejích, může být proudění velmi komplexní.

Když jsou elementy substrátu odděleny dostatečnou vzdáleností, brázda za každým elementem zmizí před dalším elementem = **isolated roughness flow**.

Když jsou mezery menší, vlny interferují a vznikají vysoké lokální rychlosti a turbulence = **wake interference flow**.

Klouzavý proud (**skimming flow**) se vyskytuje, jestliže jsou mezery velmi blízko, takže proud klouže dál přes vrcholky částic a vzniká relativně klidné proudové prostředí a pomalé víry ve volných prostorách.

v peřejích:



proudění a organismy

FTS-hemisphere method (Statzner & Müller 1989):

24 polokoulí stejné velikosti (7,8 cm) a ploše, ale o různé hustotě jsou pouštěny po proudu na plexiskle. Nejtěžší koule, kterou je proud schopný odnést, indikuje hydraulické síly nade dnem. Nevýhoda je velká plocha, na které měříme.

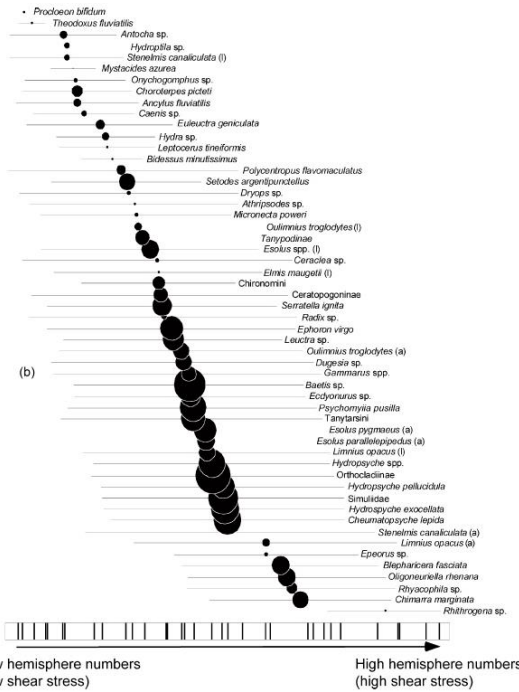


Co je to Dopplerův jev a jak je využíván v praxi?



Akustické Dopplerovské měřáky proudu (ADV) a hot film anemometers (HFA) nabývají v současnosti na důležitosti, protože umožňují trojrozměrné měření, měření na malém prostoru, a proto dobrý odhad smykové síly a turbulence.

proudění a organismy



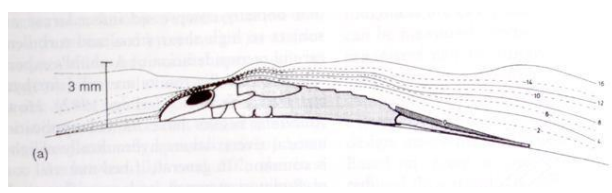
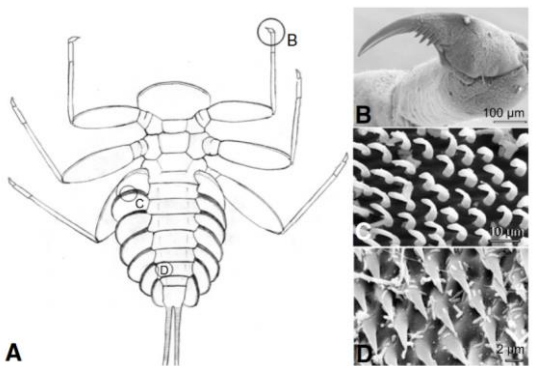
Abundance vs. hydraulické proměnné: typicky měřené na škále 0,1 m² a méně – příklad:

Silný vliv hydraulických proměnných na benthické organismy. Nějakou závislost na proudění ukázalo až 70 % organismů, zatímco ostatní byli indiferentní.

Filtrátoři okupují místa s vyššími rychlostmi u dna, zatímco sběrači se pohybují v místech s pomalým prouděním, kde se kumuluje jejich potrava.

FIGURE 5.5 Ordination of the fauna collected from the Ardèche River, France, during spring sampling versus a hydraulic axis constructed from hydraulic parameters including shear stress estimated using the FSI-hemisphere method, Froude number, and depth and substrate measures. The bottom axis (a) denotes the hydraulic axis. (b) Taxa are positioned according to their locations along the axis, and the area of each circle is proportional to taxon abundance. Horizontal lines represent the standard deviation of the hydraulic score. (Reproduced from Mérigoux and Dolédec 2004.)

proudění a organismy





proudění a organismy

- **Mikrohabitatové preference** zvířat často souvisí s proudovými podmínkami.

= proud na jedné straně vytváří disturbance, na druhé straně organismy profitují z transportních funkcí proudění, kdy proud nese rozpuštěné živiny, plyny pro rostliny a zdroje potravy pro živočichy.

= živočichové optimalizují svůj pobyt na různých ploškách v toku podle nákladů nutných na překonání proudění, rizik predace a potravní nabídky

- proudění je významné pro **rychlost růstu a distribuci perifytonu:**

promíchání živin ve vodním sloupci a
ztenčením viskózní vrstvy okolo mikroorganismů
gradientsy v biomase a růstových formách perifytonu na malých ploškách

Proudové disturbance

- odnos organismů, ať už přímo nebo disturbancí substrátu, anebo když organismy musí vynaložit velkou energii na to, aby udržely svou pozici.
= distribuce organismů je ovlivněna disturbancemi s velkou frekvencí a menším rozsahem (po deštích), po málo časté povodně

Míru zasažení takovou disturbancí určuje přítomnost **proudových refugíí**, schopnost organismů tato refugia vyhledat a také schopnost rekolonizace po disturbanci.

- Místa sloužící jako refugia jsou na různých prostorových škálách a jejich konkrétní přínos pro živočichy je ovlivněn mnoha faktory: **velikost organismu; jeho pozice ve vodním sloupci nebo na dně; jak se hydraulické podmínky mění, když roste průtok; chování při vyhledávání refugia; modifikace tvaru těla a pozice v odpovědi na zvyšující se hydraulické síly**
- **na větší prostorové škále** jsou refugii přítoky a boční ramena řek, pokud si zachovávají příznivé podmínky; **na střední škále** okraje toků, záplavová území, depoziční oblasti a náplavy hrubého org. materiálu; **na nejmenší škále** hraje úlohu heterogenita substrátu (skuliny) a povrchová hrubost

Substrát dna

- Pro benthické organismy je substrát životním prostorem, kterého se drží, kde loví/shání potravu a tráví většinu svého životního cyklu, a který je pro ně také refugiem před proudem a predátory či kompetitory.

- Nejčastěji se jako substrát popisují **anorganické částice**, jejich mediánová velikost nebo rozsah velikostí. Důležitá je ale také **heterogenita a permeabilita substrátu**, která dává dnu vertikální dimenzi. Ta umožňuje vodě cirkulovat a transportovat skrz podpovrchové zóny substrátu plyny, živiny a organickou hmotu.

Sedimentace může být prospěšná, především pro druhy konzumující organickou hmotu, ale nadměrná sedimentace má negativní vliv na organismy žijící na povrchu substrátu = snižuje heterogenitu substrátu, vyplňuje intersticiální prostory a zakrývá konzumenty i jejich zdroje potravy.

Např. v horní Rhôně bylo množství intersticiálních prostor (porozita) v podpovrchové zóně negativně korelováno k podílu jemného sedimentu. Bezobratlí byli pozitivně korelováni s intersticiálními prostory, především ti středních velikostí (5–10 mm), střední flexibilitou těla a zploštělého nebo proudomilného tvaru těla.

substrát a organismy

Říční dno ze štěrku, kamenů a balvanů hostí velmi diverzifikovanou **litofilní faunu**.

Jaké znáte zástupce litofilní fauny a jaké mají morfologické/potravní adaptace?

Písek je naopak obecně velmi chudý substrát, hlavně pro velké bezouše, protože je nestabilní a protože kompaktnost zrněk písku omezuje zachytávání detritu a dostupnost kyslíku. I tak ale existuje velmi specializovaná **psamofilní fauna**. Mei fauna (pod 0,5 mm) bývá velmi abundantní a obývá intersticiální prostory do docela velké hloubky. Např. písčité Goose Creek ve Virginii s průměrnou denzitou mei fauny větší než dva tisíce na deset centimetrů čtverečních (v některých případech dosáhla až šesti tisíc).

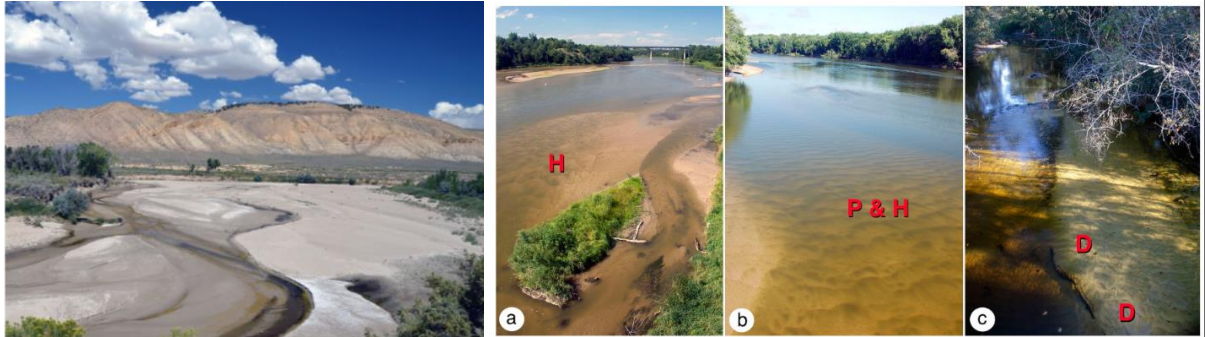


Figure 1. Habitat for psammophilic mayflies: a, Niobrara River, Nebraska; b, Cedar River, Iowa; c, upper Blackwater River, Florida. Abbreviations: H, *Homoeoneuria*; P, *Pseudiron*; D, *Dolania*.

substrát a organismy

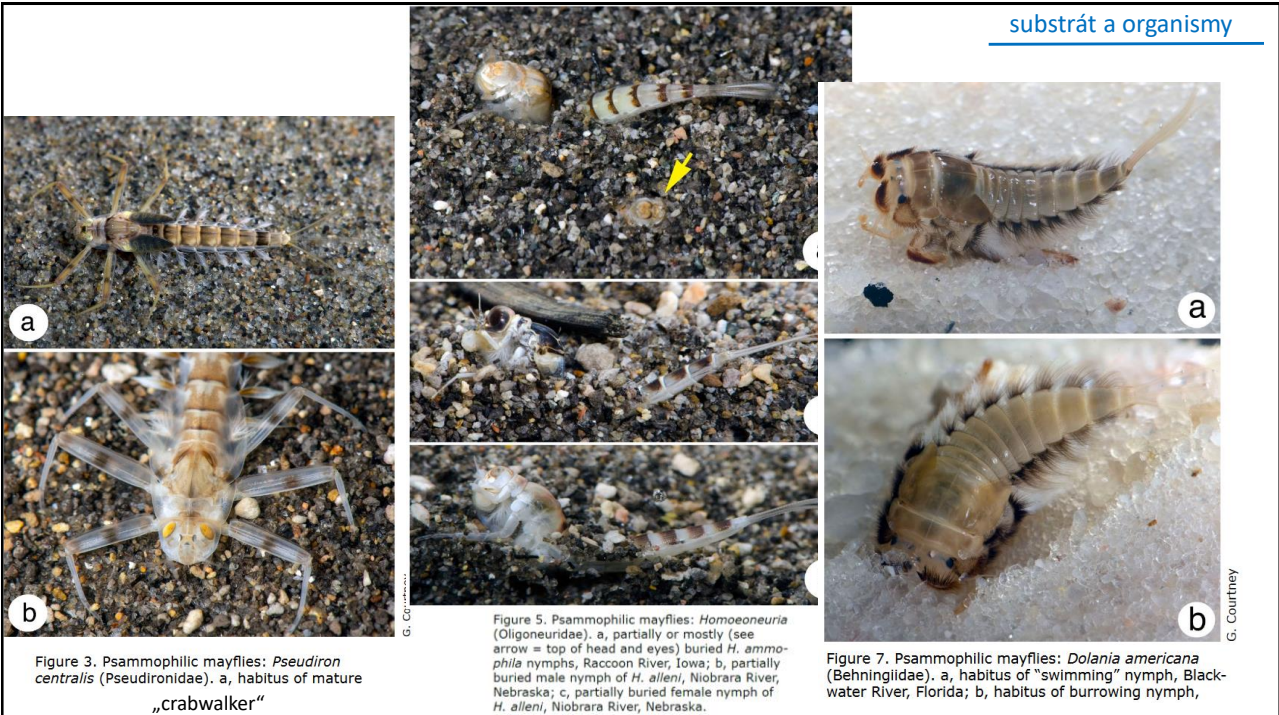


Figure 3. Psammophilic mayflies: *Pseudiron centralis* (Pseudironidae). a, habitus of mature „crabwalker“

Figure 5. Psammophilic mayflies: *Homoeoneuria* (Oligoneuridae). a, partially or mostly (see arrow = top of head and eyes) buried *H. amphiola* nymphs, Raccoon River, Iowa; b, partially buried male nymph of *H. alleni*, Niobrara River, Nebraska; c, partially buried female nymph of *H. alleni*, Niobrara River, Nebraska.

Figure 7. Psammophilic mayflies: *Dolania americana* (Behningiidae). a, habitus of „swimming“ nymph, Blackwater River, Florida; b, habitus of burrowing nymph,

substrát a organismy

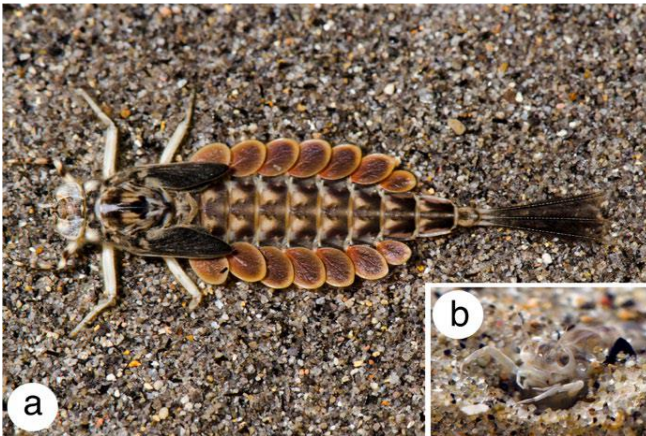


Figure 4. Psammophilic mayflies: *Ametropus* (Ametropodidae). a, habitus of mature *A. ammophilus* nymph, Wood River, Oregon; b, anterior view of partially buried *A. fragilis* nymph, Milk River, Alberta; c, emerging *A. ammophilus*, Wood River, Oregon.



pošvatka *Isoptena serricornis* (Chloroperlidae)
u nás písčité řeka Ploučnice

substrát a organismy

Organický substrát (listí a partikule z něj, řasy, mech, makrofyta, mrtvé dřevo)

různá velikost partikulí, podmínky výskytu a časovou perzistenci

Malé organické částice pod milimetr = nejčastěji jako potrava spíš než jako substrát. Obecně vyšší abundance makro-bezobratlých v místech s velkým množstvím jemného organického substrátu na povrchu minerálních částic, v jejich meziprostorech a depozičních prostorech za překážkami proudění.



Listí, a houby a bakterie na nich rostoucí, jsou hlavním zdrojem energie v lesních tocích. Místa agregace listů jsou proto často místy s velkou diverzitou a abundancí bezobratlých.

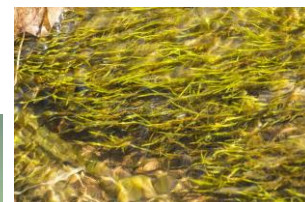
substrát a organismy

Vyšší rostliny a ponořené dřevo je konzumováno jen několika speciality, ale i na nich bývá abundance organismů, protože slouží jako substrát k číhání na potravu, která je přinášena proudem.

Bezobratlí žijící v asociaci s tímto substrátem jsou nazýváni jako **fytofilní**.

Řada druhů asociována primárně s mechem, ale nejčastěji jsou mechy a vláknité zelené řasy hlavně habitatem poskytujícím refugium a zachytávajícím organickou hmotu spíše než potravou.

Ponořená makrofyta přidávají fyzikální **komplexitu prostředí** a poskytují refugia rybám před velkým prouděním a predátory. Tyto efekty mohou operovat na různých škálách, od listu po velké porosty rostlin. Větší komplexita prostředí vytvořená makrofyty generuje větší diverzitu bezobratlých.



Znáte nějaké fytofilní bezobratlé a ryby?

substrát a organismy

Xylofilní organismy: v horních úsecích řek až ¼ až ½ povrchu dna může být tvořena dřevem nebo habitaty jím vytvořenými. Málo organismů dřevo přímo konzumuje, spíše ho používá jako substrát, není moc výživné: *Lara avara*, brok žeroucí dřevo, má nejpomalejší růstové rychlosti ze všech zkoumaných říčních hmyzů. U nás podobné nároky *Macronychus quadrituberculatus*.



NABS (www.benthos.org)

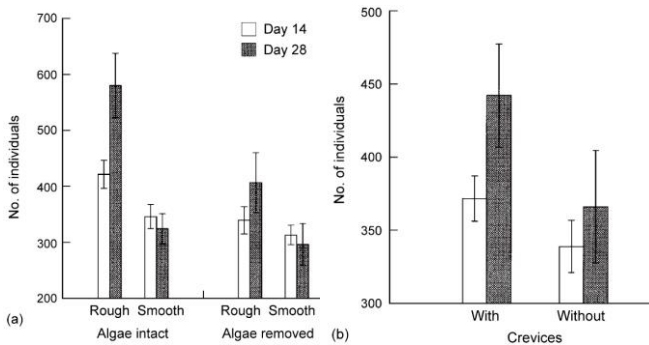
ALE, v nížinných řekách, kde je hodně inertního písku a bahna, může mít dřevo (padlé stromy) zásadní význam jako substrát. Padlé dřevo, i když ho bylo v řece proporčně mnohem méně než písku a bahna, mělo mnohem více bezobratlých než bahno a písek.

TABLE 5.2 The number of taxa and standing crop biomass of invertebrates found in snag, sand and mud habitats in the Satilla River, Georgia. Wood was a small percentage of habitat but contributed over half of the total biomass to the river reach. (From Benke et al. 1985.)

	Wood substrates			Sand			Mud		
	No. of genera	Biomass (mg m ⁻²)		No. of genera	Biomass (mg m ⁻²)		No. of genera	Biomass (mg m ⁻²)	
		Lower site	Upper site		Lower site	Upper site		Lower site	Upper site
Diptera	17	243	696	15	64	124	11	148	309
Trichoptera	9	4222	1581	0	-	-	3	24	30
Ephemeroptera	5	97	56	0	-	-	0	-	-
Plecoptera	2	137	109	0	-	-	0	-	-
Coleoptera	3	218	117	1	8	11	0	-	-
Megaloptera	1	379	259	0	-	-	0	-	-
Odonata	3	529	578	1	-	-	0	-	-
Oligochaeta	0	-	-	3	22	22	0	420	290
Total	40	5825	3396	20	94	157	17	592	629



- Protože jsou bentičtí úzce závislí prostředí substrátu, existuje množství studií na toto téma. Obecně bývá denzita a druhová bohatost bezobratlých korelována s **množstvím detritu, biomasou řas, substrátovou stabilitou a komplexitou, a hloubkou a rychlostí proudění**. Síla korelace závisí na prostorové škále, na niž jsou měřené faktory závislé na substrátu.
- Vlastnosti substrátu mohou pozměnit i organismy samy – typický příklad stavba sítí chrostíků Hydropsychidae může zvýšit rychlost proudu nutnou pro transport částic substrátu (byly víc stabilizovány malé částice než větší). = abundance hydropsycháčů může ovlivnit schopnost ostatních taxonů udržet svou pozici, když proud zesílí.
Stabilita substrátu může být jedním z důvodů, proč je víc bentů na hrubém substrátu.



Např. studie – většina druhů větší abundance na hrubém substrátu a každá z manipulovaných elementů habitatové struktury měla separátní aditivní efekt na taxa richness. Bohatost byla zvýšená komplexitou, jak fyzikální, tak abundancí řas. Hrubší textura na substrátu evidentně chrání mikroorganismy a bentůky od disturbancí asociovaných s velkým prouděním, odnesením a valením substrátu.

FIGURE 5.9 Mean number of species (± 1 SE) colonizing rough and smooth stones from which microalgae were either (a) removed or left intact and (b) with or without crevices. Values are adjusted for area of stone. (Reproduced from Downes et al. 1998.)

Primární produkce & herbivorie

Bentické řasy, fytoplankton, makrofyta

Bentické řasy

- dle velikosti: makrořasy a mikrořasy
 - dle substrátu: epilithon, epipeloid
-
- variabilita v **růstových formách** = při bližším pohledu společenstvo řas odhaluje strukturální diverzitu.
-
- Rozsivky, zelené řasy a sinice tvoří majoritu druhů v perifytonu, mohou se vyskytnout také Rhodophyta, Chrysophyta a Xanthophyceae.

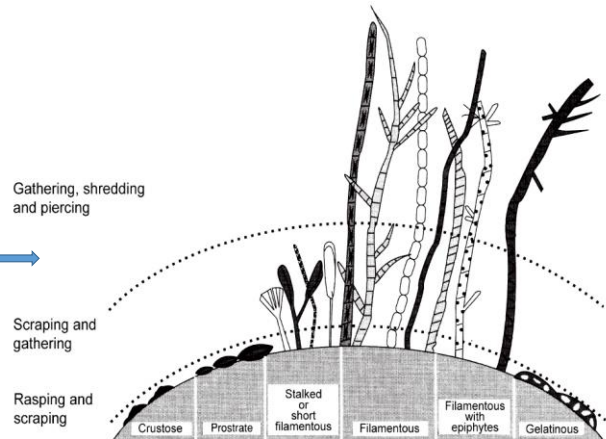


FIGURE 6.1 Hypothetical representations of major growth forms of periphyton assemblages. Different modes of herbivory are expected to be most effective with particular growth forms. (Reproduced from Steinman 1996.)

Hlavní faktory, které ovlivňují bentické řasy v tocích, zahrnují světlo, teplotu, proud, substrát, chemii vody a spásání.

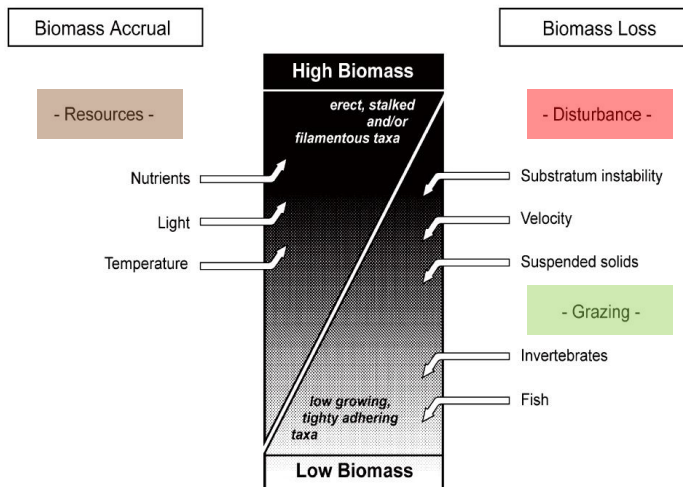


FIGURE 6.2 Factors controlling the biomass and physical structure of periphyton in streams. (Reproduced from Biggs 1996.)

Světlo

bentické řasy

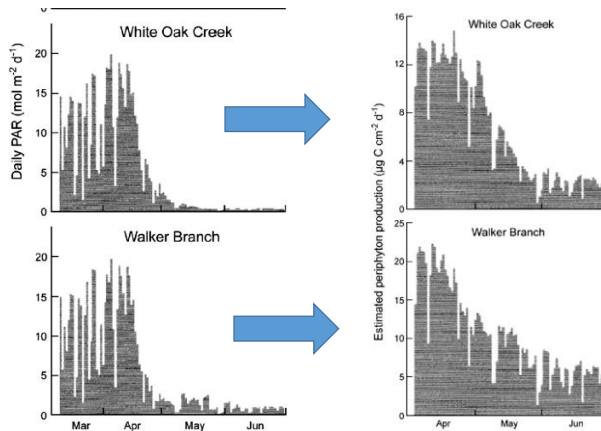


FIGURE 6.3 Daily photosynthetically active radiation (PAR) at three sites in eastern Tennessee. The open site is for reference. White Oak Creek and Walker Branch are small headwater streams in deciduous forest. (Reproduced from Hill et al. 2001.)

FIGURE 6.4 Daily primary production by periphyton for two small forested streams over the period of spring leaf-out. Primary production was estimated from equations relating production to incident light based on experiments in which stones with periphyton were incubated in chambers placed in the stream and differentially shaded. (Reproduced from Hill et al. 2001.)

Dva lesní potoky – je vidět výrazný úbytek světla po vývoji listů, což vede k rapidnímu poklesu primární produkce perifytonu

Světlo

bentické řasy

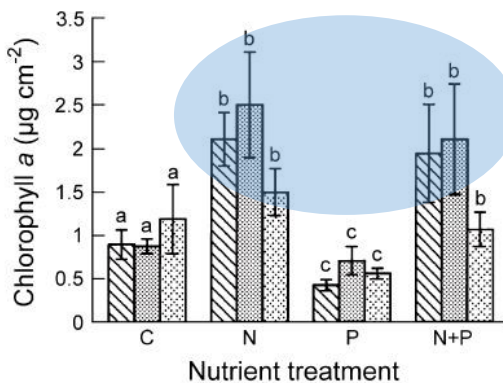





FIGURE 6.5 Chlorophyll *a* values of periphyton in experiments testing the influence of shade and nutrients on periphyton growth. Bars represent the mean of five replicates and error bars correspond to one standard deviation. Letters over bars indicate significant differences among means. Treatments:  no shade;  50% shade;  90% shade. (Reproduced from Mosisch et al. 1999.)

Řada studií nepotvrdila rozdíl v primární produkci perifytonu mezi osluněnými a stinnými habitaty, což ukazuje, že nějaký faktor převážil limitaci světlem.

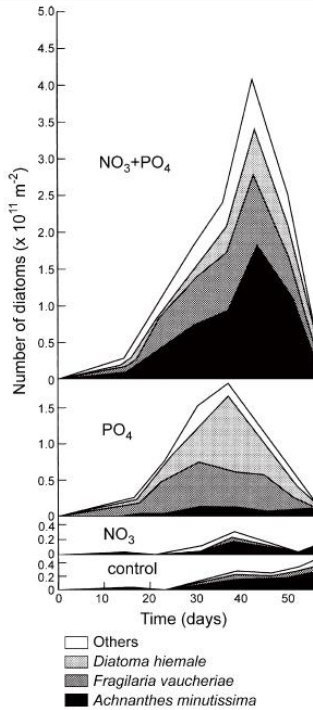
Příklad: v Australském subtropickém toku se neukázaly rozdíly v zástině 0, 50 a 90 %, ale přísun N vedl k nárůstu chlorofylu = živiny byly více limitující než světlo.

živiny

Rozpuštěný anorganický P, N jako dusičnany a amoniak, a křemík jsou obecně považovány za kritické pro produkci řas.

Příklady limitace růstu řas živinami:

malý tok na ostrově Vancouver, přidání dusičnanů vedlo k malé odpovědi perifytonu, zatímco rychle reagovaly na přidání P pětinašobným růstem a ještě větší růst byl v případě, že byly dodány zároveň i dusičnany.



Přidání dusičnanů do tropické řeky na úpatí And během suchého období = zásadní růst řasové biomasy, zatímco přidání P ne. Navíc byla rychlost příjmu N výrazně rychlejší u nitrátového a amoniakálního dusíku než u fosfátu.

FIGURE 6.6 Changes in the numbers of the dominant diatom species in troughs enriched with $\text{NO}_3\text{-N}$, $\text{PO}_4\text{-P}$, or both in combination. Troughs were placed in Carnation Creek, Vancouver Island, allowed 4 weeks to colonize, and then fertilized for 52 days. Note that periphyton populations peaked after 30–40 days, and then declined sharply prior to termination of the fertilization experiment. (Reproduced from Stockner and Shortreed 1978.)

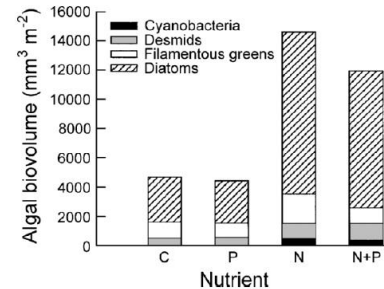


FIGURE 6.7 Algal community responses after 8 days of nutrient additions into flow-through channels placed in Rio las Marias, Venezuela. (Reproduced from Flecker et al. 2002.)

Review na limitaci perifytonu živinami:

- 13 % studií ukázalo stimulaci N,
- 18 % stimulaci P
- 44 % kolimitaci
- 26 % žádnou odpověď (Dodds & Welch 2000).

Jiná studie (Francoeur 2001)

- 17 % N,
- 19 % P,
- 23 % kolimitace
- 43 % žádná odpověď.

= **kolimitace** je zřejmě častá, protože perifyton zahrnuje různé druhy, které mají různé nároky na živiny. Navíc v systémech, kde N a P jsou nízké, dodání obou způsobí rychlý příjem i druhého limitujícího prvku a tím vyvolá odpověď obou.

proud

bentické řasy

- **Protichůdné vlivy** – proud přináší neustále rozpuštěné plyny a živiny, ale vyvíjí také na perifyton smykovou sílu, která způsobuje odplavení nárostů a substrátu.
- **Životní formy a architektura nárostu** ovlivňuje reakci na proudění = proudové preference: např. v pomalejším proudění se vyskytují rozsivky v hustých nárostech s větší proporcí rostoucích ve vzpřímené poloze a větší abundancí velkých koloniálních forem.
Mnoho stejných druhů se nachází i v proudu, ale v ležící pozici přitisknuté celým svým povrchem k substrátu. Ve velkých prouděních jsou pevně přichycené a ve škvírách.
- **Proudění ovlivňuje kolonizaci** – řasová společenstva se vyvíjejí pomaleji ve velkých rychlostech evidentně, protože jsou buňky méně schopné se usadit. Větší akumulace biomasy se vyskytuje ve středních prouděních, protože proud má pozitivní efekt na příjem živin. Malé druhy jsou efektivnější v kolonizaci rychle tekoucích míst, zatímco velké druhy jsou spíše v pomalých místech.

proud

bentické řasy

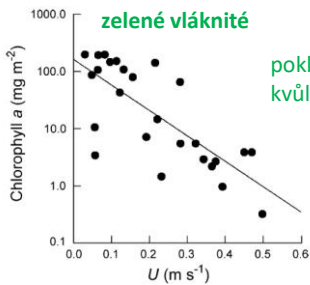


FIGURE 6.11 Chlorophyll *a* responses to variation in water column velocities (U) in long filamentous green algal communities in the Waiatu River, New Zealand. (Reproduced from Biggs et al. 1998.)

Příklady ze studií v přírodě:
pokles biomasy s narůstající rychlosti proudu, kvůli velké odnosové síle působící na vlákna

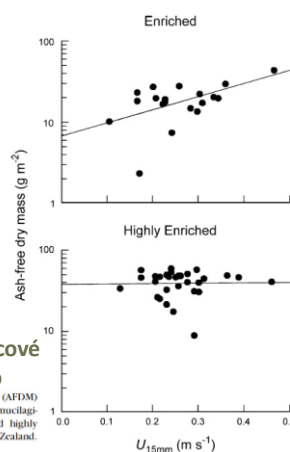


FIGURE 6.9 Responses of periphyton biomass (AFDM) to variation in nearby velocities (U_{15mm}) in mucilaginous diatom communities from enriched and highly enriched reaches in the Mataura River, New Zealand. (Reproduced from Biggs et al. 1998.)

mucilagení
rozsivko-sinicové
společenstvo

unimodální odpověď =
nárost dostal dotaci
živin, jak rychlost
rostla, ale pak už byl
limitován odnosem
prouděním.

biomasa jednoho rozsivko-sinického společenstva vzrostla s prouděním, pravděpodobně díky větší dostupnosti živin ve větších rychlostech.

Ve druhém společenstvu (rostoucím v eutrofní vodě) se to nestalo, protože nebylo tolik limitováno živinami.

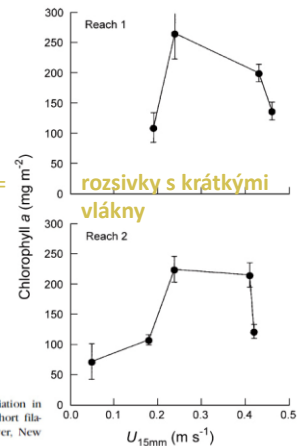


FIGURE 6.10 Chlorophyll *a* responses to variation in mean nearby velocities (U_{15mm}) in stalked-short filamentous diatom communities in the Cust River, New Zealand. (Reproduced from Biggs et al. 1998.)

proud

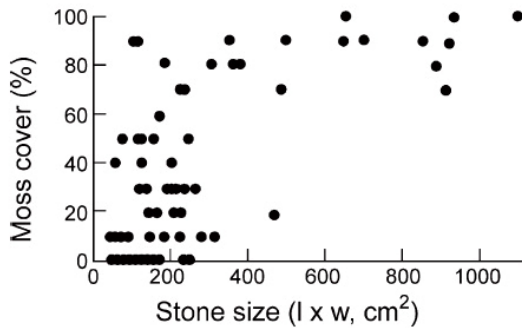


FIGURE 6.12 Amount of stone surface covered by the moss *Hygrohypnum* as a function of stone size in a mountain stream. (Reproduced from McAuliffe 1983.)

Vysoké průtoky také ovlivňují substrát, na kterém nárosty rostou.

Např. velké procento pokrývnosti mechem evidentně jen na větších kamenech než ca 400 cm², menší byly moc nestabilní.



Časová a prostorová variabilita

- Časové vzorce zahrnují 3 možnosti: 1. relativně nízká, ale konstantní biomasa, když jsou disturbance časté; 2. cykly akumulace a ztráty, když jsou disturbance méně časté; 3. sezónní cykly kvůli sezónní změně env. faktorů.
- **Toky temperátní zóny s pravidelným sezónním průběhem vývoje** společenstev bentických řas: rozsivky dominují během zimy a pokračují v dominanci během jara a začátku léta, ačkoli se druhové složení mění. Další skupiny jsou dominantní v létě, hlavně zelené řasy a sinice. Celková abundance a biomasa jsou obecně největší na jaře a druhý vrchol se může vyskytnout na podzim.
- **V tropických řekách je důležitá hydrologická sezónnost:** střídání suchého období (s nízkými průtoky usnadňuje kolonizaci a nárosty zelených řas na jaře a jejich extrémní nárůst během července a srpna) a deštivého období (kdy dojde k vypláchnutí všech nárostů a časté/velké disturbance).
- Prostorová variabilita je ovlivněna **lokální variabilitou**, např. mezi peřejemi a tůňemi, **proudovými disturbancemi** a limitací **živinami**, ve stabilních tocích pak **spásáním**.

Fytoplankton

- = suspendované řasy ve vodním sloupci transportované prouděním.
- V malých rychleji tekoucích řekách se primárně tvoří odloupením a spláchnutím bentických řas = transportovaný erodovaný materiál. V nížinných řekách může vznikat pravý **potamoplankton** (i zoo-).
- Druhy potamoplanktonu se rekrutují ze species poolu fytoplanktonu stojatých vod = jezera, odstavená říční ramena a nádrže jsou zdrojem fytoplanktonu v řekách.
- Variabilita v teplotě, dostupnosti světla, živinách a průtoku ovlivňuje sezónní variabilitu fytoplanktonu. V temperátních řekách je abundance největší na jaře a v létě, v tropických řekách je vyšší v období nižších průtoků.
- Potamoplankton je v zásadě limitován stejnými proměnnými jako fytoplankton ve stojatých vodách, ale průtokový režim má zásadní vliv, a živiny a světlo mají částečně odlišný vliv než ve stojatých vodách. Navíc jsou důležité okolní stojaté vody jako inokulum říčního fytoplanktonu.

Potamoplankton

Inverzní vztah mezi říčním průtokem a abundancí potamoplanktonu.

Např. Nil – vodní masy Modrého Nilu projdou při normálním průtoku 3547 km mezi přehradou Sennar a Chartúmem za 40 dní, ale za 2 dny při vysokých průtocích. Jestliže je fytoplankton schopen se zdvojit 1–2x za den, jsou důsledky pro celou populaci výrazné = **důležité je zdržení vody**.

Povodně ale za určitých okolností mohou navýšit abundanci fytoplanktonu, pokud dojde k jeho spláchnutí z okolních stojatých vod nebo aluviálních jezer a mokřadů toku.



Potamoplankton

V řekách s dostatkem živin a zdržením vody dostatečným na rozmnožování je fytoplankton často limitovaný světlem = **interakcí turbidity, hloubky a turbulence.**

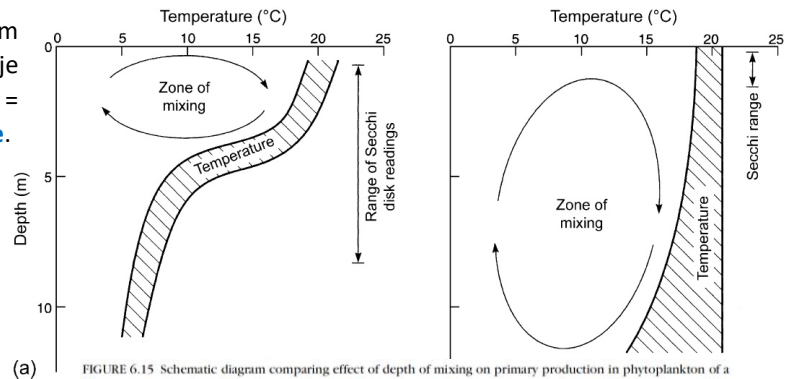


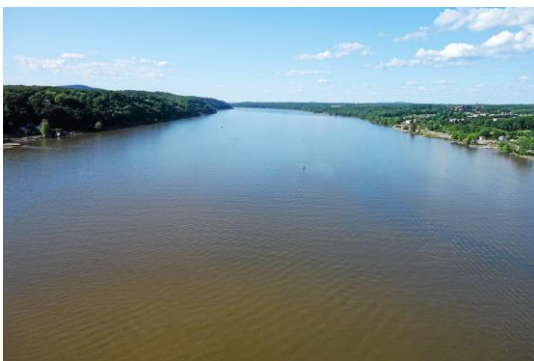
FIGURE 6.15 Schematic diagram comparing effect of depth of mixing on primary production in phytoplankton of a lake versus a river. In a lake (a), establishment of a temperature barrier between surface and deep waters restricts mixing to the upper few meters. In a river (b), temperature stratification is impeded by turbulence of flow, and the water column typically mixes from top to bottom. Depths of 5–20 m are common in large rivers. Rivers often carry substantial sediment loads, restricting light penetration to, at best, the upper 1–2 m.

Jestliže se vodní sloupec míchá do větší hloubky než euforická zóna, pak **jednotlivé buňky mohou být část dne ve světelných podmínkách neumožňující fotosyntézu.**

fytoplankton

Např. Hudson: průměrná buňka fytoplanktonu může strávit 18–22 hodin pod 1 % světla = fytoplankton vlastně neroste, ale spíš dochází ke ztrátě biomasy = zdrojem biomasy je část řeky s hloubkou pod 4 metry a dál se hlavně transportuje.

Dolní Orinoko: hlavní část biomasy nejspíš pochází ze stojatých vod v říčním systému nebo vedle něj, protože když se dostane do hlavního toku řeky, tráví příliš málo času v dostatečných světelných podmínkách pro růst.



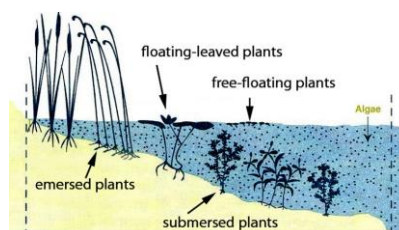
Potamoplankton

- Živinná limitace není aktuální ve fluvialních systémech, zejména ne v nížinných řekách.
- Korelace biomasy fytoplanktonu s P bývá mnohem variabilnější, na rozdíl od jezer, a v řekách jsou mnohem nižší biomasy fytoplanktonu než by se daly očekávat při podobných koncentracích P v jezerech = to naznačuje, že živiny nejsou hlavním limitujícím faktorem, protože často se vyskytuje kolimitace se světlem.
- Může se vyskytnout kolimitace s křemíkem, příklad: v Rýnu dosáhl jarní bloom fytoplanktonu dominovaný rozsivkami velké abundance, dokud nedošlo k vyčerpání křemíku a následnému kolapsu populace.

Makrofyta

= cévnaté rostliny, mechy a játrovky, a několik řas, jako jsou Charales a některé velké druhy řas.

- Mohou být klasifikovány podle jejich růstové formy, způsobu přichycení a specificky také podle šíře environmentálních podmínek, které obývají.
- **Emerzní** vegetace kolem břehů, **ponořená** vegetace je zakořeněná s listy pod vodou, **volně plovoucí** rostliny (hlavně pomalé tropické toky).
- **Mechy** se typicky vyskytují v relativně studených tocích, často v horních úsecích toků, často asociovány s velkým prouděním, stabilním substrátem a zástínem. Nejsou schopny využívat hydrogenuhličitanové ionty, ale potřebují volný CO₂, který je více dostupný v rychle tekoucích měkkých vodách. Kombinace tvrdé vody a pomalejšího proudění je výhodnější pro **kořenující rostliny**.

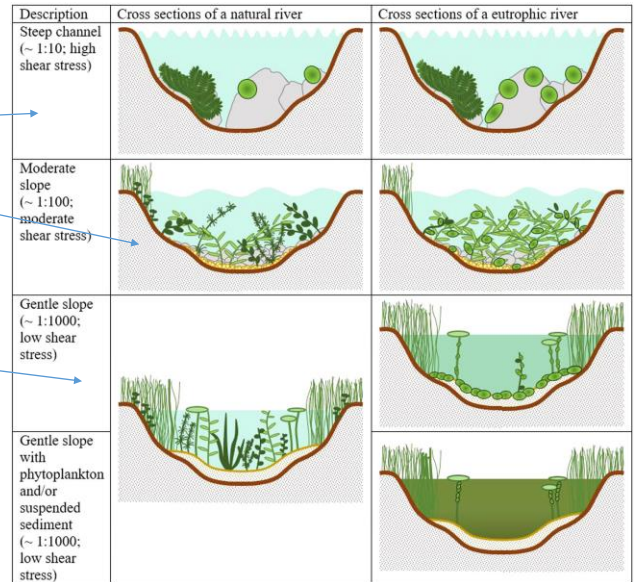


Makrofyta

= makrofyta se tak v podélném profilu mění od mechů

k cévnatým rostlinám jako je lakušník *Ranunculus*, rdest *Potamogeton* a vodní mor *Elodea*, které jsou typické pro pomalé a více úživné vody,

k emergentním a volně plovoucím rostlinám v nejpomalejších a nejhlubších tocích.



- Důležitá role makrofyt pro bezobratlé a ryby jako **refugium před predátory**.
- Zvyšují habitatovou heterogenitu **modifikací rychlosti proudění v toku**, zvyšováním jeho variability, včetně poskytnutí míst s velmi nízkým prouděním.
- Zpomalením proudění makrofyta chytají organické sedimenty a POM.

- příklad: rychlost proudění se velmi snižuje nade dnem porostlým hvězdošem *Callitriche cophocarpa* = akumulace jemných sedimentů = vyvýšení povrchu substrátu. Naopak otevřený porost zevaru *Sparganium emersum* má malý vliv na proudění, sedimenty i topografii dna.

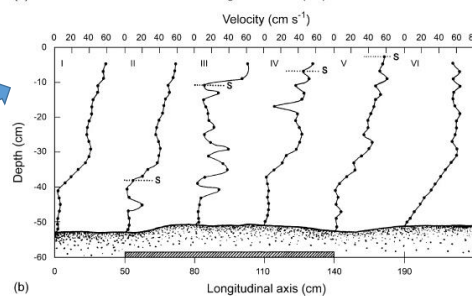
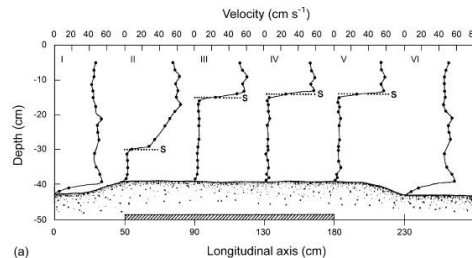


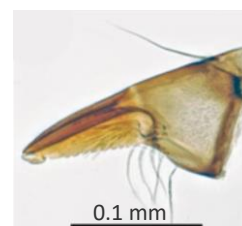
FIGURE 6.14 Vertical velocity profiles along a transect passing through the center of patches of (a) *Callitriche cophocarpa* and (b) *Sparganium emersum*. Velocity was measured at six positions: upstream from the patch (I), within the patch (II-V), and downstream from the patch (VI). The hatched line on the x-axis denotes the patch length, and the location of patch surface (S) is also shown. (Reproduced from Sand-Jensen 1998.)

Limitující faktory

- růstová sezóna makrofyt v tocích je dlouhá, pokud jsou teploty vody nad bodem mrazu, i během zimy (tropické řeky téměř bez sezonality, pokud nedochází ke změnám v průtocích).
- **Proud a vysoké průtoky** silně ovlivňují makrofyta = negativní korelace mezi abundancí makrofyt a frekvencí povodní. Kde jsou časté vysoké průtoky, makrofyta mají adaptace pro rekolonizaci (viz přednáška o mokřadech o rozmnožování makrofyt).
- Společně s proudem je **světlo** hlavním faktorem limitujícím makrofyta: zastínění pobřežní vegetací a (zejména) turbidita (= turbidní řeky nemají vůbec makrofyta, třeba v tropech).
- **Tvrdość vody** (a jeho korelující proměnné: Ca, alkalita, pH), ovlivňuje distribuci některých druhů makrofyt a limituje výskyt mechů (dostupnost CO₂)
- Hlavní **živiny** jako P, ale také N a K, mohou být limitující v horských řekách. Ale většinou živiny nejsou limitující (nížinné a větší toky) a spíš hraje roli turbidita, typ a textura sedimentu, herbivorie a rychlost proudu, které mohou maskovat vliv živin. Navíc pro kořenicí rostliny také může být lepší prediktor N a P v sedimentu než ve vodě.

Herbivoři

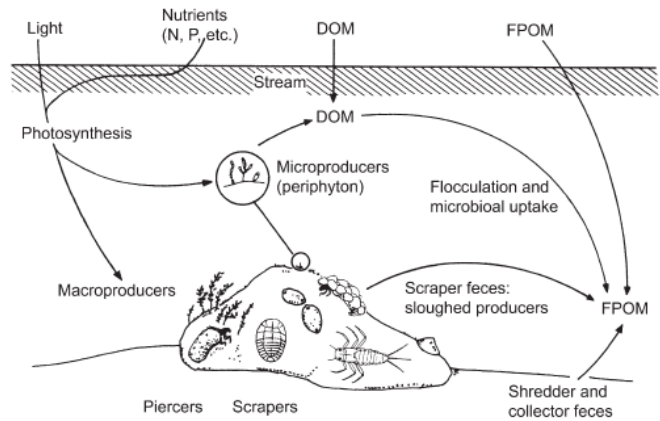
- různé způsoby spásání podle morfologie ústních částí a jejich pohybu
- **škrabači** - tvrdé struktury na mandibulách
 - př. žiletkovité mandibuly Glossosomatidae, radula plžů
- **spásači**
 - př. u některých jepic žvýkací ústní ústrojí
 - př. kartáčkovité struktury - „brushers“- např. *Ecdyonurus*
- „**piercers**“ - napichují řasová vlákna a nasávají buněčnou tekutinu, bodcovité mandibuly, př. Hydroptilidae
- ostatní bezobratlých přijímá rostlinný materiál příležitostně, mnoho herbivorů jsou ve skutečnosti omnivoři



mandibula *Agapaetus* sp.,
Glossosomatidae
(Karaouzas 2017)

Herbivoři

- **sběrači - „gatherers“** - konzumace volných řas spolu s bakteriemi a detritem
 - př. *Ameletus* - nejefektivnější při sběru volně připevněných rozsivek
- **kouskovači** - řasy narostlé na listech
- **„suspension feeders“** - zachytávají driftující rozsivky a další řasy
 - jemné filtrační aparáty - Philopotamidae Simuliidae, někteří Chironomidae
 - řídkší síť - Hydropsychidae - taky něco zachytí



podle Cummings & Klug 1979

herbivoři

Efektivita asimilace

- důležitá je **nutriční hodnota** různého typu potravy u herbivorů i detritivorů
- review Pandian & Marian (1986) - živočišná potrava 70-95 %, **řasy a perifyton 30-60 %**, detrit 5-30 %
- u perifytonu částečně závisí na strukturálních a biochemických vlastnostech - obsah bílkovin a tuků, tloušťka buněčné stěny
- **poměr C:N**
 - **obecně <17:1 - vhodná potrava** (vysoký C:N - výživově chudá potrava s vysokým obsahem celulózy, ligninu, málo bílkovin)
 - perifyton 4-8:1 - vhodný
 - vodní cévnaté rostliny 13-69:1 - méně vhodné (Gregory 1983)
 - ale **sladkovodní makrofyta více N (12-16) než terestrické rostliny (25-30)** - vysoká kvalita potravy (Bakkere et al. 2016)
 - variabilita obsahu N v potravě – např. koreluje s růstem plžů, dobrý prediktor efektivity asimilace pro larvy hmyzu
- **obsah tuků** - velmi důležitý, většina hmyzu nedokáže syntetizovat polynenasycené mastné kyseliny a steroly

Tlak spásání herbivorů na rostlinnou produkci

- **vláknité řasy** se těžko spásají a tráví, výjimkou jsou plži r. *Lymnaea* - radula a svalnatý žaludek
- **sinice** - pokládány za nevhodný zdroj, vysoký obsah bílkovin, ale mukózní polysacharidový obal a toxiny, navíc často vláknité
 - případy konzumace vodním hmyzem - např. Orthocladini potlačili vodní květ *Phormidium* a *Oscillatoria* v kanálech, Zurich (Eichenberger & Schlatter 1978)
- **vodní makrofyta** - tuhá buněčná stěna, více ligninu; emergentní hůře jedlé než submerzní
 - v 90. letech byla považována za málo spásaná - pouze <10 % produkce (Wetzel 2001)
 - review Bakker et al. (2016): **herbivoři odstraňují 40-48 % biomasy vodních makrofyt (tj. 5-10x více než v terestrickém prostředí)**
 - **desetinožci** - odšťihávají šlahouny ponořených makrofyt (př. *Orconectes*)
 - **terestrický hmyz** - redukuje biomasu emergentních a natantních makrofyt - př. Chrysomelidae, Curculionidae, někt. motýli a dvoukřídlí
 - **amur bílý** - denně sežere 50-100 % své hmotnosti, neřídí se nutriční hodnotou, ale „handling time“, potřebuje živočišný protein

= **herbivoři ovlivňují abundanci, druhové složení, působí bioturbance** (= cykly látek, transport živin a propagulí)

Druhové interakce

- Společenstva tekoucích vod - síť druhů propojených vzájemnými vazbami
- Vazby různě silné, zahrnují různý počet druhů
- Vztahy v potravních řetězcích
 - zdroj - konzument - „**bottom-up control**“
 - konzument - zdroj (např. predátor - kořist) - „**top-down control**“
 - **konkurence konzumentů** o zdroj (potrava, prostor)

Odpověď spásačů na zdroj potravy („bottom-up“)

Řasy jsou rozšířeny mozaikovitě na všech prostorových škálách (jednotlivé kameny; mezi jednotlivými kameny, porostlé a neporostlé části toku; úseky mezi různými toky)

→→

- náhodné spásání jen v homogenních porostech
- **spásači obvykle odpovídají na heterogenitu v kvalitě potravy**
 - behaviorálně - shlukováním a jiným chováním
 - změnou velikosti populace
 - nejlépe prozkoumáno u Baetidae - krátký generační cyklus:
- př. oškrábání některých plošek s perifytonem na kamenech v alpském toku a pozorování shlukování Baetidae po 1-2 dnech na bohatých ploškách (Richards & Minshel 1988)
- př. *Baetis* trávila 80 % času na ploškách s perifytonem, ačkoli zabíraly jen 20 % šachovnice (Kohler 1984)
- př. zastínění 20 m úseku toku → pokles abundance perifytonu na $<0,1 \mu\text{g}/\text{cm}^2$ (vs. $6 \mu\text{g}/\text{cm}^2$) → *Baetis* významně ubyl; zastínění z 1/2 plochy odebráno - po 11 dnech nárůst chlorofylu na původní úroveň, zvýšila se denzita *Baetis*, ale menší velikost těla ← horší kvalita potravy, přesto se nepřesouvaly (Fuller et al. 1986)



Baetis

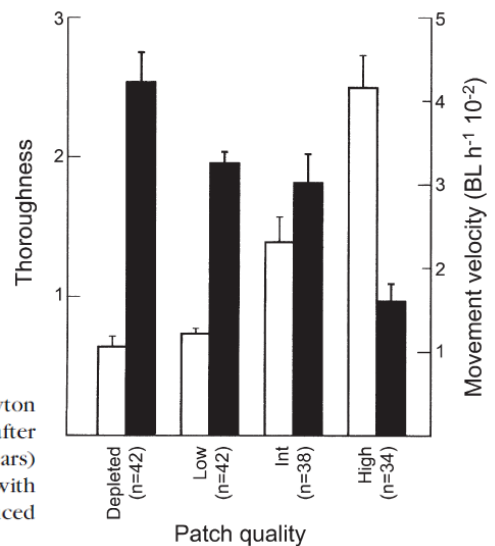
Odpověď spásačů na zdroj potravy („bottom-up“)

- př. po vykáčení oblasti se produkce *Baetis* zvýšila 18x oproti referenčnímu zalesněnému toku, ve střevech měly 2x více rozsivek, produkce perifytonu se zvýšila 30x; po 6 letech od opětovného zalesnění se abundance *Baetis* snížila, perifyton se snížil 10x (Wallace & Gurtz 1986)
- př. chrostík *Dicosmoecus* - změna chování → čas strávený na bohatých ploškách byl 2-3x delší než náhodný (Hart 1981)
- „**area-restricted search**“ - série jednoduchých pohybů v reakci na kvalitu potravy - rychlejší pohyb ústním ústrojím, pomalejší pohyb těla, změna směru, otočení



Dicosmoecus

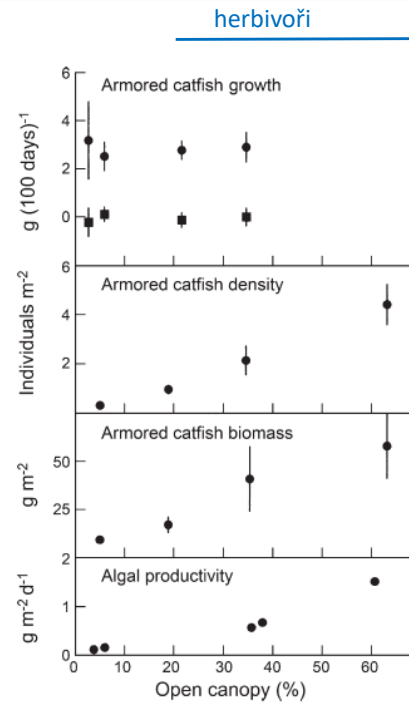
FIGURE 9.1 The influence of patch quality (periphyton cell density) on *Baetis* search behavior immediately after leaving a patch. Thoroughness of searching (open bars) increased and movement rate (solid bars) decreased with increasing patch quality. BL is body length. (Reproduced from Kohler 1984.)



Shlukování vs. individuální růst

- nárůst celkové abundance a biomasy na bohatých ploškách je proporcionální k produktivitě řas
- shlukování na místech s bohatou potravou vede ke zvýšení celkové abundance a biomasy, ale k poklesu individuálního růstu
- př. krunýřovci (Loricariidae) v panamských tocích - zastíněné tůně méně produktivní, ale podobný individuální růst jako v otevřených
- teorie „**ideal free distribution**“ - jedinci svým rozšířením mezi ploškami maximalizují fitness a minimalizují kompetici

FIGURE 9.2 Evidence that the loricariid catfish *Ancistrus* conforms to an ideal-free distribution. Algal productivity increases in relation to openness of canopy. Density and biomass of catfish increase proportionately with algal productivity, but growth rate (●, rainy season; ■, dry season) is constant. Two standard errors are shown. (Reproduced from Power 1983.)

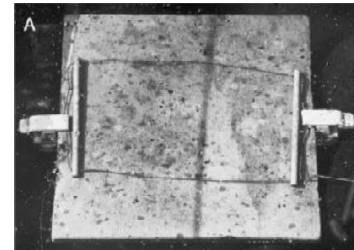


Vliv spásačů na perifyton („top-down“)

- **přímé změny - strukturální**
 - celková redukce biomasy perifytonu
 - fyzikální narušení porostů
 - změna taxonomického a strukturálního složení - redukce horního patra
 - závisí na identitě spásače
- **nepřímé - funkční**
 - zvýšená dostupnost živin
 - zvýšený růst buněk perifytonu
- „top-down“ vs. „bottom-up“ - navzájem se nevylučují
 - který převažuje, závisí na místě, podmínkách prostředí, času
- změny perifytonu specifické na plochu

Experimenty

- laboratorní toky
 - výhodou je plná kontrola, možnost manipulace s denzitami, druhy spásáčů a stádiem sukcese perifytonu, nastavení klíčových podmínek prostředí - světlo, živiny
 - terénní experimenty
 - menší kontrola, ale přirozenější podmínky
 - často se sleduje efekt daný částečným nebo úplným vyloučením herbivorů
- A. [klece](#) - umístění v různém zástínu, dají se snadno osídlit, ale mění proudové podmínky, zvyšují sedimentaci
- B. [umístování dlaždic nebo vyvýšených stupínků](#)
- C. [elektrické ohradníky](#)
- D. [ohraničení plochy vazelinou](#)
- v přírodě společný efekt více herbivorů



Opsahl et al. (2003)

Redukce biomasy perifytonu spásáním

- redukce biomasy řas herbivory - plži, chrostíci, krevety, jepice, pakomáři, pulci a ryby
- př. odstranění larev chrostíka *Helicopsyche* v kalifornském toku → nárůst biomasy perifytonu 5-20x (Lamberti & Resh 1983)
- př. odstranění larev chrostíka *Glossosoma* v kamenitém toku v Montaně → počet buněk řas se zvýšil 5x (Msaulliffe 1984)
- př. srovnání efektu herbivorů v laboratorním toku - chrostík *Dicosmoeus* > plž *Juga silicula* > jepice *Centrophilum* (Lamberti et al. 1987)
- př. jepice *Ameletus* v klecích s přírodním substrátem (Hill & Knight 1987)
- př. odstranění všech herbivorů v 50 m úseku horského toku v Coloradu → podstatný nárůst biomasy řas (Taylor et al. 2002)

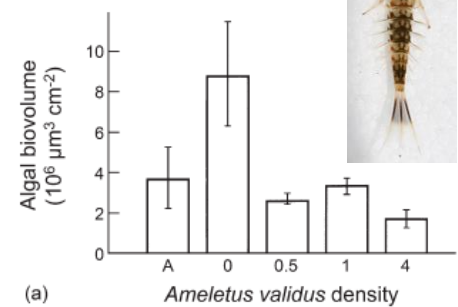


FIGURE 9.3 The effect of density of the mayfly *Ameletus* on periphyton standing crop and quality. (a) Periphyton abundance under various grazing conditions. A: ambient densities on streambed; 0: cages with zero density; 0.5, 1, and 4: cages with 0.5×, 1×, and 4× natural densities, respectively. Results were similar for chlorophyll *a* and AFDW. Note that even low densities of grazers reduced algal biovolume (Reproduced from Hill and Knight 1987.)

Strukturální a taxonomické změny perifytonu vlivem spásání

různí herbivoři jsou nejlépe adaptováni na konzumaci 1 nebo více pater nárostů (jepice vs. chrostíci vs. plži vs. ryby - př. ostroretka)

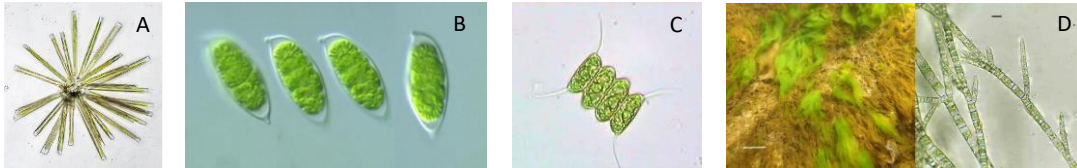
odstranění herbivorů →

redukce velkých, volně přichycených řas a nejsvrchnějšího patra a zvýšení relativního zastoupení malých, pevně přichycených buněk (Steinman 1996)
může se objevit nárůst vláknitých zelených řas
změny mohou postihnout jen jeden druh



kámen na Svatce oškrábaný ostroretkou

- př. Steinman et al. (1987) - laboratorní toky, po 32 dnech husté společenstvo perifytonu, mozaika plošek: *Synedra* (A), *Characium* (B), *Scenedesmus* (C), *Achnantes*, *Nitzschia*, *Stigeoclonium tenue* (D), *Phormidium uncinatum*;
- spásáči (*Juga*, *Dicosmoecus*) → silná redukce *Characium* a *Scenedesmus*, zastoupení *S. tenue* se zvýšilo

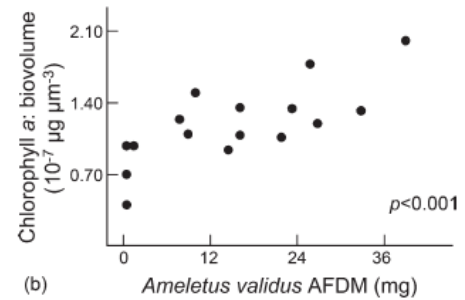


Změna rychlosti koloběhu živin spásáním

- spásání může změnit rychlost koloběhu živin
 - změna nároků pro růst řas
 - zvýšení rychlosti difúze porostem
 - přísun živin vylučováním
- př. u spásaných společenstev byl pozorován pokles hladiny enzymů, indikujících limitaci P u řas (Rosemond et al. 1993)
- př. při silném spásání nárostů plži v experimentálních tocích se zvýšil odběr P z vodního sloupce (Mulholland et al. 1994)
- poměry C:N:P (anorganické i v tělech organismů) - důležitý parametr omezení zdrojů živin na jednotlivých úrovních trofického řetězce - limitace živinami u autotrofa (vysoký obsah C) → limitace růstu konzumenta i množství živin regenerovaných vylučováním

Funkční odpověď řas na spásání

- odstranění stárnoucích buněk a svrchního patra → lepší přístup ke světlu a živinám → vyšší fotosyntetická rychlost
- důkazy nejsou jednoznačné
- př. v laboratorních tocích nejvyšší rychlost fotosyntézy při nízké biomase řas (McIntire & Phinney 1965) – počáteční stádia sukcese
- př. pro perifyton v laboratorních tocích starý měsíce - stimulace čisté primární produkce spásáním při nízké a střední intenzitě světla (Lamberti et al. 1989)

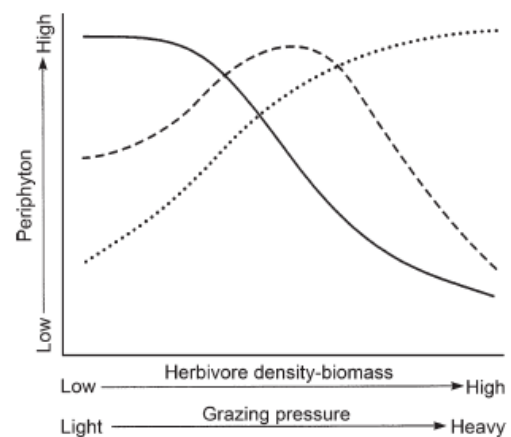


(b) The ratio of chlorophyll *a* per unit biovolume increased significantly with *Ameletus* biomass. (Reproduced from Hill and Knight 1987.)

Funkční odpověď řas na spásání

- teoreticky by primární produkce na plochu (biomasy) mohla být nejvyšší při středním tlaku spásání

FIGURE 9.4 Theoretical expectation of the relationship between periphyton attributes and the intensity of herbivory. A decline of periphyton biomass with increasing herbivory appears well supported by evidence, and a few studies also document higher photosynthetic rates per unit biomass with increased grazing. The peak in gross primary production at intermediate levels of herbivory is largely speculative. (Reproduced from Lamberti and Moore 1984.)



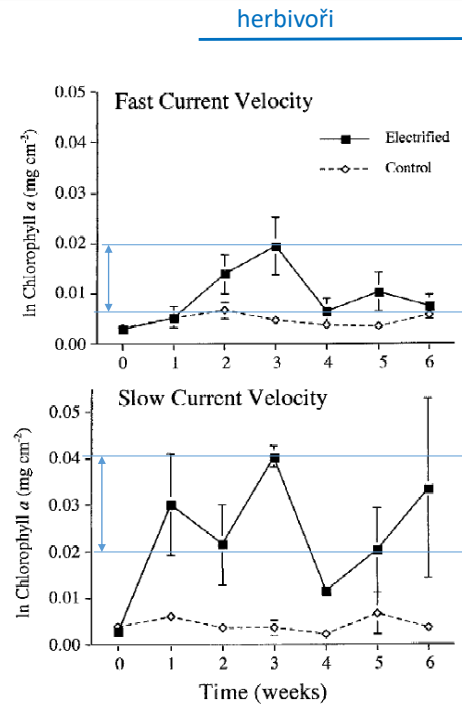
Vliv disturbancí a herbivorie

interakce mezi perifytonem a herbivory pravděpodobně nejsilnější za příznivých environmentálních podmínek

- většina studií prováděna za nízkých průtoků
- odstranění stárnoucích buněk a svrchní vrstvy může zvýšit odolnost společenstva řas k vyšším průtokům
 - př. spásání plžem *Elimia elavaeformis* v laboratorních tocích (Mulholland et al. 1991)
- regulace spásáčů je různě silná v různých proudových podmínkách
 - př. horní tok řeky Colorado: elektricky ošetřené dlaždice, interakce spásání a proudových podmínek → (Opsahl et al. 2003)



Figure 3. Chlorophyll *a* concentrations from weekly samples taken from treatment and control tiles in slow and fast current ($n = 3$ per time step and treatment) between 19 August and 30 September 2000. Error bars indicate ± 1 S.D.



„Top-down vs. bottom-up control“ u perifytonu

- relativní vliv „top-down vs. bottom-up control“ (Power 1992)
- u perifytonu může dominovat jeden nebo druhý mechanismus, mohou fungovat odděleně nebo synergicky; oba mohou být silné (Hillebrand 2002)
- vyšší spásání → limitace živinami, odběr živin z vody, recyklace živin vylučováním → obnova perifytonu
- pokud herbivoři převládají → řasy ubývají v živinami bohatém i chudém prostředí (Stewart 1987, Hill 1992)
- top-down kontrola perifytonu v přírodě je velmi běžná (Feminella & Hawkins 1995, Steinman 1995)
- efekt spásáčů je okamžitý narozdíl od stimulace perifytonu
- interakce mezi spásáním a přísunem živin - silná odpověď perifytonu k eliminaci spásání v kombinaci s přidáním N a P (Rosemond et al. 1993)

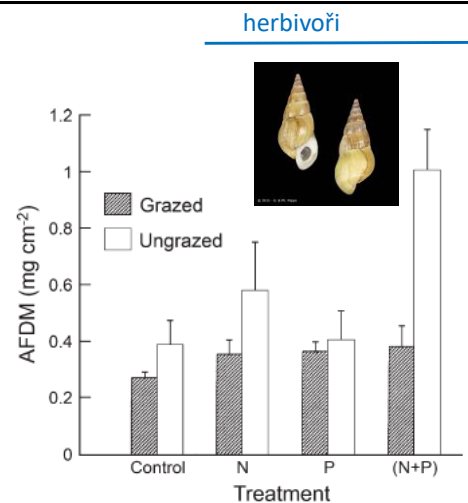


FIGURE 9.5 Ash-free dry mass of periphyton on tiles at week 7 of an experiment in stream-side channels at Walker Branch, Tennessee. Control = ambient stream-water; N, P, and N + P are nutrient additions; grazed channels included the snail *Elimia clavaeformis* at natural densities. Error bars are 1 standard error. (Reproduced from Rosemond et al. 1993.)