

Přírodovědecká fakulta
Jihočeská univerzita
České Budějovice

BIODIVERZITA SLADKOVODNÍCH EKOSYSTÉMŮ V PROMĚNÁCH ČASU

habilitační práce



Jindřiška Bojková

2024

OBSAH

Úvod	3
<i>Časové trendy vybraných antropických stresorů</i>	3
Publikace zařazené v habilitační práci	7
Část I. Diverzita lotických jepic a pošvatek v minulém století	9
<i>Ztráta specialistů velkých nížinných řek</i>	10
<i>Změny diverzity a výskytu druhů oproti 50. letům 20. století</i>	11
Část II. Současný vývoj společenstev makrozoobentosu spojený s dopady klimatické změny	15
<i>Klimaticky podmíněná biotická homogenizace společenstev referenčních toků</i>	16
<i>Prameništní slatiniště jako refugia chladnomilných druhů ohrožených klimatickou změnou</i>	19
Část III. Biotické zotavování šumavských jezer z acidifikace	22
<i>Společenstva litorálních bezobratlých v šumavských jezerech</i>	23
<i>Zotavování společenstev litorálních bezobratlých z acidifikace</i>	26
Závěr	30
Citovaná literatura	32
Příloha	39

Úvod

Sladkovodní ekosystémy jsou výjimečné svou velkou biodiverzitou, bohatostí, která je disproporční jejich malému plošnému zastoupení na Zemi. Jsou bohužel pod silným tlakem mnoha stresorů, které nezdědka působí společně. Jedná se především o znečištění, degradace prostředí, hydrologické modifikace, invaze nepůvodních druhů a jejich nadměrné využívání člověkem (Malmquist & Rundle 2002; Strayer & Dudgeon 2010). Negativní vlivy se odvíjejí od lidských aktivit a využití půdy v povodí (Allan 2004). Přímé dopady lidských aktivit na sladkovodní biodiverzitu se dále zhoršují spolupůsobením změn termálních a hydrologických podmínek zapříčiněných současnou klimatickou změnou (Hrdinka et al. 2014; Moss 2011). Některé studie dokonce prohlásily biodiverzitu sladkovodních ekosystémů za ohroženější než systémů terestrických, protože se podle některých výpočtů snižuje mnohem rychleji (Ricciardi & Rasmussen 1999) a řada sladkovodních skupin živočichů patří mezi nejohroženější skupiny vůbec (např. sladkovodní obratlovci, mlži a raci) (Master et al. 2000).

Znepokojivé doklady poklesu biodiversity či rozšíření mizení citlivých druhů vycházejí hlavně z globálních anebo velkoškálových analýz biodiverzitních dat, které popisují obecné trendy, anebo z dlouhodobých dat, která zachycují významné změny ve využití krajiny v souvislosti s intenzifikací lidských aktivit (Sala et al. 2000; Sánchez-Bayo & Wyckhuys 2019; Thomas et al. 2004). Mnoho současných studií, především z rozvinutých zemí světa, naopak dokladuje příklady zotavování biodiverzity po zavedení legislativních restrikcí vypouštění znečišťujících látek, regulaci nadměrného využívání zdrojů a investicích do revitalizací degradovaných stanovišť (např. Haase et al. 2023; Meli et al. 2014; Tison-Rosebery et al. 2022; Pharaoh et al. 2023). Tyto studie často zkoumají změny biodiverzity spíše z lokální nebo regionální perspektivy a odhalují komplexnější trendy, které jsou obvykle závislé na místním kontextu. Také klimatická změna, jejíž očekávané dopady na sladkovodní systémy jsou velmi tvrdé, se prozatím projevuje různorodým způsobem a nezdědka jsou dokumentovány dopady, které neodpovídají predikcím, protože dochází k souběhu s jinými faktory a procesy (např. Beck et al. 2023; Flourey et al. 2013; Zhai et al. 2023).

Tato práce se věnuje různým aspektům změn biodiverzity vodních bezobratlých vlivem lidské činnosti (především) v České republice. Hlavním spojovacím prvkem tří částí práce je čas, tj. změny společenstev, které jsou patrné na různých časových škálách, na nichž se odehrávají změny prostředí, které vodní bezobratlí obývají. Zároveň jsou to témata, kterým se věnuji spolu s naším hydrobiologickým týmem na Ústavu botaniky a zoologie MUNI, a spolupracovníky z jiných institucí, v posledních zhruba deseti letech. Změny biodiverzity, kterými se zabýváme, se vážou k působení nejvýznamnějších stresorů na vodní ekosystémy, jakými jsou znečištění, degradace stanovišť a vlivy spojené se změnou klimatu.

Časové trendy vybraných antropických stresorů

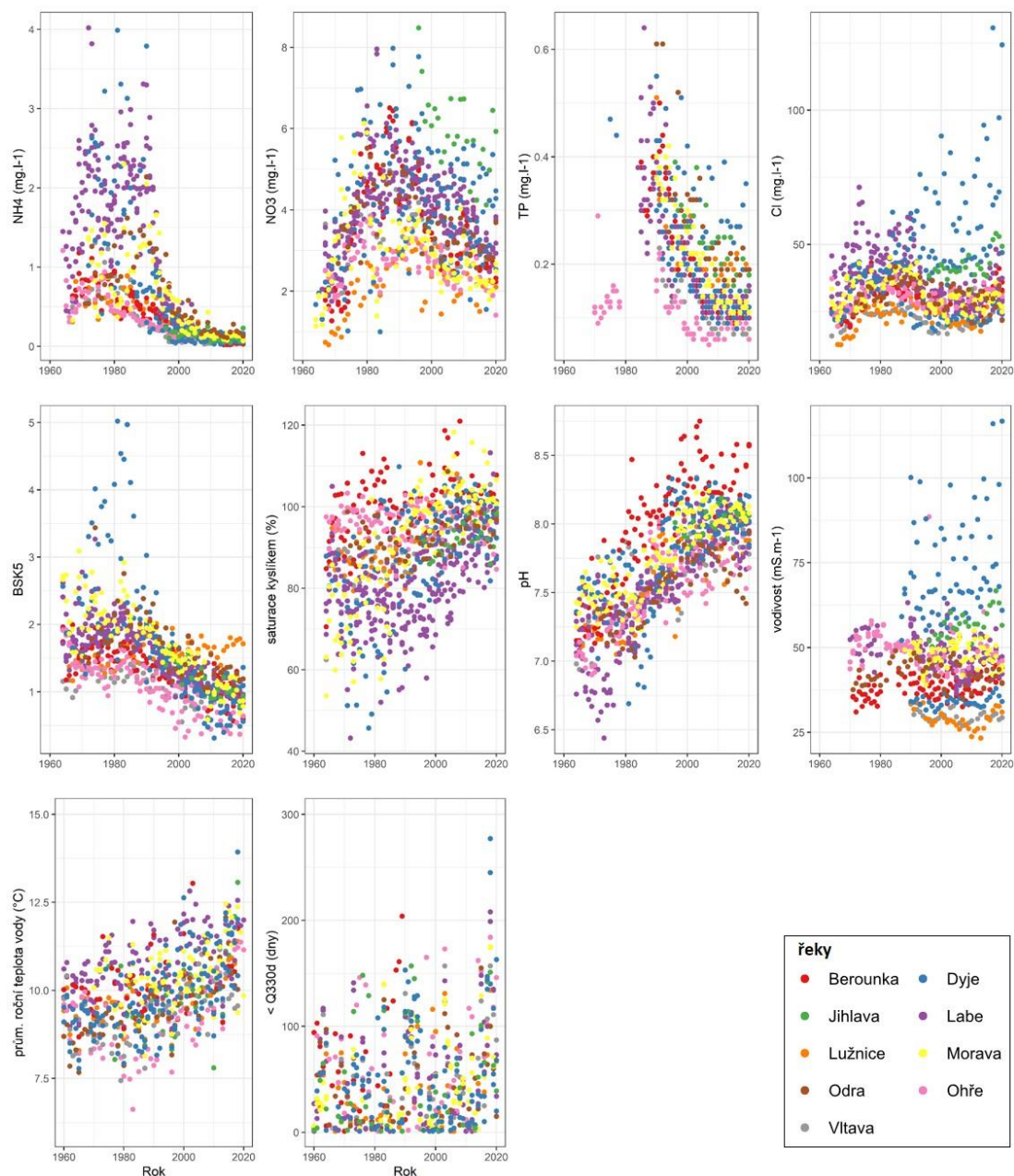
Pro současnou biodiverzitu povrchových vod je zásadní vývoj kvality vody v průběhu 20. století. Ta byla na území ČR v podstatě vyhovující až do konce 19. století, ze kdy jsou k dispozici první údaje. K postupnému zhoršování stavu docházelo kolem přelomu století v souvislosti s průmyslovou revolucí a koncentrací obyvatel do měst. Do r. 1914 bylo znečištění podle dostupných informací lokálního charakteru, voda v hlavních vodních tocích byla ještě poměrně čistá. Rychlé zhoršení začalo mezi světovými válkami, opakované stavy vyčerpání kyslíku v nížinných tocích jsou pak známy ze 40. let (Anonymus 1974; Duras 1996). Silné znečištění odbouratelnými organickými látkami a živinami pocházející z intenzifikace zemědělství, průmyslu a urbanizace vrcholilo na konci 60. let (např. první vrchol evidovaného organického znečištění byl v r. 1967 a činil 170 tis. tun/rok BSK₅). Dočasný obrat k

lepšímu způsobila postupná výstavba čistíren odpadních vod (ČOV) a ukončování výroby v některých provozech (hlavně celulózek a papíren). V průběhu 70. let došlo k omezení výstavby ČOV a byly rekonstruovány stávající ČOV ve velkých městech, což vedlo k dalšímu zhoršení jakosti vod (v r. 1980 evidováno BSK₅ 198 tis. tun/rok) (Anonymus 1974, 1998). Podobný časový trend mělo také vypouštění emisí sloučenin síry a dusíku do atmosféry, které následně způsobilo silnou acidifikaci depozicí síranových, dusičnanových a amonných iontů vodních ekosystémů v horských oblastech. Emise rostly do roku 1950 stabilně, ale pomalu, následně strmě v letech 1950 až 1980, a gradovaly v 80. letech (Kopáček & Veselý 2005). Socioekonomické změny po roce 1990, které přinesly restrukturalizaci průmyslu, zánik mnoha provozů, zásadní změny v zemědělství, ale také přísnější legislativní opatření regulující vypouštění znečišťujících látek do prostředí, znamenaly zlom ve vývoji kvality vodních biotopů (Anonymus 2011; Horák et al. 2001; Kopáček et al. 2017). Nejzřetelněji se projevilo vymizení sezónního znečištění souvisejícího s podzimním provozem (především) cukrovarů, tzv. kampaňové vody. Od r. 1995 nebyl v rámci monitoringu speciálně vyhodnocován kampaňový stav, protože už nebyly zjišťovány závažné rozdíly oproti jiným sezónám. Z výsledků monitoringu jakosti vod si lze udělat rámcovou představu o rozsahu změn po roce 1990. Mezi hodnocenými etapami 1986–1990 a 1996–2000 došlo u 62 % monitorovaných lokalit (cca 1000 lokalit) ke zlepšení stavu a u 24 % ke zhoršení stavu (Horák et al. 2001). Do r. 2000 došlo k eliminaci V. třídy jakosti (velmi silně znečištěná voda) jak na hlavních tocích (Labe, Vltava, Morava, Dyje a Odra), tak i na některých jejich významných přítocích (Cidlina, Mrlina, Klejnárka, Ostravice, Opava), přesto zůstává řada menších toků stále v V. třídě (často v povodí Moravy). Porovnáme-li etapy 1966–1970 a 2009–2010 (byť je srovnání přibližné), lze konstatovat, že v dřívějším období byla téměř polovina (49 %) z hodnocených profilů řazena do třídy IV (voda silně znečištěná), v pozdějším období jich bylo jen 5 % a polovina všech hodnocených profilů patřila do třídy II (voda mírně znečištěná) (Anonymus 1971, 2011). Po roce 2010 zlepšování kvality vody zpomaluje nebo ustává, u některých parametrů (dusičnanový dusík, celkový fosfor, CHSK₅) je v posledních letech patrný rostoucí trend. V období 2020–2021 bylo okolo 40 % hodnocených profilů řazeno dvou tříd největšího znečištění (IV. a V. třída) (CENIA 2022).

Popsaný časový vývoj lze dobře ilustrovat na průběhu hodnot hlavních měřených parametrů kvality vody v řekách odvodňujících hlavní česká povodí (obr. 1). Významný růst koncentrací amoniakálního a dusičnanového dusíku, BSK₅ a chloridů je patrný od 60. let do konce 80. let/začátku 90. let. Následuje strmý pokles koncentrací až na koncentrace nižší, než byly zjištěny na počátku měření, s výjimkou dusičnanového dusíku a chloridů, které na některých tocích (hlavně na Moravě) opět rostou (obr. 1). Výrazně v čase roste pH vody a saturace kyslíkem. Takto významné změny v kvalitě vody v průběhu minulých desetiletí byly výrazným faktorem determinujícím biodiverzitu povrchových vod, přičemž hodnocení vlivu znečištění bylo založeno především na saprobiologickém monitoringu (Helešic 2006; Horák et al. 2001; Rolaufts et al. 2004).

Klimatická změna se na českých tocích projevuje setrvalým zvyšováním teploty vody a změnami hydrologického režimu toků, především vysycháním menších toků, které dříve nevysychaly, a prodlužováním období hydrologického sucha na řekách (Brázdil et al. 2015; Novický et al. 2009; Torbenson et al. 2023; Zahrádková et al. 2015). Celkově se zvětšily oblasti se zvýšeným rizikem sucha a je predikována vyšší pravděpodobnost výskytu nízkých průtoků v nížinných řekách (např. Torbenson et al. 2023; Zahrádková et al. 2015). Komplexní analýza teplotních dat toků České republiky ukázala signifikantně rostoucí trendy ukazatelů popisujících teplotu vody na většině analyzovaných stanic, přičemž teplota vody roste od 80. let přibližně o 0,04 °C za rok (Novický et al. 2009). Novický a kolektiv (2009) na základě dat naměřených do roku 2006 predikovali zvýšení teploty vody pro rok 2050 průměrně o 1,4 až 2,9 °C oproti referenčnímu roku 1975. Takové zvýšení označují jako velmi rizikové

pro přežívání řady vodních organismů a kvalitu vody v tocích a nádržích. V již zmiňovaných řekách odvodňujících hlavní česká povodí, které zahrnují řadu řek s termálním režimem pozměněným přehradami a velkými jezy, je setrvalý růst teploty vody patrný od roku 1980 a průměrná teplota se do současnosti zvýšila zhruba o 2 °C (obr. 1). Růst počtu dnů s průtokem nižším než Q_{330d} (tj. jeden z ukazatelů využívaných ke stanovení minimálních zůstatkových průtoků v tocích) není zřetelný (obr. 1), patrné jsou ale vysoké hodnoty v letech s maximálními nedostatkovými objemy i jejich trváním, které se vyskytly po roce 1960 především v letech 1963, 1983, 1990, 1992, 2003, 2004, 2007 a v rocích jim blízkých (Brázdil et al. 2015). Od roku 2014 je tendence k růstu počtu dnů s průtoky menšími než Q_{330d} (obr. 1). Celkově je v datech popisujících průtoky v českých řekách v minulém století zřetelná tendence k opakování suchých epizod ve zhruba desetiletých cyklech s vrcholem přibližně ve třetím roce každého desetiletí, ovšem jejich intenzita silně kolísá (Brázdil et al. 2015).



Obr. 1. Průběh hodnot základních ukazatelů kvality vody a teploty vody v hlavních tocích odvodňujících území České republiky. Zobrazeny jsou průměrné roční hodnoty od roku 1964. Teplota vody je zobrazena jako průměrná roční teplota vody vypočtená z denních hodnot (teplota vody měřená 1x denně v 7:00). Orig. S. de Donnová

Biodiverzita povrchových vod je ohrožena také přímým zánikem vhodných stanovišť pro biotu. Degradace toků a mokřadů v České republice souvisí především s velkoplošnými úpravami toků a melioracemi v minulém století. Rozvoj úprav vodních toků v českých zemích začal koncem 19. století v souvislosti s rozvojem průmyslu, zemědělství, i jako odpověď na kritické povodňové situace z té doby. Ve 20. a 30. letech 20. století byly provedeny úpravy zejména aluviálních vodních toků, především v povodí Labe a Moravy s hlavním cílem zvýšení zemědělské produkce v jejich nivách. V tomto období také začíná výstavba velkých přehradních děl jako je Vltavská kaskáda či vodní nádrž Vranov. Další období úprav vodních toků na vodohospodářsky významných vodních tocích byla 60. a 70. léta, s realizací dobíhající až v 80. letech (Anonymus 1998). Šlo zejména o stavby umožňující povrchovou těžbu v Severočeské hnědouhelné pánvi, uranovou těžbu v povodí Ploučnice a hlubinnou těžbu na Ostravsku a Karvinsku. Na Moravě to byly úpravy řek Moravy, Dyje a některých jejich přítoků podle požadavků zemědělské velkovýroby a ochrany před povodněmi. Meliorační úpravy drobných vodních toků s cílem odvodnění zemědělských pozemků, ale i rozsáhlých ploch hospodářských lesů, proběhly hlavně v 70. a 80. letech. Celkově bylo odvodněno 1,06 mil. ha pozemků, tj. asi čtvrtina celkové rozlohy naší zemědělské půdy (4,28 mil. ha). Jejich výsledkem je devastace pramenů, drobných kapilárních toků a potoků na zemědělsky využívané půdě a současná kompletní absence vodních toků v přirozeném stavu v zemědělské krajině nížin (Anonymus 1998). Z plochy 1300 ha mokřadů vykazovaných v 50. letech dnes zbývá jen přibližně 350 tis. ha (Just et al. 2012). K degradaci řek ztrátou mnoha přirozených úseků toků a celých říčních údolí přispěla také výstavba přehrad, v letech 1950–1990 bylo postaveno 80 velkých vodních nádrží (retenční kapacita 2863 mil. m³). Výsledkem úprav toků a odvodňování je silně pozměněná říční síť v ČR, její zkrácení se odhaduje na 40 %, ale některé zdroje připouštějí i větší (Růžička 1953), a velký podíl (33–40 %) výrazně modifikovaných úseků toků (Anonymus 2011). Současný stav je v zásadě setrvalý, protože stavební úpravy toků správci toků povětšinou udržují a revitalizace toků se týkají zanedbatelného procenta degradovaných toků, přitom střední a větší řeky a zcela zničené toky v zemědělské krajině se nerevitalizují prakticky vůbec (naopak se stále udržují napřímené a zahloubené bagrováním).

PUBLIKACE ZAHRNUTÉ V HABILITAČNÍ PRÁCI

Práce zahrnuje 13 odborných článků publikovaných mezi lety 2009 a 2023 v mezinárodních časopisech s impakt faktorem. Tyto publikace jsou mými hlavními příspěvky ke třem tématům týkajícím se změn biodiverzity vodních bezobratlých na různých časových škálách, na nichž se odehrávají změny prostředí. V následujícím seznamu jsou hvězdičkou označeny ty, kde jsem hlavní autorkou (první, a sdílená první, anebo korespondenční autorka), a v závorce je uveden impakt faktor a kvartil časopisu z roku 2022. Kompletní publikace jsou přiloženy v příloze.

Část I. Diverzita lotických jepic a pošvatek v minulém století

1. *Bojková J., Komprdová K., Soldán T. & Zahrádková S., 2012. Species loss of stoneflies (Plecoptera) in the Czech Republic during the 20th century. *Freshwater Biology* 57: 2550–2567, doi 10.1111/fwb.12027. (IF 2,7; Q1)
2. *Bojková J., Rádková V., Soldán T. & Zahrádková S., 2014. Trends in species diversity of lotic stoneflies (Plecoptera) in the Czech Republic over five decades. *Insect Conservation and Diversity* 7: 252–262, doi 10.1111/icad.12050. (IF 3,5; Q1)
3. *Bojková J. & Soldán T., 2013. Stoneflies (Plecoptera) of the Czech Republic: species checklist, distribution and protection status. *Acta Entomologica Musei Nationalis Pragae* 53: 443–484. (IF 0,6; Q4)
4. Zahrádková S., Soldán T., Bojková J., Helešic J., Janovská H. & Sroka P., 2009. Distribution and biology of mayflies (Ephemeroptera) of the Czech Republic: present status and perspectives. *Aquatic Insects* 31 (suppl. 1): 629–652, doi 10.1080/01650420902745539. (IF 0,8; Q3)
5. *Zedková B., Rádková V., Bojková J., Soldán T. & Zahrádková S., 2015. Mayflies (Ephemeroptera) as indicators of environmental changes in the past five decades: a case study from the Morava and Odra River Basins (Czech Republic). *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems* 25: 622–638, doi 10.1002/aqc.2529. (IF 2,4; Q2)

Část II. Současný vývoj společenstev makrozoobentosu spojený s dopady klimatické změny

6. Horsák M., Polášková V., Zhai M., Bojková J., Syrovátka V., Šorfová V., Schenková J., Polášek M., Peterka T. & Hájek M., 2018. Spring-fen habitat islands in a warming climate: Partitioning the effects of mesoclimate air and water temperature on aquatic and terrestrial biota. *Science of the Total Environment* 634: 355–365, doi 10.1016/j.scitotenv.2018.03.319. (IF 9,8; Q1)
7. Polášková V., Bojková J., Polášek M., Šorfová V. & Horsák M., 2022. Water temperature stability modulates insect thermal responses at spring fens. *Hydrobiologia* 849: 4693–4706, doi 10.1007/s10750-022-05008-2. (IF 2,6; Q1)
8. Výravský D., Klímová Hřívová D., Bojková J., Horsák M. & Zhai M., 2023. Effects of thermal stability on microcrustacean assemblages in spring fens. *Inland Waters* 13: 86–100, doi 10.1080/20442041.2022.2139585. (IF 3,1; Q1)
9. *Zhai M., Bojková J., Němejcová D., Polášek M., Syrovátka V. & Horsák M., 2023. Climatically promoted taxonomic homogenization of macroinvertebrates in unaffected streams varies along the river continuum. *Scientific Reports* 13: 6292, doi 10.1038/s41598-023-32806-y. (IF 4,6; Q2)

Část III. Biotické zotavování šumavských jezer z acidifikace

10. *Petruželová J., Bojková J., Sychra J., de Donnová S., Vrba J., Polášková V., Seifert L., Šorfová V. & Kopáček J., 2023. Accelerated recovery of lake macroinvertebrates in the third decade since the

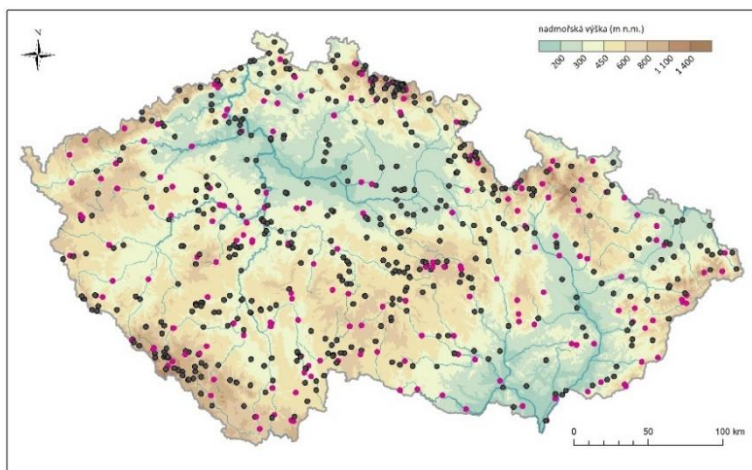
- reversal of acidification. *Science of The Total Environment* 892: 164553, doi 10.1016/j.scitotenv.2023.164553. (IF 9,8; Q1)
11. Petruželová J., Bojková J., Sychra J., Šorfová V., Polášková V. & Vrba J., 2022. Complex effects of acidification, habitat properties and fish stock on littoral macroinvertebrate assemblages in montane standing waters. *Journal of Limnology* 81: 2053, doi 10.4081/jlimnol.2022.2053. (1,6; Q3)
 12. *Šupina J., Bojková J. & Boukal D.S., 2022. Environmental stressors alter multiple determinants of individual reproductive output in the acid-tolerant mayfly *Leptophlebia vespertina*. *Ecological Entomology* 47: 488–500, doi 10.1111/een.13133. (IF 2,2; Q1)
 13. Vrba J., Bojková J., Chvojka P., Fott J., Kopáček J., Macek M., Nedbalová L., Papáček M., Rádková V., Sacherová V., Soldán T. & Šorf M., 2016. Constraints on the biological recovery of the Bohemian Forest lakes from acid stress. *Freshwater Biology* 61: 376–395, doi 10.1111/fwb.12714. (IF 2,7; Q1)

V habilitační práci jsou dále využity a citovány další recenzované publikace, které se týkají tématu. V nich byly postupně publikovány dílčí výsledky nebo primární data, které jsou podkladem pro výše uvedené hlavní odborné publikace. Tyto nejsou zařazeny jako kompletní publikace v příloze.

- *Bojková J., 2009. Revision of the stonefly collections (Plecoptera) by E. Křelinová and J. Raušer from the Czech Republic. *Aquatic Insects* 31 (suppl. 1): 245–251. (IF 0,8; Q3)
 - *Bojková J. & Kroča J., 2011. Historic and current distribution of an endangered stonefly *Perla grandis* (Plecoptera: Perlidae) in the Czech Republic. *Klapalekiana* 47: 153–163.
 - *Bojková J., Kroča J., Helešic J. & Soldán T., 2017. Plecoptera (pošvatky). In: Hejda R., Farkač J., Chobot K. (Eds) *Červený seznam ohrožených druhů České republiky. Bezobratlí. Příroda, Sborník prací z ochrany přírody*, 36: 123–125.
 - *Bojková J., Soldán T., Špaček J. & Straka M., 2011. Distribution of stoneflies of the family Taeniopterygidae (Plecoptera) in the Czech Republic: earlier data, new records and recent distributional changes. *Časopis Slezského muzea Opava (A)* 60: 239–258.
 - *Bojková J. & Špaček J., 2006. New and interesting records of Plecoptera (Insecta) from the Czech Republic. *Acta Musei Moraviae, Scientiae Biologicae (Brno)* 91: 1–6.
- Pařil P., Bojková J., Špaček J. & Helešic J., 2008. Ecology of *Leuctra geniculata* Stephens, 1836 (Plecoptera, Leuctridae), an Atlantomediterranean species on the north-eastern border of its area. *Biologia* 63: 574–581. (IF 1,5; Q4)
- Schenkova J., Polášková V., Bílková M., Bojková J., Syrovátka V., Polášek M. & Horsák M., 2020. Climatically induced temperature instability of groundwater-dependent habitats will suppress cold-adapted Clitellata species. *International Review of Hydrobiology* 105: 85–93. (IF 1,9; Q2)
- *Soldán T., Bojková J., Vrba J., Bitušík P., Chvojka P., Papáček M., Peltanová J., Sychra J. & Tátošová J., 2012. Aquatic insects of the Bohemian Forest glacial lakes: Diversity, long-term changes, and influence of acidification. *Silva Gabreta* 18: 123–283.
 - *Soldán T., Bojková J. & Zahrádková S., 2017. Ephemeroptera (jepice). In: Hejda R., Farkač J., Chobot K. (Eds) *Červený seznam ohrožených druhů České republiky. Bezobratlí. Příroda, Sborník prací z ochrany přírody*, 36: 114–117.
- Sroka P., Bojková J. & Kolář V., 2022. Mayfly *Ephemerella glaucops* (Ephemeroptera, Ephemeridae) recorded in the Czech Republic after almost a century. *Biodiversity Data Journal* 10: 90950. (IF 1,3; Q3)

ČÁST I. DIVERZITA LOTICKÝCH JEPIC A POŠVATEK V MINULÉM STOLETÍ

Jepice a pošvatky (Ephemeroptera a Plecoptera) jsou zásadními komponentami bentických společenstev makrozoobentosu (tj. živočichů pozorovatelných okem žijících u dna) v tekoucích vodách. Jsou často využívány jako modelové organismy v ekologických studiích a v bioindikaci, protože zahrnují řadu stanovištních specialistů, druhů senzitivních k různým stresorům a jsou zároveň relativně dobře rozpoznatelné na druhovou úroveň díky pokročilým znalostem jejich taxonomie. Jejich celkové zastoupení ve společenstvu makrozoobentosu a zastoupení jejich určitých skupin či gild jsou zásadními metrikami v různých indexech hodnotících ekologických stavů a vliv různých stresorů, např. acidifikace (např. [Opatřilová et al. 2011](#); [Schartau et al. 2008](#)). Výzkum těchto dvou řádů započal ve střední Evropě už ve druhé polovině 19. století, z toho důvodu jsou jedněmi z mála skupin vodních bezobratlých využitelných pro studium dlouhodobých změn biodiverzity. První informace z území dnešní České republiky jsou k dispozici již z přelomu 19. a 20. století díky práci Františka Klapálka, který se jako první u nás detailně zabýval jejich taxonomií. Další zásadní etapou jejich studia bylo období let 1955–1965, kdy probíhal pod vedením Vladimíra Landy rozsáhlý výzkum biodiverzity jepic, pošvatek a chrostíků na území Československa. V rámci tohoto výzkumu bylo studováno až 765 lokalit v ČSR (obr. 2), z toho 81 lokalit bylo za účelem sběru vzorků navštíveno 7–11krát, 110 lokalit 4–6krát a zbylé lokality byly navštíveny jednorázově v rámci faunistického průzkumu ([Bojková 2009](#); [Zahrádková et al. 2009](#)¹).



Obr. 2. Mapa lokalit, kde byly studovány jepice a pošvatky v letech 1955–1960. Fialová kolečka znázorňují lokality znovu sledované v letech 2006–2011. Orig. O. Hájek

Přestože se tento výzkum zaměřil spíše na faunistiku a životní cykly jednotlivých druhů, byl shromážděn rozsáhlý a metodicky homogenní soubor dat o kvantitativním zastoupení jednotlivých druhů a vlastnostech lokalit. Dokladové sbírky zahrnují několik stovek tisíc jedinců. Tato data se proto mohla stát podkladem pro hodnocení změn ve výskytu druhů a složení taxocenóz (tj. souboru druhů jednoho taxonu, nejčastěji řádu), způsobených antropickými vlivy od druhé poloviny 20. století po současnost. Jepice a pošvatky byly na lokalitách studovaných v 50. letech zkoumány také v 90. letech a v letech 2006–2011. Srovnání výskytu jednotlivých druhů v tak dlouhém časovém období a na velké prostorové škále se dá označit jako pozoruhodné i z celosvětového pohledu (srov. [Sánchez-Bayo & Wyckhuys 2019](#)), protože většina dat o entomofauně zahrnující delší časové období jsou lokálního či regionálního charakteru (např. [Baranov et al. 2020](#); [Haubrock et al. 2021](#); [Küry 1997](#); [Schuch et al.](#)

¹ Citace tučným písmem označují publikace autorky.

2011; Usseglio-Polatera & Bournaud 1989), a studie pokrývající větší území jsou většinou mnohem mladší (např. Engelhardt et al. 2022; Hallmann et al. 2017; Haubrock et al. 2023b; Thomas et al. 2004).

V letech 2006–2011 byly v rámci dvou navazujících projektů financovaných Grantovou agenturou České republiky studovány jepice a pošvatky na 200 lokalitách, z nichž jsou dostatečné údaje o výskytu a početnosti druhů z let 1955–1960 (fialová kolečka na obr. 2). Cílem bylo vyhodnotit změnu diverzity a rozšíření druhů mezi těmito dvěma časovými obdobími, přičemž konec 50. let je možné považovat za období před nástupem plošného znečištění toků v ČR (viz výše), byť řada řek byla už v té době zasažena silným bodovým znečištěním. V rámci těchto projektů jsem, mimo sběru dat z druhého období, také revidovala veškerý dokladový materiál pošvatek sbírek Evženie Křelinové a Jaroslava Raušera ze 40. a 50. let, který čítal více než 35 200 jedinců larev a dospělců (Bojková 2009). Získaná data umožnila přímé srovnání výskytu druhů mezi obdobími, protože rozlišení druhů bylo v obou obdobích stejné, a významně doplnila dosavadní znalosti o výskytu druhů v České republice, včetně nových faunistických údajů (Bojková & Kroča 2011; Bojková & Špaček 2006; Bojková et al. 2011). Takto rozsáhlá nová data a revize historických dat přinesla potřebu revidovat seznamy druhů obou skupin známých z České republiky (Bojková & Soldán 2013; Zahrádková et al. 2009) a také znovu vyhodnotit míru ohrožení jednotlivých druhů v Červeném seznamu ohrožených druhů České republiky (Bojková et al. 2017; Soldán et al. 2017). Nejdůležitějšími výsledky tohoto výzkumu bylo nicméně vyhodnocení změn v diverzitě a výskytu druhů pošvatek a jepic mezi dvěma studovanými obdobími, tj. 1955–1960 a 2006–2011, s ohledem na dřívější údaje z přelomu 19. a 20. století (Bojková et al. 2012, 2014; Zedková et al. 2015).

Ztráta specialistů velkých nížinných řek

Jedinečné historické údaje z přelomu 19. a 20. stol. (především Klapádkovy) dokumentují bezprecedentní vymírání původních druhů z dolních úseků řek v první polovině 20. století (Bojková et al. 2012). Srovnání výskytu pošvatek v šesti nížinných tocích na území Čech v různých obdobích (1819–1911, 1955–1960 a 2006–2011) dokumentuje jejich smutný osud (obr. 3). Už v 50. letech minulého století tyto řeky osidloval pouhý fragment původní fauny, což bylo způsobeno hlavně znečištěním, kvůli němuž zmizela řada citlivých druhů, ale také zásahy do morfologie koryt. Došlo k prudkému úbytku až vymizení mnohých druhů vodního hmyzu úzce specializovaných na určité specifické habitaty nížinných řek, jako jsou bahnité břehy, peřeje nebo rozkládající se dřevo, které byly odstraněny při regulaci koryt. K regionálnímu vyhynutí druhů došlo u tří druhů pošvatek, *Isogenus nubecula*, *Isoperla obscura* a *Xanthoperla apicalis*, později také druhu *Marthamea vitripennis*, který se vyskytoval na jižní Moravě ještě do poloviny minulého století (Bojková et al. 2012, 2017). Jediným druhem, který se do českých, a později i moravských řek rozšířil, je pošvatka rohatá *Leuctra geniculata*, která není považována za původní druh naší fauny (Pařil et al. 2008). Podobné příklady vymizení specialistů nížinných řek lze najít i u jepic, jde např. o proudobytné druhy jako jsou jepice jezovka *Prosopistoma pennigerum* (poslední nález r. 1916 ve Vltavě v Praze) a *Isonychia ignota* (1933 v Labi u Ústí nad Labem) (viz Soldán et al. 2017), i v jiných skupinách vodního hmyzu, typicky u chrostíků či vodních brouků (např. chrostíci *Chimarra marginata*, *Orthotrichia angustella* a *Setodes viridis*, vodní brouci *Esolus pygmaeus* a *Limnius muelleri*; Chvojka & Komzák 2017; Boukal et al. 2007). Naše velké řeky přišly o typický fenomén masového rojení některých druhů hmyzu, který zůstal zachycen už jen v historické literatuře. Praha přišla o ikonický masový výlet “pražské mouchy”, pošvatky pražské *Brachyptera braueri* z Vltavy, který popisoval ve svých knihách Klapálek, byť se tento druh v menších početnostech navrácí (Berounka a Labe; Bojková et al. 2011). Na Moravě kdysi pravidelně „vykvetla“ řeka Morava u Hodonína

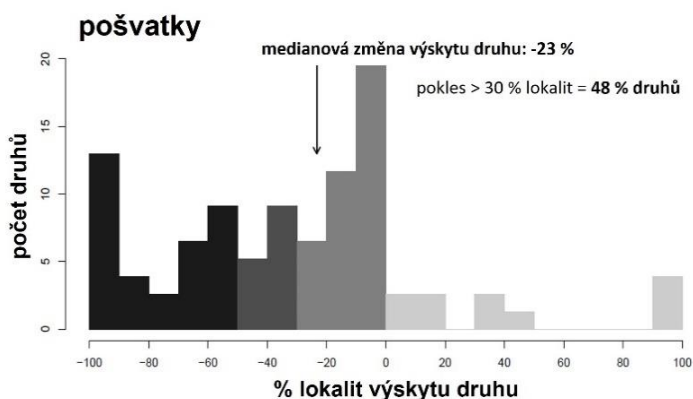
spektakulárním masovým rojením jepice dlouhohosté *Palingenia longicauda*, což popsal na začátku minulého století [Zavřel \(1905\)](#). Zástupci ohrožených hrabavých jepic, mezi které jepice dlouhohostá patří, se na rozdíl od pošvatky pražské do nížinných řek nevrací. Je to dáno přetrvávajícím zkanalizováním toků, které jim vzalo životní prostor. Výjimečně se ale stane, že některý z takto limitovaných druhů dokáže najít náhradní biotop. To se povedlo hrabavé jepici *Ephemera glaucops*, publikované z území ČR naposledy v r. 1933 z Labe u Ústí ([Pawlik 1933](#)), která byla v současnosti nalezena v nádrži po těžbě kaolinu v severních Čechách ([Sroka et al. 2022](#)). Vzhledem k potlačení či až absenci důležitých elementů fauny nížinných řek, jako jsou proudomilné druhy peřejí, druhy vázané na šterkové lavice a mrtvé dřevo a hrabavé druhy vyžadující bahnité břehy, je nutné považovat současná společenstva velkých nížinných řek za náhradní či nespécializovaná. Navíc v současnosti nížinné toky čelí náporu kolonizace nepůvodních druhů, které dále mění složení společenstev a jejich funkční vlastnosti ([Haubrock et al. 2023a](#); [Worischka et al. 2023](#)).

druh	regionálně vymřelé	Vltava	Labe	Berounka	Nežárka	Sázava	Lužnice a Zlatá stoka
<i>Agnetina elegantula</i> (Klapálek, 1905)							zelená
<i>Marthamea vitripennis</i> (Burmeister, 1839)	RE	červená	červená				
<i>Perla abdominalis</i> Burmeister, 1839		červená	červená	červená		červená	
<i>Isogenus nubecula</i> Newman, 1833	RE	červená	červená				
<i>Isoperla difformis</i> (Klapálek, 1909)					červená	červená	modrá
<i>Isoperla grammatica</i> (Poda, 1761)		červená		červená	zelená		zelená
<i>Isoperla obscura</i> (Zetterstedt, 1840)	RE	červená					
<i>Perlodes dispar</i> (Rambur, 1842)		červená	červená	modrá	červená	červená	zelená
<i>Perlodes microcephalus</i> (Pictet, 1833)		červená	červená	červená	červená	červená	červená
<i>Siphonoperla taurica</i> (Pictet, 1841)		červená	červená	červená	zelená	červená	zelená
<i>Xanthoperla apicalis</i> (Newman, 1836)	RE	červená	červená	červená	červená		červená
<i>Brachyptera braueri</i> (Klapálek, 1900)		modrá		červená	červená		
<i>Taeniopteryx nebulosa</i> (Linnaeus, 1758)		červená					červená
<i>Leuctra fusca</i> (Linnaeus, 1758)					červená	modrá	zelená
<i>Leuctra geniculata</i> (Stephens, 1836)		žlutá	žlutá	žlutá			

Obr. 3. Výskyt pošvatek v dolních úsecích šesti nížinných řek ČR. Červená barva značí přítomnost druhu pouze v letech 1890–1911, modrá mezi lety 1890–1911 a 1955–1960, zelená v rozmezích let 1890–1911, 1955–1960 a 2006–2011, a žlutá pouze v letech 2006–2011. Orig. J. Bojková

Změny diverzity a výskytu druhů oproti 50. letům 20. století

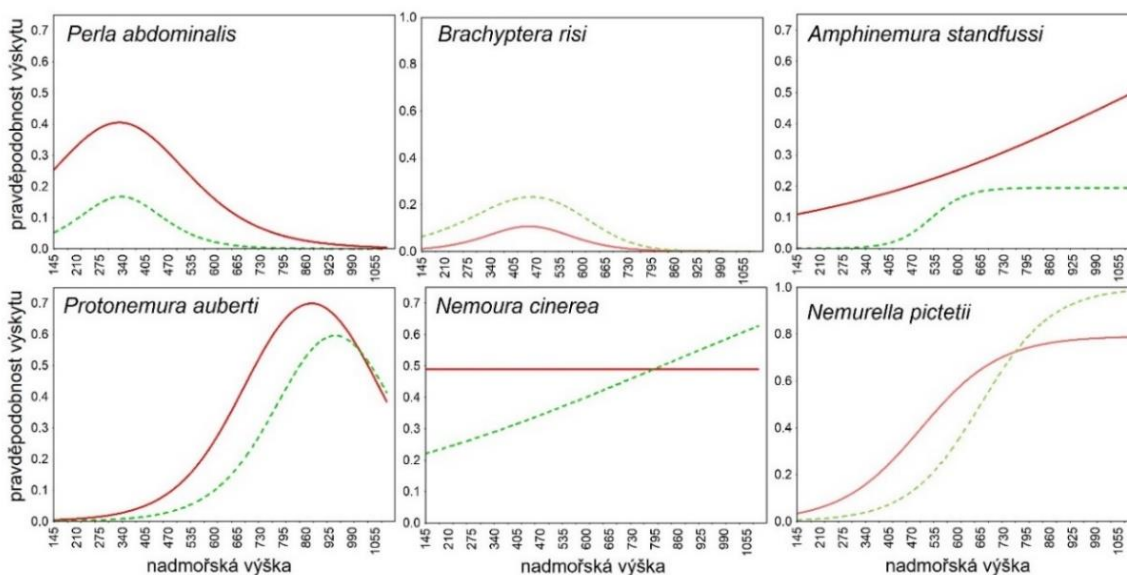
Detailní srovnání taxocenóz jepic a pošvatek během dvou období (1955–1960 a 2006–2011) přináší poněkud komplexnější pohled na změnu druhové rozmanitosti oproti konvenční představě, že vzácné a citlivé druhy vymírají a nahrazují je druhy obecné. U pošvatek jsou změny v taxocenózách způsobeny především úbytkem druhů na jednotlivých lokalitách (obr. 4), což vede k poklesu diverzity taxocenóz jak na lokální, tak regionální úrovni ([Bojková et al. 2014](#)). Až 48 % druhů zaznamenalo více než 30% pokles počtu lokalit výskytu a medián změny výskytu druhu byl zápornou hodnotou (obr. 4). Nepodobnost druhového složení minulých a současných taxocenóz rostla od horských k nížinným lokalitám (od 30 do 70 %), ale byla srovnatelná (asi 50 %) v tocích různé velikosti ([Bojková et al. 2014](#)).



Obr. 4. Frekvenční distribuce druhů pošvatek v kategoriích úbytku (-) nebo nárůstu (+) vyjádřená jako podíl lokalit, odkud druhy vymizely a kde se nově objevily v etapě 2006–2011. Orig. J. Bojková

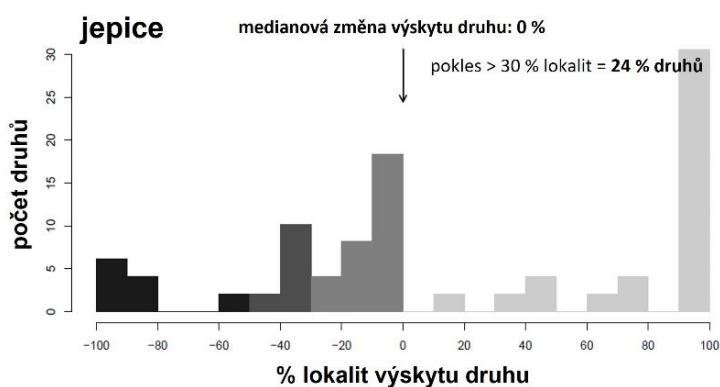
Rozklad nepodobnosti ukázal, že celková změna druhového složení byla řízena primárně změnami v druhové bohatosti, i když obměna druhů nebyla zcela zanedbatelná (asi 20 %). Největší změny jsme zjistili na lokalitách zasažených znečištěním a kombinací znečištění a morfologické degradace nebo přehrazení (Bojková et al. 2012).

Protože jsou pošvatky považovány za jednu z nejcitlivějších skupin vodního hmyzu, která je bezprostředně ohrožena především znečištěním a oteplováním (Aubert 1984; Tierno de Figueroa et al. 2010), je na místě očekávat, že pokles výskytu zaznamenaly především citlivé druhy a stanovištní specialisti. Oproti očekávání ale mizely zejména relativně běžné a velmi rozšířené druhy, a to především ze středních a nižších nadmořských výšek, kde se soustřeďují antropické vlivy (Bojková et al. 2012). Zároveň valná většina velmi citlivých a specializovaných druhů žije v horských oblastech (specialisti nízkých nadmořských výšek vymizeli již dříve), které jsou relativně méně postiženy lidskou činností. V důsledku toho se výskyt jak vzácných, tak běžných druhů omezil na zachovalé nebo alespoň minimálně ovlivněné lokality, které existují téměř výlučně ve vyšších polohách, a významně poklesl současný výskyt původně široce rozšířených druhů (Bojková et al. 2012). Proto když se dnes vydáme k řece nebo potoku za humny, stěží narazíme na rojení pošvatek, podobně jako na každé louce nevidíme poletovat kdysi běžné druhy denních motýlů. Změnilo se tak i vnímání skupiny jako takové, protože dnes pošvatky považujeme především za obyvatele horských oblastí, čemuž však ještě donedávna nebylo, protože se mnohem častěji vyskytovaly i v nižších nadmořských výškách, včetně nížinných řek (Bojková et al. 2012, 2014). To dobře ilustruje porovnání výskytu jednotlivých druhů podél gradientu nadmořské výšky (obr. 5). U většiny druhů poklesla pravděpodobnost výskytu, s několika výjimkami, jako je např. druh *Brachyptera risi*, u něhož bylo zaznamenáno šíření. Takové druhy byly pouze tři z osmdesáti. U řady druhů způsobilo vymizení z lokalit v nižších nadmořských výškách zúžení jejich výskytu či posun optima výskytu do vyšších nadmořských výšek (Bojková et al. 2012).



Obr. 5. Odpovědní křivky druhů k nadmořské výšce (Huisman-Olff-Fresco modely, HOF). Červená plná čára zobrazuje výskyt v letech 1955–1960, zelená přerušovaná v období let 2006–2011, a to na 200 lokalitách studovaných v obou obdobích na stejných lokalitách. Orig. J. Bojková

U jepic jsme očekávali méně výrazný úbytek diverzity a různou odpověď druhů, protože oproti téměř všem pošvatkám mají jepice často širší ekologickou valenci a zahrnují mnohem pestřejší škálu ekologických typů larev s různými potravními a životními strategiemi (Bauernfeind & Soldán 2012). V práci Zedkové et al. (2015) jsme hodnotili změnu mezi stejnými časovými obdobími jako tomu bylo u pošvatek, ale na menším souboru lokalit, pouze z povodí Moravy a Odry. To znamená, že výsledky nejsou zcela srovnatelné, nicméně předpokládám, že hlavní trendy zjištěné na moravských a slezských řekách jsou srovnatelné s českými řekami. Na rozdíl od pošvatek jsme nezjistili tak výrazný pokles výskytu druhů, mediánová změna výskytu druhu byla 0 a pouze 24 % druhů pokleslo ve svém výskytu o více než 30 % (obr. 6). Stejně jako u pošvatek rostla nepodobnost s klesající nadmořskou výškou, na rozdíl od nich byla větší u velkých řek oproti malým řekám a potokům (Zedková et al. 2015). Druhové složení taxocenóz jepic se změnilo především obměnou druhů a jejich diverzita zůstala v podstatě zachována (mimo velké řeky, kde některé druhy vymizely). Podobně jako u pošvatek byla největší změna v druhovém složení jepic spojena se znečištěním toků.



Obr. 6. Frekvenční distribuce druhů jepic v kategoriích úbytku (-) nebo nárůstu (+) vyjádřená jako podíl lokalit, odkud druhy vymizely a kde se nově objevily v etapě 2006–2011. Orig. J. Bojková

Taxocenózy jepic prošly mnohem komplexnějšími změnami než pošvatky, protože u jepic jsme zaznamenali více druhů, které přibýly, a ubývající druhy zdaleka nedominovaly tak jako u pošvatek (obr. 6). Zjistili jsme, že povaha změn se liší v různých typech toků. Ve velkých řekách nižších poloh byla řada senzitivních a specializovaných druhů nahrazena méně specializovanými, a také druhy tolerantními ke znečištění a sedimentaci. Ve výsledku jsou taxocenózy „zjednodušené“ a do značné míry unifikované. Jedná se o podobné změny, k jakým u pošvatek došlo dříve, už v první polovině 20. století (Bojková et al. 2012). Oproti tomu taxocenózy menších toků ztratily jen minimum specialistů, a naopak došlo k výměně středně specializovaných druhů za generalisty. To v konečném důsledku vedlo k posunu struktury taxocenóz směrem k většímu zastoupení generalistů, avšak při současném zachování téměř původního spektra specialistů. U nejmenších toků je změna taxocenóz nejvariabilnější. To souvisí s rozmanitostí samotných těchto stanovišť, ale také se skutečně různorodými antropickými vlivy, často silně lokálními. V poslední době se jako zásadní vliv začíná projevovat sezonní vysychání toků v oblastech s nízkým množstvím srážek a propustným podložím. V těchto vysychajících úsecích malých toků dochází ke kompletní restrukturalizaci taxocenóz, kdy trvale přežívají anebo se dokonce šíří jedině druhy tolerantní k vyschnutí díky schopnosti přežít období sucha (např. estivace vajíček či schopnost larev přežít semiakvatické podmínky v substrátu) (Crabot et al. 2020; Pařil et al. 2019).

Naše studie přinesly pohled na změny biodiverzity přesahující perspektivu lidského života, změny, které se nesebe snadno interpretují bez osobní zkušenosti s tehdejší kvalitou stanovišť a vlastnostmi okolní krajiny. Porovnáním konzervativní a plastické skupiny vodního hmyzu jsme získali představu o tom, do jaké míry a jakým směrem se vodní biota změnila. Tři zde podrobně představené články vyhodnotily základní změnu druhového složení v čase a snažily se najít odpověď na otázku, se kterými stresory byly asociovány největší změny v druhové bohatosti. Datový soubor bude dále podrobněji analyzován. Kromě doplnění datového souboru jepic o povodí Labe se nabízí například vyhodnocení změn funkční diverzity a složení taxocenóz na základě vlastností druhů, které by popsalo změny nezávislé na druhové příslušnosti jepic a pošvatek. Existence dokladového materiálu také možná v budoucnu otevře možnost hodnotit změny na genetické úrovni, to v případě optimalizace metod izolace a vyhodnocení degradované DNA ze vzorků fixovaných denaturovaným lihmem. Každopádně hodnota těchto historických dat, ale už i recentních dat z předminulé a minulé dekády, bude v budoucnu vzrůstat, i s ohledem na probíhající klimatickou změnu a změny využití krajiny. Mohou posloužit do jisté míry jako měřítko, k němuž se mohou vztahovat vyvíjející se společenstva. Doufám proto, že tato kapitola není poslední, která byla na základě těchto dat napsána.

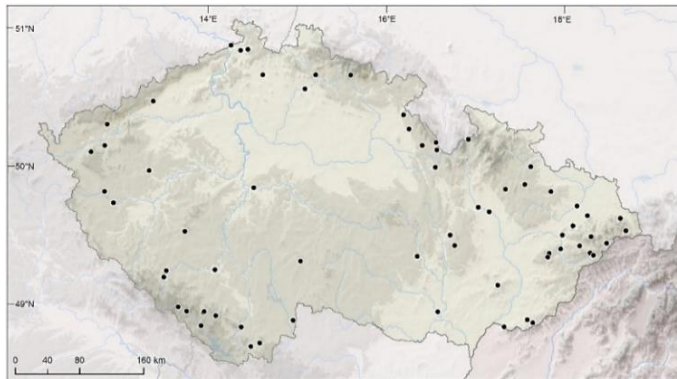
ČÁST II. SOUČASNÝ VÝVOJ SPOLEČENSTEV MAKROZOOBENTOSU SPOJENÝ S DOPADY KLIMATICKÉ ZMĚNY

Výzkum dopadů měnícího se klimatu na společenstva tekoucích vod je v současnosti v centru zájmu několika evropských vědeckých týmů, které analyzují časové řady biotických a environmentálních dat z posledních dvou až tří dekad. Tato data pokrývají, kromě akcelerující klimatické změny, také souběžné environmentální změny, kterými tekoucí vody procházejí, nelze proto všechny současné změny ve společenstvech připsat pouze na vrub měnícího se klimatu. Takových souběžných změn se udála, a stále děje, celá řada. V posledních třiceti letech došlo k výraznému zlepšení kvality vody z hlediska obsahu živin, organických látek a některých průmyslových polutantů a dopadů acidifikace. Společenstva reagují významnou restrukturalizací svého druhového i funkčního složení a významně se mění jejich diverzita (např. [Floury et al. 2013](#); [Haase et al. 2023](#); [Manfrin et al. 2023](#); [Pharaoh et al. 2023](#)). Řada trendů vývoje společenstev navázaných na zlepšování stavu tekoucích vod se v Evropě dá považovat za univerzální ([Haase et al. 2023](#)). Co stále přetrvává, nebo se dále ještě prohlubuje, jsou technické úpravy koryt, narušení přirozeného průtokového režimu a také rozsáhlé změny ve využívání krajiny v povodí. Roste také znečištění novými látkami, jako jsou různá léčiva, pesticidy a produkty osobní péče. Pro pochopení dopadů změn klimatu je proto zásadní oddělit nebo spíše upozadit vliv těchto ostatních faktorů. Řada studií však se souběžnými environmentálními změnami příliš nepočítá a hodnotí pouze změny společenstev ve vztahu k měnícím se klimatickým či hydrologickým podmínkám (např. [Haase et al. 2019](#); [Jourdan et al. 2019](#); [Manfrin et al. 2023](#); [Pilotto et al. 2022](#)), anebo se je snaží oddělit analyticky pomocí vhodných statistických metod (např. [Floury et al. 2013](#)).

Nejlepší a často jedinou možností zůstává tomuto souběhu předejít hned při plánování výzkumu a pro účely takto zaměřené studie vybrat pouze lokality, kde je spolupůsobení více faktorů minimální. Jako vhodný model pro vyhodnocení dopadů klimatických změn se nabízejí zachovalé toky, s co nejmenší možnou mírou antropického vlivu. Jejich opakovaným sledováním v čase lze změny ve společenstvech dát do souvislosti s termálními změnami prostředí. Navíc pokud máme ambice detekovat zhoršení či zlepšení podmínek, nevyhnutelně potřebujeme standard neboli referenční stav, se kterým můžeme současné společenstvo porovnat. V souladu s touto myšlenkou byla v 90. letech v rámci projektu PERLA vytvořena síť referenčních úseků toků, představující obraz optimálního, nebo alespoň nejlepšího dosažitelného stavu v daném typu toku, na nichž byl (mimo jiné) studován v letech 1996–2000 makrozoobentos ([Kokeš et al. 2006](#)). V projektu PERLA šlo o vývoj metody hodnocení stavu toků pomocí makrozoobentosu, a to porovnáním zjištěného stavu vůči očekávanému (referenčnímu), což bylo v souladu s tehdy připravovanou evropskou Směrnicí 2000/60/ES pro činnost Společenství v oblasti vodní politiky. Výběr podléhá přísným kritériím, která musí daný úsek toku splnit, aby mohl být považován za referenční ([Opatřilová et al. 2014](#)). V první řadě to jsou kritéria kvality vody, morfologického stavu koryta a dna a dále využití krajiny v povodí. Referenční úseky také nesmí mít narušený průtokový režim příčným přehrazením, přehradami ani vysycháním. Pro některé typy toků na našem území však referenční podmínky již dávno neexistují, jak je tomu u velkých řek i malých potoků v nížinách, nebo nemohou být s jistotou stanoveny. To se týká i horských toků, protože u nich často není známo, zda a jak moc mohly být v minulosti ovlivněny acidifikací, a také proto, že pro management vodních zdrojů dosud nebyly tyto toky prioritní.

Odběry makrozoobentosu na referenčních profilech byly následně opakovány ve dvou intervalech, v letech 2006–2008 v rámci referenčního monitoringu pro účely plánování v oblasti vod podle požadavků zmíněné Rámcové směrnice o vodách a v letech 2015–2016 během projektu RIVERCHANGE financovaného z fondů EHP a Norska. V druhém jmenovaném projektu jsme se věnovali, kromě terénního výzkumu klíčových biotických složek, také shromáždění abiotických

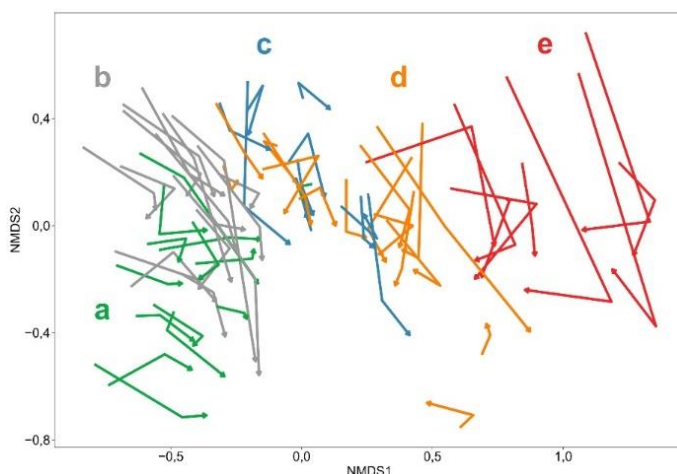
ukazatelů za účelem vyhodnocení změn biodiverzity toků v kontextu vlivů klimatických změn (Polášek et al. 2017). Získaná data pocházející z celkem 65 lokalit (obr. 7), studovaných stejnou metodikou ve třech časových obdobích, jsme využili k zodpovězení aktuálních otázek týkajících se dopadů (nejen) klimatických změn na makrozoobentos tekoucích vod (Zhai et al. 2023). Studované lokality pokrývají téměř celý gradient říčního kontinua ČR, s výjimkou výše zmíněných typů toků, pro které nejsou dostupné nebo nejsou stanoveny referenční podmínky. Lokality byly rozděleny do pěti typů toků podle jejich velikosti (řád toku podle Strahlera a vzdálenost od pramene) a nadmořské výšky: podhorské potoky, potoky středních poloh, podhorské řeky, řeky středních poloh a nížinné řeky.



Obr. 7. Pozice 65 monitorovaných lokalit na území České republiky na referenčních tocích. Lokality reprezentují různé typy toků podél říčního kontinua. Orig. V. Horsáková

Klimaticky podmíněná biotická homogenizace společenstev referenčních toků

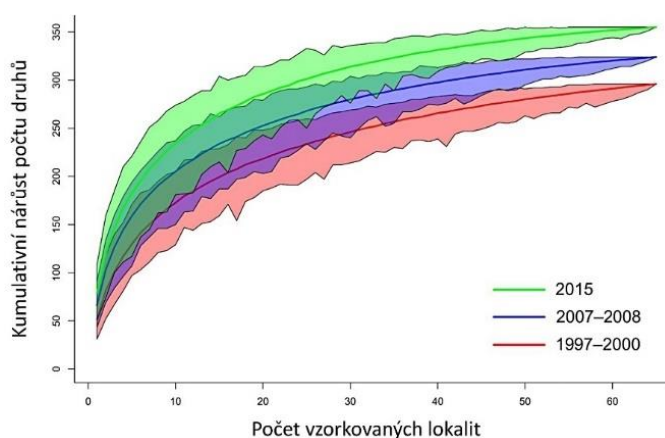
Porovnání složení společenstev mezi třemi časovými obdobími (1996–2000, 2006–2008 a 2015–2016) ukázalo, že společenstva prošla značnou změnou a postupně se začínají vzájemně podobat svým druhovým složením. V ordinačním diagramu zobrazujícím podobnost vzorků to znázorňují šipky spojující jednotlivé vzorky na lokalitě, kdy šipka směřuje od nejstaršího k nejmladšímu (obr. 8). Většina šipek směřuje do středu grafu, což naznačuje vzájemné připodobňování společenstev v čase. Statistické testování této změny mezi obdobími ukázalo, že vzájemné připodobňování není signifikantní na úrovni celého datového souboru (podrobné výsledky analýz viz Zhai et al. 2023). To není až tak překvapivé, protože rozmanitost zkoumaných lokalit sahá od podhorských potoků až k řekám nižších poloh, tedy napříč téměř celým říčním kontinuem, takže i druhové složení společenstev se velmi liší. Statisticky významné však bylo na obou okrajích gradientu – u řek nižších poloh a podhorských potoků (Zhai et al. 2023).



Obr. 8. Graf ordinační analýzy (NMDS) zobrazující vzájemnou podobnost vzorků na základě druhového složení ve třech obdobích, 1996–2000, 2006–2008 a 2015–2016. Šipka spojuje jednotlivé vzorky na lokalitě, směřuje od nejstaršího k nejmladšímu. Barevně je označena klasifikace toků podle jejich nadmořské výšky a vzdálenosti od pramene: potoky středních poloh (a), podhorské potoky (b), podhorské řeky (c), řeky středních poloh (d) a nížinné řeky (e). Orig. V. Syrovátka

Vzájemné připodobňování složení společenstev, označované jako biotická homogenizace, je velmi dobře zdokumentovaným fenoménem (Baiser et al. 2012; Petsch 2016). Nejtypičtějším případem je homogenizace způsobená šířením nepůvodních druhů, kdy dochází k záměrným introdukcím nebo k neúmyslnému zavlékání těchto druhů (Olden & Poff 2003; Rahel 2002). Úspěšné nepůvodní druhy jsou méně vyhraněné ve svých ekologických nárocích, obsazují široké spektrum lokalit s různými podmínkami a šíří se, někdy mohou predací nebo kompeticí vytlačovat původní druhy. Nepůvodní organismy tak svou hojnou přítomností a ochuzováním lokální bioty způsobují, že se společenstva jednotlivých lokalit mezi sebou liší méně než před jejich příchodem. Homogenizace může být také způsobena degradací prostředí vyvolanou člověkem, což vzhledem ke stále rostoucí míře antropických aktivit znamená, že se biotická homogenizace stává globálním fenoménem (Baiser et al. 2012). Podobně jako nepůvodní druhy se totiž mohou chovat i některé původní, pokud jsou plastičtější nebo odolnější k probíhajícím změnám. Citlivé a často geograficky omezené taxony mizí a na jejich místo přicházejí druhy odolné, jimž zhoršení lokálních podmínek nevadí, nebo dokonce vyhovuje.

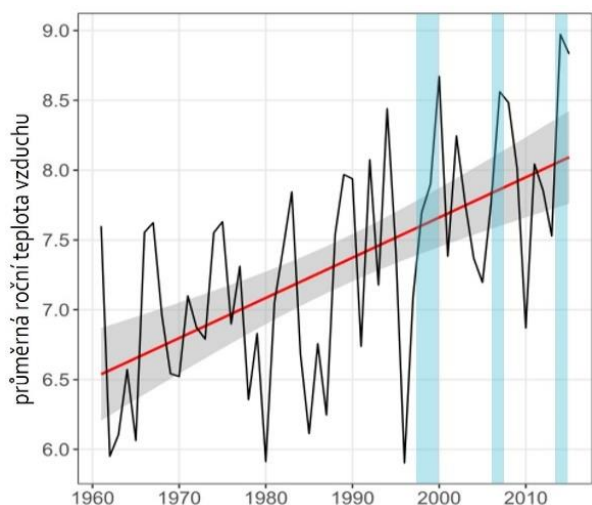
Mechanismy, které homogenizaci způsobují, nejsou vždy známe a leckdy je obtížné je zjistit, byť je poznání procesů mnohem důležitější než samotné konstatování homogenizace, která je v kulturní krajině leckde přítomná. V případě referenčních toků byl mechanismus vedoucí k homogenizaci překvapivý. Na vině totiž nebyly nepůvodní druhy nebo úbytek vzácných a citlivých druhů, ale přesně naopak. Změnou, která se v našich zachovalých tocích odehrála v posledních dvaceti letech, je nápadný nárůst lokální diverzity (obr. 9). Navíc šlo o přibývání řady úspěšných původních druhů a k homogenizaci výrazně nepřispěla ztráta citlivých a vzácných druhů. Takových ztrát jsme pozorovali zanedbatelné minimum, což je nejspíš dáno tím, že analyzovaná společenstva pocházejí z těch nejzachovalejších úseků toků, které u nás máme (a to platilo už v 90. letech). Nezaznamenali jsme u nich ani zvýšení obsahu živin – jev typický napříč všemi ekosystémy – ani jinou degradaci stanovišť.



Obr. 9. Akumulační křivky zobrazující nárůst počtu druhů/skupin druhů makrozoobentosu nalezených na referenčních lokalitách v jednotlivých etapách vzorkování. Ty udávají, jaký je očekávaný průměrný nárůst počtu druhů se zvýšením počtu vzorkovaných lokalit (středové křivky), včetně 95 % intervalů spolehlivosti (barevné plochy kolem křivek). Orig. M. Janáč

V okolí studovaných lokalit však došlo po roce 2000 k významnému oteplování (obr. 10). Ze všech testovaných faktorů prostředí vycházely v našich analýzách opakovaně jako hlavní a signifikantní právě teplotní proměnné popisující klima v okolí studovaných toků (Zhai et al. 2023). To naznačuje, že nárůst teploty může podmiňovat homogenizaci společenstev, o čemž se v poslední době stále častěji spekuluje, ale přesvědčivých dokladů zatím existuje jen naprosté minimum (Mouton et al. 2020; Pilotto et al. 2022). Na rozdíl od dlouhé řady studií varujících před plíživě probíhajícími mizením druhů a ztrátou specialistů, naše studie toto nepotvrdila, což může být dáno tím, že společenstva neovlivněných toků jsou stále resilientní vůči vlivům klimatické změny. Na druhé straně je ale možné, že momentálně balancujeme na hraně tzv. extinkčního dluhu, přechodného stavu daného zpožděnou reakcí

společenstev na změnu klimatu. Není tedy vyloučeno, že úbytek druhů nás nevyhnutelně čeká s pokračující klimatickou změnou i zde.



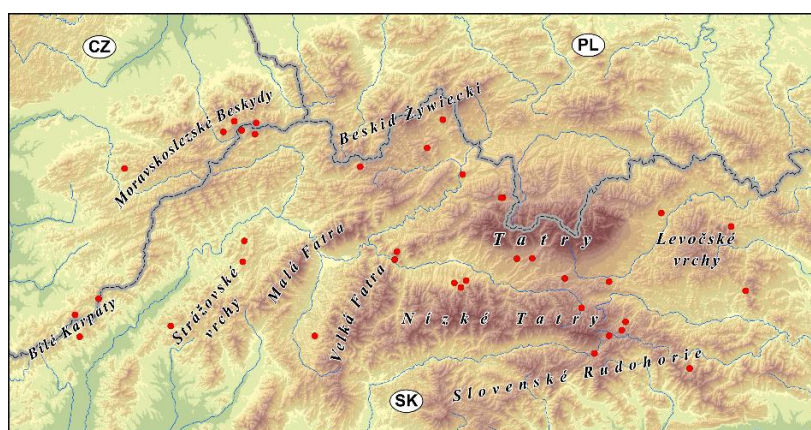
Obr. 10. Průběh průměrné roční teploty vzduchu zaznamenané na všech studovaných lokalitách v průběhu uplynulých pěti dekad. Modře tři porovnávaná období. Orig. M. Polášek

Naše studie neodpověděla na otázku, proč některé druhy nápadně přibývají vlivem zvyšující se teploty zatímco jiné ne. Jde přitom o druhy, které se nezdají ani nijak výjimečně konkurenčně zdatné a poměrně rovnoměrně pokrývají spektrum taxonomické rozmanitosti. Jisté společné rysy nicméně alespoň u některých z těchto „vítězů“ vysledovat můžeme. Najdeme mezi nimi např. druhy vázané na jemnější substráty, jako jsou někteří máloštětinatci, mlži rodu hrachovka *Pisidium* či hrabavá jepice *Ephemera danica*, anebo druhy oblíbené místa s pomalejším prouděním, např. někteří chrostíci a potápník *Platambus maculatus*. Většina druhů ale na první pohled nevykazuje žádné zvláštní vlastnosti, které by je mohly předurčovat k úspěšnému šíření. Mezi „vítězi“ jsme zjistili pouze tři nepůvodní druhy, mezi nimi např. pošvatku rohatou *Leuctra geniculata*. Kauzalitou nárůstu četnosti mnohých druhů vlivem rostoucí teploty se chceme zabývat v dalším výzkumu. V současné literatuře se hojně skloňuje tzv. „termofilizace“ společenstev, což je růst zastoupení teplomilných druhů se současným poklesem studenomilných druhů (např. [Haase et al. 2019](#); [Manfrin et al. 2023](#)). V našich datech z referenčních toků odráží zastoupení chladnomilných a teplomilných druhů (11 % a 44 %) mezi „vítězi“ jejich celkové zastoupení ve společenstvu spíše než expanzi teplomilných, což nenaznačuje, že by termofilizace byla řídicím mechanismem homogenizace. Skutečné teplotní preference a tolerance vodních bezobratlých jsou velmi málo prozkoumané a často se odvozují nepřímou z jejich výskytu (viz [Haase et al. 2019](#)), což může být do určité míry zavádějící. Je proto potřeba směřovat další výzkum na termální preference jednotlivých druhů, a následně je porovnat mezi druhy, které se šíří a nešíří. Hypotézou je, že druhy, které boj s klimatickými změnami vyhrávají, jsou vůči teplotním podmínkám méně vyhraněné než ty, jejichž početnost se nemění, nebo dokonce klesá. Předpokladem je, že „vítězové“ tolerují vyšší hodnoty teploty, nebo její výkyvy, což jim dává značné výhody v situaci, kdy teplota v našich vodách trvale roste.

Další důležitou otázkou vyplývající z naší studie také je, jak „vítězové“ přibývají. Je možné, že se jejich ekologická nika postupně buď rozšiřuje, nebo jen posouvá, anebo se dokonce vůbec nemění a tyto druhy pouze zaplňují dříve neobsazené lokality. Celkově jsme zjistili pouze sedm druhů, které vítězí ve všech typech toků, většina druhů přibývá v jednom či dvou typech, což nenaznačuje změny v realizovaných nikách „vítězů“. Další analýzy zaměřené na širší spektrum druhů přinesou podrobnější obraz o současném šíření druhů a procesech, které jej ovlivňují.

Prameništní slatiniště jako refugia chladnomilných druhů ohrožených klimatickou změnou

Teplota je jedním ze základních ekologických faktorů, který ovlivňuje život a vývoj organismů na všech úrovních. Zvyšující se teplota může omezit výskyt chladnomilných druhů s úzkou teplotní valencí (stenotermní druhy) a naopak podpořit druhy s širší valencí (eurytermní), a tím způsobit obměnu druhů mezi lokalitami. Pro mnoho chladnomilných druhů vodních bezobratlých, především obyvatel pramenů a horních úseků toků, je predikována významná ztráta klimaticky příznivých oblastí a posuny areálů výskytu druhů podél nadmořské výšky a zeměpisné šířky (např. Domisch et al. 2013; Markovic et al. 2014; Nukazawa et al. 2018). Prameništní slatiniště Západních Karpat (obr. 11), jejichž výzkumu se naše pracovní skupina věnuje již skoro dvě dekády, jsou považována za refugia mnoha takových druhů, a navíc mají další vlastnosti umocňující jejich zranitelnost vůči klimatické změně. Je to především jejich ostrovní charakter způsobený izolovaností v krajině, který znesnadňuje stanovištním specialistům s omezenými disperzními schopnostmi osídlení jiných příznivých stanovišť v případě zhoršujících se klimatických podmínek (Horsák et al. 2015, 2018; Rádková et al. 2014), a nízká produktivita daná limitací živinami, která způsobuje, že jsou útočištěm konkurenčně slabých druhů (Hájek et al. 2006). Ty mizí, když se v důsledku oteplování zvyšuje rozklad půdní organické hmoty a urychluje cyklus živin (Cornelissen et al. 2007). Z tohoto důvodu jsme se začali zabývat vlivem teploty vody a mesoklimatických podmínek na různé skupiny organismů prameništních slatinišť, a především vlivu termální stability na vodní biotu (Horsák et al. 2018; Polášková et al. 2022; Schenková et al. 2020; Výravský et al. 2023). Protože nejsou k dispozici žádná starší biotická data ani dlouhodobá měření teploty, o potenciálním vlivu klimatické změny na speciality a chladnomilné druhy můžeme usuzovat hlavně srovnáním termálně stabilních a rozkolísaných lokalit (obr. 12) a analýzou odpovědí různých skupin organismů obývajících tato stanoviště k teplotním proměnným. Rozsáhlá biotická a environmentální data, která jsme shromáždili v předchozích studiích, jsme pro tento účel doplnili dvouletým kontinuálním měřením teploty vody pomocí teplotních čidel na vybraných 43 lokalitách (obr. 11) a mesoklimatickými proměnnými charakterizujícími dané lokality.



Obr. 11. Lokalizace čtyřiceti tří prameništních slatinišť v Západních Karpatech, kde byla měřena teplota vody. Orig. J. Petruželová

Prameny jsou obecně považovány za termálně stabilní systémy, protože podzemní voda vystupující na povrch výrazně tlumí kolísání teploty, což však platí pouze pro systémy na velkých a hlubokých zvodních, které mají kapacitu udržovat teplotu vody stabilní (Kurylyk et al. 2014). Prameny na mělkých zvodních bývají ovlivněny okolní vegetací a topografií a jsou často závislé na lokálních klimatických podmínkách. Takové pramenné systémy vykazují rychlou odpověď na klimatické změny, což prokázala rozsáhlá studie oteplování pramenů v severní Evropě (Jyväsjärvi et al. 2015). Naše měření ukázala, že teplota vody a teplota vzduchu popisující lokální mesoklima na západokarpatských

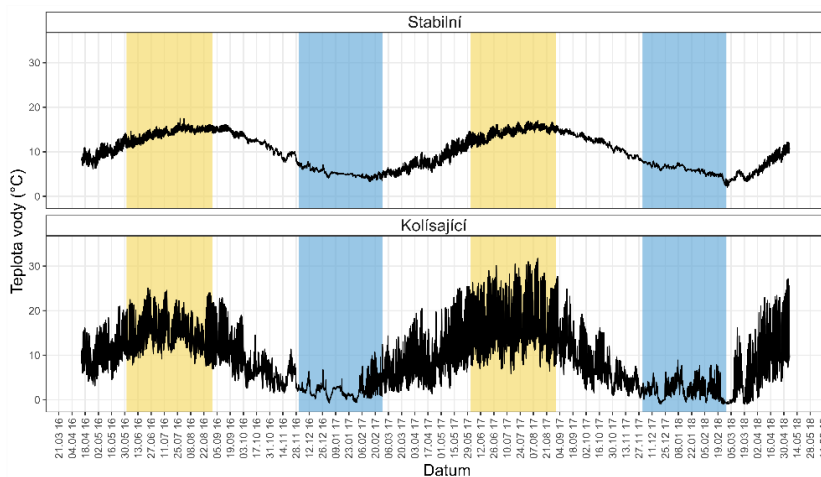
prameništích slatiništích nejsou úzce spjaty, což potvrzuje vliv vstupu podzemní vody, která udržuje prostředí chladnější v letním období a teplejší v zimním období (Horsák et al. 2018). Některé lokality ale byly v letním období prohřívány (obr. 12), což je zřejmě spojeno s různou hloubkou podzemní cirkulace, která ovlivňuje termální režim pramenů. Zimní teplota vody byla mnohem méně predikovatelná klimatickými proměnnými než letní teplota, přičemž vysoké zimní teploty byly zjištěny v oblastech s teplým i chladným klimatem, naopak řada lokalit v zimě zamrzala (Horsák et al. 2018). Poměrně velká variabilita v tlumící kapacitě podzemní vody naznačuje, že oteplování klimatu může mít různý dopad na jednotlivé lokality i v oblastech se stejným klimatem. Tyto dopady pak budou velmi pravděpodobně závislé na lokálních podmínkách prostředí, jako je topografie a oslunění, naopak vliv velikosti lokality jsme neprokázali (Horsák et al. 2018; Polášková et al. 2022). Významným faktorem ovlivňujícím denní kolísání teploty vody v létě jsou zástin stromy a keří a výška bylinné vegetace na lokalitě (Výravský et al. 2023). Sezónní kolísání teploty vody také může souviset s průtokem – lokality s vyššími minimálními zimními teplotami (do 6.2 °C) a tím menší mezisezónní variabilitou měly obvykle vyšší průtok (Polášková et al. 2022). Všechny tyto poznatky ukazují, že odvozování dopadů oteplování na systémy napájené podzemní vodou z klimatických proměnných je velmi nepřesné, protože nepostihuje velkou regionální variabilitu danou hydrogeologií i vlastnostmi lokality.

Odpovědi bioty na teplotní proměnné

Vliv klimatických proměnných a termálního režimu pramene na biotu jsme analyzovali zvláště pro různé komponenty bioty prameništích slatiništ – striktně vodní, mokřadní a suchozemské, a také stanovištní specialisty a generalisty. Pro všechny analyzované složky bioty (tj. vodní bezobratlé, mokřadní rostliny a suchozemské měkkýše) platilo, že variabilita v druhových datech vysvětlená teplotními proměnnými byla vyšší pro specialisty slatiništ než pro ostatní druhy (generalisty), které se běžně vyskytují v okolní krajině (Horsák et al. 2018). To naznačuje, že právě specialisti jsou potenciálně nejvíce ohroženi oteplováním. Vysvětlená variabilita druhových dat proměnnými popisujícími termální režim vody oproti mesoklimatickým proměnným klesala od vodních k terestrickým skupinám, tj. od vodních bezobratlých k měkkýšům. Přitom nejdůležitější klimatickou proměnnou vysvětlující variabilitu v druhových datech byla průměrná lednová teplota vzduchu. Někteří specialisti vápnitých slatiništ totiž vykazovali silnou afinitu k chladným lokalitám, mezi nimi například měkkýši, kteří jsou glaciálními relikty. Slabší odpověď generalistů je nejspíš spojena s tím, že se vyskytují po celém zkoumaném gradientu teploty, ale mohou být omezeni nízkými zimními teplotami (Horsák et al. 2018).

Podrobněji jsme se věnovali vlivu termálního režimu (viz obr. 12) na vodní bezobratlé, tj. na skupiny, které nejsilněji odpovídaly na termální režim vody. Zjistili jsme, že termální stabilita lokalit, vyjádřená pomocí různých proměnných popisujících sezónní či denní maxima, minima a rozkolísanost teplot vody na lokalitách, má významný vliv na společenstva, byť jednotlivé skupiny odpovídají na tyto proměnné různě (Polášková et al. 2022; Schenková et al. 2020; Výravský et al. 2023). Důležitým poznatkem je, že termální stabilita je dalším významným ekologickým gradientem utvářejícím společenstva prameništích slatiništ, který je navíc do značné míry nezávislý na hlavním ekologickém gradientu těchto biotopů, gradientu minerální bohatosti (Polášková et al. 2022; Výravský et al. 2023). Lasturnatky a plazivky, důležitá součást meiofauny prameništ, jsou ovlivněny letní a zimní průměrnou teplotou, jsou tedy zřejmě během sezóny limitovány svou horní i spodní mezí tolerance, byť jejich vliv je různý. Druhové složení je silně ovlivněno letními teplotami, zatímco celková abundance je řízena zimními teplotami, přičemž jejich efekt je, zdá se, nezávislý (Výravský et al. 2023). Podobně druhové složení makrozoobentosu je ovlivněno především průměrnou letní teplotou, signifikantní vliv ale měla

také průměrná denní rozkolísanost teplot (Horsák et al. 2018), která na meiofaunu vliv neměla. Z těchto výsledků je zřejmé, že různé vodní skupiny vnímají jiná omezení termálním režimem, společný ale je limitující vliv prohřívání v letním období, které může být i velmi citelné (obr. 12). Mnoho druhů vázaných svým výskytem na prameny bývá považováno za chladnomilné či stenotermní. Naše výsledky však ukazují, že ne vždy je tomu tak. Řada druhů je krenofilní pravděpodobně z jiných důvodů než kvůli vazbě na nízkou či stabilní teplotu prostředí, např. z důvodu specifické mikrohabitatové preference, a jejich termální tolerance může být ve skutečnosti širší. Příkladem jsou lasturnatky *Scottia pseudobrowniana* a *Candona gr. neglecta*, které jsou považovány za druhy adaptované k nízkým teplotám, ale k teplotě na prameništích nevykazovaly žádný vztah (Výravský et al. 2023). Podobně se chovali typičtí krenofilní chrostíci čeledi Beraeidae, kteří preferovali lokality s rozkolísanou teplotou (Polášková et al. 2022). Rozkolísané podmínky preferovala řada specialistů obývajících madikolní mikrohabitaty, tj. smáčené povrchy organického či anorganického substrátu, které jsou typické pro prameništní slatiniště a bývají často prohřívány. Mezi druhy preferujícími naopak stabilní podmínky byla také řada generalistů, běžných druhů tekoucích vod, ale pouze specialisti byli mezi druhy s pozitivní závislostí k minimální (zimní) teplotě, tj. druhy, které se vyhýbají vymrzajícím lokalitám a těm s malou tlumící kapacitou podzemní vody. Stanovištní specialisti vykazovali relativně častěji významný vztah k teplotním proměnným než generalisti (Polášková et al. 2022).



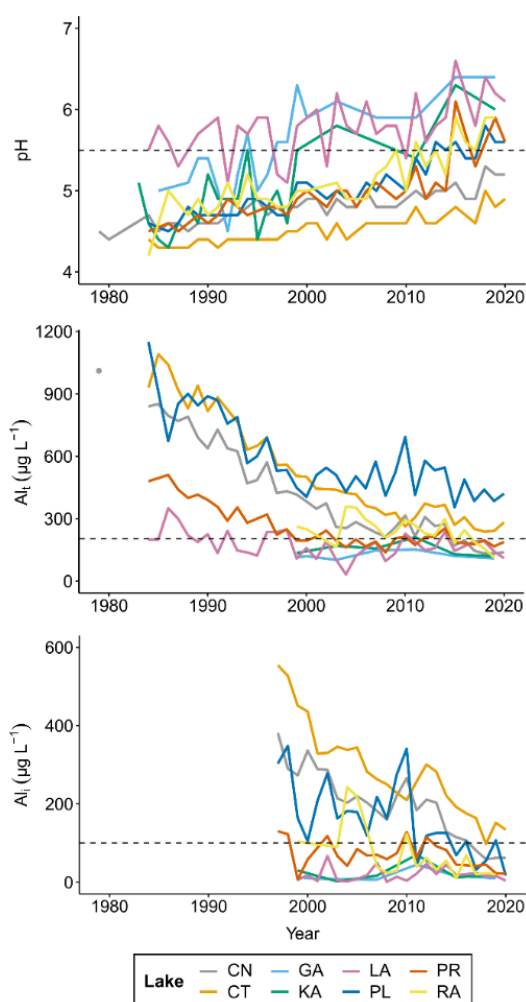
Obr. 12. Příklad průběhu teploty vody naměřené na termálně stabilní a na rozkolísané lokalitě. Barevně jsou vyznačena období letních a zimních teplot. Orig. D. Výravský

Naše studie ukázaly důležitost přesného měření režimu teploty přímo na lokalitách, a to i v případě systémů závislých na podzemní vodě, které jsou považovány za termálně stabilní, a také potřebu výzkumu skutečných teplotních nik vodních organismů, o kterých je toho zatím známo jen velmi málo.

ČÁST III. BIOTICKÉ ZOTAVOVÁNÍ ŠUMAVSKÝCH JEZER Z ACIDIFIKACE

Šumavská jezera jsou naše jediná současná jezera vzniklá činností lokálních ledovců, leží v nadmořské výšce mezi 917 a 1087 m n. m. Všechna česká jezera jsou v pásmu horských smrčín a jejich povodí pokrývají smrkové lesy, ať již přirozené (v karech jezer), nebo člověkem ovlivněné (v přístupnějších částech povodí). Jezera na bavorské straně Šumavy mají ve svých povodích větší podíl smíšených lesů. Vzhledem k jedinečnosti těchto stanovišť byla v minulosti opakovaně, byť ne zcela systematicky, sledována jejich vodní biota (Vrba et al. 2000). Do popředí zájmu hydrobiologů se ale dostala hlavně v souvislosti s destruktivními vlivy kyselých dešťů, které silně ovlivnily šumavské půdy a vody.

Složení vod na Šumavě je dlouhodobě negativně ovlivňováno silnou depozicí síranových, dusičnanových a amonných iontů, které pocházejí hlavně z výroby energie a ze zemědělství. Jejich atmosférická depozice postupně sílila už od poloviny 19. století, kvůli intenzifikaci průmyslu začala gradovat po druhé světové válce a maxima dosáhla v 80. letech 20. století (Kopáček & Veselý 2005; Kopáček et al. 2012). Na Šumavě, tradičně považované za velmi zachovalé přírodní území, depozice



síry (okolo 50 kg/ha/rok) a dusíku (30 kg/ha/rok) dosahovala počátkem 90. let 20. stol. téměř stejných hodnot jako v zasažených oblastech Krušných a Jizerských hor, které byly mnohem blíže průmyslovým zdrojům emisí. V průběhu 90. let depozice sloučenin síry a dusíku prudce poklesly a jejich mírné snižování pokračuje dodnes. To bylo způsobeno souběhem socioekonomických příčin (změna struktury průmyslu, prudký propad spotřeby energie i živočišné výroby) a cíleného omezování emisí (odsiřování elektráren, omezení emisí oxidů dusíku zavedením lepších technologií). Současná úroveň atmosférické depozice síry (<2 kg/ha/rok) a anorganického dusíku (<8 kg/ha/rok) je v povodí šumavských jezer nižší než na počátku 20. století (Kopáček et al. 2016).

Obr. 13. Dlouhodobé trendy pH a koncentrací celkového a iontového hliníku v šumavských jezerech. Vodorovné přerušované čáry značí důležité prahové hodnoty pro zotavování makrozoobentosu: pH = 5,5; Al_I = 100 µg.l⁻¹ a Al_r = 200 µg.l⁻¹. Zkratky jezer: CN – Černé j., CT – Čertovo j., GA – Velké Javorské j., KA – Malé Javorské j., LA – Laka, PL – Plešné j., PR – Prášílské j. a RA – Roklanské j. Orig. J. Petruželová

Ještě před sto lety byla všechna šumavská jezera tmavými, huminovými vodními tělesy s neutrálním pH (Vrba et al. 2000). Dostupné údaje o pH jezer z poloviny minulého století ještě zachytily jezera s více či méně neutrálním pH, které následně velmi prudce pokleslo až na hodnotu 5 a nižší (obr. 13), byl vyčerpán uhlíčitánový pufrací systém vody a kyselinová neutralizační kapacita poklesla do negativních hodnot (Vrba et al. 2000, 2003). Všechna jezera, s výjimkou Laky, byla chronicky okyselená, navíc ve většině jezer vzrostly koncentrace celkového reaktivního hliníku na hodnoty vyšší než

1 mg.l⁻¹, přičemž většina byla ve své toxické iontové formě (s výjimkou Prášílského jezera). Poklesla také koncentrace rozpuštěného organického uhlíku a došlo k imobilizaci fosforu reaktivním hliníkem, což vedlo k „oligotrofizaci“ jezer a celkové proměně fungování jezerního ekosystému (Vrba et al. 2003, 2016). Nejvíce okyselená byla jezera se strmými kary s mělkými půdami (Černé, Čertovo, Plešné a Roklanské). Naopak jezera s pozvolněšími povodími a mocnějšími půdami, schopnými kyselý déšť lépe neutralizovat, byla okyselená méně (Laka, Prášílské jezero a Javorská jezera) (Vrba et al. 2016).

Prudký pokles atmosférické depozice v 90. letech otevřel cestu k rychlému zotavování jezerních ekosystémů z kyselého stresu. Výsledkem zlepšení kvality atmosféry byl pokles koncentrací síranů a dusičnanů v jezerech a snižování jejich kyselosti – pH vody a kyselinová neutralizační kapacita začaly po desetiletích poklesu opět stoupat; postupem času výrazně poklesla koncentrace hliníku (obr. 13). Podobné změny chemismu se projevíly ve všech jezerech, lišily se ale svou intenzitou, závislou na míře předchozího okyselení (Vrba et al. 2016). Významný vliv na chemismus jezer a současný vývoj jejich zotavování z okyselení má odumírání smrků v povodích jezer v posledních dvou desetiletích, které významně zesílilo kvůli oteplení a působení lýkožrouta smrkového. Už v r. 1999 došlo k odumření smrků v povodí Roklanského jezera a v letech 2004 až 2008 odumřelo 90 % dospělých smrků v povodí Plešného jezera. Ve stejném období, tj. v letech 2006 a 2007, poškodil kůrovcový žír v kombinaci s polomy většinu smrkových porostů i v povodí Laky a Prášílského jezera a v současné době graduje v povodí Černého a Čertova jezera. Zásadní pro další vývoj chemismu půd a vod bylo ponechání mrtvé rostlinné biomasy na místě. Odumření stromů na velkých plochách povodí způsobilo zvýšený vstup dusičnanů, vodíkových iontů a hliníku do jezer, což na krátký čas pozastavilo příznivý vývoj zotavování chemismu jezer (Kopáček et al. 2019). Postupně se ale začalo z půd vyplavovat více rozpuštěného organického uhlíku (DOC) a fosforu (Kopáček et al. 2019; Vrba et al. 2014). Mikrobiální a fotochemická transformace DOC, zvýšený příjem dusičnanů primárními producenty (umožněný vyšší dostupností fosforu, který limituje růst řas v jezerech) a zvýšená denitrifikace (spojená s rychlejším vyčerpáním rozpuštěného kyslíku a vznikem rozsáhlejších anoxických podmínek u dna) však chemické zotavování znovu zrychlily (Kopáček et al. 2019). Z příkladu Plešného jezera je pak známo, že současné vstupy dusičnanů a hliníku postupně klesají, zatímco přítok DOC se udržuje stále vysoký (Kopáček et al. 2019).

Společenstva litorálních bezobratlých v šumavských jezerech

Systematický výzkum litorálních bezobratlých (makrozoobentosu) jsme začali shromážděním všech dostupných faunistických údajů o výskytu druhů v jezerech a jejich přítocích a odtocích, včetně zpracování dostupného nedeterminovaného materiálu nasbíraného z jezer různými autory a revize starších údajů. Výsledky jsme shrnuli v monotématickém čísle časopisu *Silva Gabreta*, v němž jsme vyhodnotili výskyt druhů, složení společenstev a jejich podobnost s jinými jezerními systémy v Evropě (Soldán et al. 2012). Výsledky ukázaly, že na rozdíl od zooplanktonu, o němž existují obtojně údaje již z konce 19. století (Vrba et al. 2003), informací o makrozoobentosu je z období před acidifikací jezer jen pomálu. V podstatě jediná použitelná data se týkají jepic, pošvatek a chrostíků, které v oblasti některých jezer zkoumal F. Klapálek na počátku 20. století a pak v 50. letech V. Landa a kolektiv (Soldán et al. 2012). Systematicky sbíraná data těchto tří skupin, plus vodních ploštic skupiny *Nepomorpha*, pocházejí z 90. let, z období vrcholící acidifikace. Některé důležité skupiny stojatých vod, jako vodní brouci, pakomárovití a vážky, byli podrobněji studováni v podstatě až v současnosti. Až v uplynulých dvou dekadách je makrozoobentos studován ve všech jezerech, standardizovanou metodikou, ve čtyřletých periodách. Tato data slouží k vyhodnocení vývoje společenstev od doby zvratu ve vývoji

chemické kvality vody a nastartování významného chemického zotavování jezer do současnosti (Nedbalová et al. 2006; Petruželová et al. 2023; Vrba et al. 2003, 2016), a doufejme i do budoucnosti.

Existující historická data naznačují, že původní společenstva jezer nebyla z významné části tvořena acidosenzitivními druhy, ale spíše v něm dominovaly horské, chladnomilné druhy, které jsou vzhledem ke svému častému výskytu v oligotrofních či dystrofních podmínkách méně citlivé k okyselení či krátkodobým výkyvům kyselosti vody (Soldán et al. 2012). Nebyli rovněž zaznamenáni potravní specialisti, především herbivoři anebo specializovaní predátoři, kteří jsou často využíváni v bioindikaci vlivů okyselení (Schartau et al. 2008). Nárůst počtu acidosenzitivních druhů a hodnot indexů, které popisují jejich zastoupení ve společenstvu, na které bývá v odborné literatuře kladen zásadní důraz při hledání dokladů zotavování společenstev (např. Keller et al. 2019; Murphy et al. 2014; Schartau et al. 2008; Stendera & Johnson 2008), by proto neměly být v případě šumavských jezer rozhodujícím kritériem. Je potřeba brát v potaz také regionální specifika společenstev šumavských jezer i lokální zásobník lentických druhů. Porovnáním s jinými horskými systémy jezer jsme zjistili, že společenstva šumavských jezer jsou do značné míry unikátní a podobná společenstva (z pohledu diverzity i druhového složení) jsme nenalezli v jiných zkoumaných jezerních oblastech v Evropě (Soldán et al. 2012). Je to dáno hlavně tím, že řada horských jezerních systémů je tvořena izolovanými jezery v horách nad hranicí lesa anebo jsou v jiných klimatických podmínkách či biogeografických oblastech (např. boreální jezera). Vzhledem k tomu, že ve střeoevropských podmínkách není analogie šumavským jezerům a na Šumavě a v blízkém okolí nejsou žádná neokyselená jezera, nemáme žádné referenční systémy, se kterými bychom mohli zotavující se společenstva porovnávat. Referenční jezera, která slouží jako cílový stav a měřítko k porovnávání, jsou využívána pro vyhodnocení zotavování ekosystémů z okyselení v jiných oblastech (např. jezera ve Skandinávii, Spojeném království či v oblasti Sudbury v Kanadě; Fölster et al. 2007; Keller et al. 2019; McFarland et al. 2010). Z historických údajů a také analogií, společenstev bezobratlých horských společenstev stojatých vod, které nebyly v minulosti chronicky okyseleny, je nicméně možné dovozovat, jaké aspekty by měla mít zotavená společenstva, a jak bohaté a diverzifikované jsou přirozeně kyselé stojaté vody (Petruželová et al. 2022, 2023).

K tomuto účelu jsme porovnávali současná společenstva šumavských jezer a jizerskohorských nádrží, které byly silně zasaženy acidifikací (stav obou k roku 2015), s mírně okyselenými nádržemi na Šumavě (šumavské klauzy) a v Jizerských a Krušných horách (malé horské nádrže či rybníky, často s velkým obsahem huminových látek) (Petruželová et al. 2022). Hlavní gradient v druhovém složení společenstev těchto systémů byl podle očekávání asociován s pH a vodivostí vody, nicméně podél něj byla zjištěna velká variabilita druhového složení daná lokálními podmínkami určujícími kvalitu prostředí pro bezobratlé, především kolísáním vodní hladiny a strukturou litorálu.

(i) Kolísání vodní hladiny, které je typické pro větší nádrže, ve kterých je manipulováno zásobní množství vody pro vodohospodářské účely, způsobuje dočasné obnažení a vyschnutí velké plochy litorální zóny nádrží, kde se proto nevytváří porosty emerzní vegetace anebo se ocitá na nějakou dobu nad vodou. Tyto podmínky jsou pro bezobratlé natolik limitující, že společenstva jim dlouhodobě vystavená jsou silně ochuzená oproti lokalitám s podobným pH, ale bez kolísání vody. Toto je faktor, který omezuje biologické zotavování jizerskohorských nádrží z acidifikace.

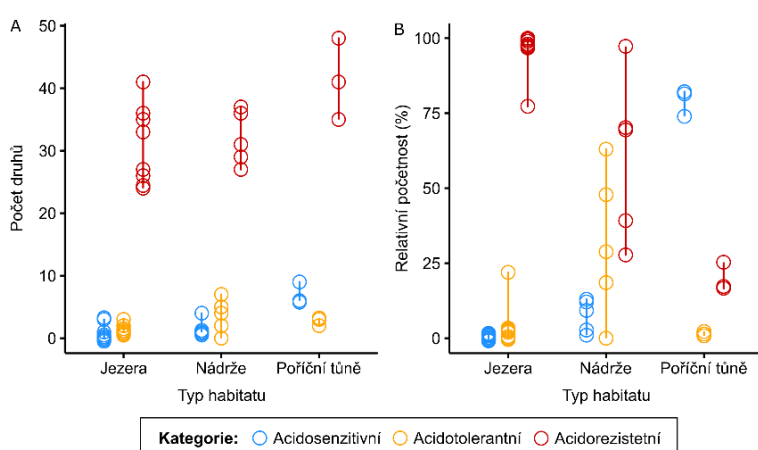
(ii) Struktura litorálu sehrává velkou roli ve společenstvech kyselých stojatých vod, která jsou celkově velmi variabilní, byť se to u lokalit s pH 5,5 a méně tolik neočekává, a literatura akcentuje spíše ochuzování společenstev (Hildrew 2018). Různorodost společenstev se odvíjí hlavně od vývoje litorální vegetace, na němž pozitivně závisí druhová bohatost. S vegetací v našem datovém souboru souvisely koncentrace hliníku, protože jezera s vyššími koncentracemi hliníku měla zároveň méně litorálního porostu.

(iii) Přestože vliv vegetace a hliníku na společenstva byl souběžný a nedal se zcela oddělit, zaznamenali jsme i signifikantní čistý vliv hliníku po odstranění sdíleného vlivu chemických a vegetačních proměnných (viz podrobně výsledky statistických analýz v [Petruželová et al. 2022](#)). Předpokládáme proto, že různé koncentrace iontového hliníku při pH nižším než 5,5 (tj. hodnota, kdy je většina hliníku přítomna ve své toxické iontové formě) v jezerech s různými vlastnostmi podloží a půd v povodí, mohou být důležitým faktorem rozrůzňujícím společenstva bezobratlých v okyselených vodách.

(iv) Podobné je to s vlivem ryb, který nebyl plně oddělitelný od gradientu pH, což je dáno jednoduše tím, že ryby jsou nízkým pH eliminovány. U tohoto faktoru jsme, na rozdíl od hliníku, nezjistili signifikantní čistý vliv na složení společenstev. Zřetelný vliv predace ryb na bezobratlé byl patrný pouze na poklesu početnosti volně plavajících druhů bezobratlých využívajících ve větší míře volnou vodu, které jsou velmi citlivé k predaci.

Tato studie nám přinesla vhled do mechanismů strukturování společenstev okyselených horských vodních těles v ČR a slouží nám jako podklad k dalším studiím o zotavování šumavských jezer, protože nám umožňuje nahlédnout na jejich společenstva ze širší perspektivy. Ukázalo se, že při analýzách vlivu acidifikace je potřeba brát v potaz lokální podmínky, a to zejména, pokud jde o druhovou bohatost společenstev. Vlivy lokálních podmínek, především struktury habitatu, ale i návrat ryb, mohou generovat velkou variabilitu i ve společenstvech silně okyselených stanovišť a mohou se do značné míry překrývat.

Získaná data o horských společenstvech stojatých vod na Šumavě jsme také využili ke zodpovězení otázek, zda můžeme důvodně očekávat kolonizaci jezer acidosenzitivními druhy vzhledem k jejich regionální druhové zásobě, a které elementy fauny v acidifikovaných jezerech zřejmě chybí, ač by se mohly/měly v jezerech objevit, protože v okolí se vyskytují (viz podrobnosti v další kapitole). O výskytu acidosenzitivních druhů před okyselením mnoho dokladů nemáme. Spíše než jezerní druhy jsou uváděny lotické druhy přítoků a odtoků jezer, jako pošvatky čeledi Perlidae či jepice čeledi Baetidae ([Soldán et al. 2012](#)). Současná společenstva ochuzená kyselým stresem jsou silně dominována resistantními druhy ([Petruželová et al. 2023](#)). V kontextu jiných šumavských stojatých vod, které nebyly v minulosti chronicky okyseleny, je toto složení homogenní a relativně extrémní (obr. 14).



Obr. 14. Počet druhů (A) a zastoupení ve společenstvu (B) acidosenzitivních, acidotolerantních a acidorezistentních druhů (definice viz Petruželová et al. 2023) v šumavských jezerech, nádržích a poříčních tůňkách. Orig. J. Petruželová

Nádrže, které mají stejné rozmezí pH jako jezera, vykazují variabilnější zastoupení jednotlivých kategorií citlivosti k nízkému pH vody, byť počet druhů střední a nízké citlivosti není příliš velký. V poříčních tůňkách, kromě jezírek na rašelinistiších a ledovcových jezer jediných přirozeně vznikajících větších stojatých vod na Šumavě, je složení společenstva výrazně jiné, citlivé druhy dominují

svým relativním zastoupením, byť to opět není velkým počtem druhů (obr. 14). Stejně jako u nádrží, i poříční tůň zahrnuté do analýzy měly rozmezí pH srovnatelné s jezery. Z těchto výsledků lze dovozovat, že i když se nedá očekávat, že by se zotavující se společenstva jezer výrazně posunula ve prospěch acidosenzitivních druhů, mělo by se složení společenstva přinejmenším více rozrůznit a zastoupení rezistentních druhů by mělo klesnout ve prospěch především tolerantních, ale i senzitivních druhů.

Zotavování společenstev litorálních bezobratlých z acidifikace

Významné zlepšení chemismu vody ve většině oblastí Evropy zasažených acidifikací vyvolalo velká očekávání stran biologického zotavování ekosystémů. To však probíhá velmi pozvolna, a dvacet i více let po začátku chemického zotavování jsou mnohde patrné pouze částečné změny ve společenstvech, které neodpovídají míře zotavení kvality vody (Hildrew 2018). Velké množství studií publikovaných v první dekádě nového tisíciletí dokumentovalo první známky zotavování společenstev, které zahrnovaly především návrat některých původních druhů, nárůst druhové bohatosti a zvýšení zastoupení acidosenzitivních druhů (např. Stendera & Johnson 2008; Monteith et al. 2005; Tipping et al. 2002; Vrba et al. 2003; Wesolek et al. 2010). Na tyto slibné změny však nenavázala očekávaná celková restrukturalizace společenstev a pozdější studie popisovaly již zmíněné částečné či mírné změny ve společenstvech, a začaly analyzovat příčiny, proč biologické zotavování tolik zaostává za tím chemickým (např. Gray et al. 2016; Hildrew 2018; Murphy et al. 2014; Vrba et al. 2016). Za jednu z hlavních příčin nedostatečné odpovědi biologických systémů jsou přetrvávající omezení týkající se chemismu vody, především stále vysoká koncentrace toxických kovů a epizodické poklesy pH po tání sněhu nebo velkých srážkách, které znovu vracejí už pokročilé zotavování na počátek (Hildrew 2018; Keller et al. 2019; Vrba et al. 2016). Dalším častým omezením je nedostatečná potravní nabídka pro případné kolonizátory jezer, včetně nízkých abundancí kořisti pro predátory, nedostatečné kvality potravy (např. vysoké C:P) či nedostatku živin pro primární produkci omezující herbivory (Gray et al. 2016; Hildrew 2018; Luek et al. 2010; Vrba et al. 2016). V případě makrozoobentosu to může být zprostředkováno nedostatečnou obnovou litorálních habitatů, např. nedostatkem organické hmoty či její špatnou kvalitou (Szkokan-Emilson et al. 2011; van Kleef et al. 2015). Jedním z často skloňovaných omezení je tzv. biotická resistence, kdy dlouhodobě etablovaná acidotolerantní společenstva brání novým kolonizátorům se uchytit (Hildrew 2018). V této souvislosti se také spekuluje, že kolonizace či introdukce ryb do zotavujících se jezer by mohla změnit potravní vztahy v systému, popřípadě redukovat abundance acidotolerantních organismů, což by mohlo uvolnit biotickou resistenci (Hildrew 2018; Wesolek et al. 2010). Posledním často zmiňovaným, byť nesnadno exaktně prokazatelným omezením, je nedostatek potenciálních kolonizátorů jezer v důsledku disperzních omezení. To by mohlo platit v případě vzdálených vysokohorských jezer anebo v rozsáhlých oblastech postižených acidifikací, kde v okolí nejsou k dispozici zdrojové populace pro kolonizaci jezer (Bitušik et al. 2017).

Společenstva šumavských jezer prošla podobným vývojem jako ostatní acidifikované jezerní systémy. Velmi silná acidifikace způsobila vymření ryb a řady planktonních korýšů a vířníků, kompletní proměnu planktonních společenstev vedoucí k dominanci bakterioplanktonu v pelagické zóně a ochuzení společenstev makrozoobentosu litorální zóny (Vrba et al. 2000, 2003). Po odeznění akutních vlivů okyselení a zlepšení kvality vody v 90. letech minulého století byly zjištěny první drobné známky biotického zotavování na počátku nového století (Nedbalová et al. 2006; Vrba et al. 2003). Jednalo se o zvýšení biomasy fytoplanktonu a početností vířníků, znovuobjevení několika původních druhů

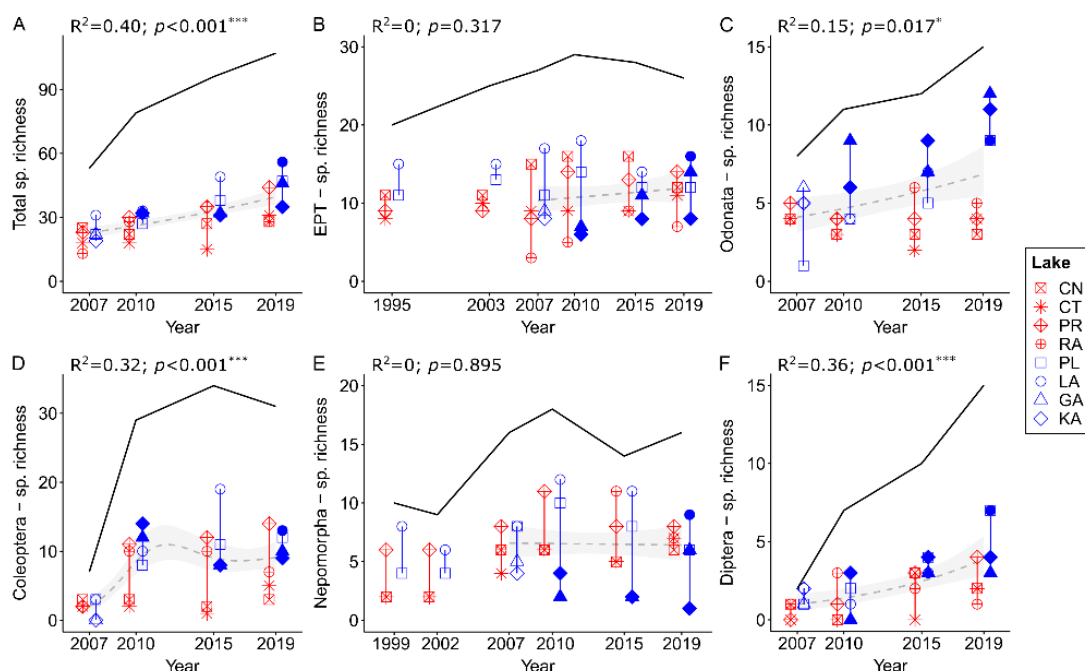
perlooček, vířníků a hmyzu. Stejně jako jinde na světě se tyto změny týkaly jen některých jezer a byly v zásadě nesoustavné (Nedbalová et al. 2006).

Výzkum biologického zotavování v celé první dekádě nového století přinesl možnost porovnat trendy vývoje různých skupin bioty a vyhodnotit faktory omezující zotavování (Vrba et al. 2016). Ukázalo se, že důležitým faktorem ovlivňujícím vývoj společenstev v čase je koncentrace hliníku. Hliník významně ovlivnil planktonní společenstva, která vykazovala různé změny v jezerech s nízkou koncentrací hliníku oproti těm s vysokou koncentrací (celkový hliník zhruba nad 200 $\mu\text{g}\cdot\text{l}^{-1}$). Nejvíce to bylo patrné na fytoplanktonu, který se velmi proměnil v jezerech s nízkým obsahem hliníku, došlo k úbytku některých acidotolerantních druhů a částečně k jejich nahrazení jinými druhy, ale také relativnímu poklesu abundance mnoha druhů. To mohlo být dáno souhrou více faktorů, kromě snížení přímého působení toxicity hliníku, také lepší dostupností fosforu a vyžíráním tlakem filtrujícího zooplanktonu, jehož abundance v těchto jezerech významně vzrostla. Zooplankton jezer s nízkým hliníkem, mimo změny abundance, vykazoval velkou změnu druhového složení, řízenou hlavně obměnou druhů. Z porovnání časových trendů jednotlivých skupin zooplanktonu byl patrný vliv vzájemných interakcí (kompetice o zdroje mezi skupinami a dominantními druhy), což naznačuje, že zotavování společenstev je komplexní proces, který není řízen čistě jen změnami podmínek prostředí. K významnému vlivu biotických interakcí jistě přispěl také nárůst abundancí skupiny Nepomorpha, která pravděpodobně zareagovala na lepší potravní nabídku (velký podíl predátorů ve skupině, i když řada druhů je detrito-herbivorní). Ostatní studovaný litorální makrozoobentos, jepice, pošvatky a chrostíci, nevykazovaly významné změny ve složení společenstva, pouze došlo k návratu některých druhů do jednotlivých jezer, ale společenstva zůstala i na konci druhé dekady podobná těm z 90. let. Celkově se prokázalo, že významným omezením biotického zotavování jezer z účinků okyselení jsou vysoké koncentrace hliníku, který působí přímo formou toxicity iontového hliníku a nepřímo imobilizací fosforu.

Následující dekáda vývoje šumavských jezerních systémů byla do značné míry poznamenána rozsáhlými změnami v povodí jezer, tj. kůrovcovým žírem a odumřením stromů, které ve výsledku ovlivnily také chemismus jezer (viz výše). V této dekádě pozorujeme další významné zlepšení kvality vody – pH ve většině jezer vzrostlo nad kritickou hodnotu 5,5 a koncentrace hliníku významně poklesly (obr. 13), takže postupně vymizel rozdíl mezi jezery s vysokým a nízkým hliníkem jasně patrný v předchozí dekádě (Vrba et al. 2016). V souvislosti se změnami v povodí jezer se zlepšila dostupnost fosforu. Významnou změnou je výskyt ryb v některých jezerech. V Javorských jezerech byl v roce 2010 vypuštěn siven americký a Laka byla v roce 2019 osídlena pstruhem potočným. Předpokládali jsme, že tento vývoj mohl nastartovat nebo urychlit změny ve společenstvech, což by mělo být patrné na druhových datech pokrývající období od konce 90. let do roku 2019 (Petruželová et al. 2023). Protože jsme v předchozí studii (Petruželová et al. 2022) zjistili velký vliv lokálních podmínek v litorálu na složení společenstev (viz výše), hodnotili jsme zvláště jezera se silně vyvinutou vegetací v litorálu a jezera bez vegetace, u nichž jsme předpokládali odlišný vývoj společenstva na změnu podmínek.

Analýza dat skutečně potvrdila významné změny ve společenstvu, které v předchozí studii nebyly patrné. Složení společenstva se měnilo kvůli změnám v druhové bohatosti a abundanci skupin a druhů, ale také zastoupení ekologických a biologických vlastností druhů, které jsme testovali. Statisticky významný nárůst druhové bohatosti některých skupin (Odonata, Diptera, Coleoptera) se promítl do strmého růstu gama diverzity jezer (obr. 15). Abundance rostla téměř ve všech skupinách organismů, kromě skupiny Nepomorpha, která poklesla v jezerech, kde se objevily ryby (Petruželová et al. 2023). Změny ve složení společenstva se promítl do zastoupení potravních skupin (přibývání herbivorů a filtrátorů), velikostních skupin (růst zastoupení větší velikosti těla) a skupin podle

mikrohabitatových preferencí (nárůst fytofilních druhů). Zároveň mnohem větší změny ve složení z pohledu vlastností druhů zaznamenala společenstva jezer s vegetací. Celkové změny druhového složení společenstev vedly k ještě většímu rozrůznění jezer s vegetací a bez ní, a velké nepodobnosti společenstev oproti předcházející dekádě. Za tento vývoj složení společenstev v čase bylo zodpovědné spolupůsobení poklesu kyselosti, vlivu ryb a změn litorální vegetace (Petruželová et al. 2023).



Obr. 15. Druhová bohatost různých skupin bezobratlých v 6 nebo 4 obdobích v jezerech s vegetací (modré symboly) a bez vegetace (červené symboly). Plné symboly značí přítomnost ryb; šedě proložený trend pro všechna jezera v posledních 4 obdobích (GAMM, 95% konfidenční intervaly), výsledky modelu nahoře – signifikantní výsledky značí rostoucí trend. Zkratky jmen jezer viz legenda obr. 13.

Zásadní faktory, které sehrály významnou roli ve vývoji společenstev v čase, souvisí s mírou zotavení chemického stavu jezer. (i) Většina jezer se postupně dostala nad prahovou hodnotu pH relevantní pro vodní organismy a zásadně se zmenšil toxický vliv iontových forem hliníku, což znamená odstranění hlavní překážky zotavování. Navíc obnovení uhličitánového pufracího systému jezerům vrátilo jejich přirozenou odolnost proti prudkému kolísání pH v důsledku sezonních změn koncentrací vodíkových iontů v přítocích, což bylo v dřívějších dekádách běžné. Ke krátkodobému zhoršení kvality vody nicméně došlo po odumření stromů, kdy se zvyšuje vyplavování dusičnanů, vodíkových iontů a hliníku do jezer. Horší podmínky přetrvávají pouze v Černém a především Čertově jezeře, která zůstávají silně okyselená a navíc tam v současnosti probíhá rozpad lesů, který jejich stav na čas zhorší. (ii) Zmírnění imobilizace fosforu a zvýšený odnos fosforu z půd způsobený rozkladem biomasy odumřelých stromů v povodích některých jezer (Plešné, Prášílské, Roklanské a Laka) podpořilo primární producenty a regeneraci planktonních trofických sítí (Kopáček et al. 2019; Schmidt et al. 2022; Vrba et al. 2014). Podobný mechanismus může podpořit i herbivorní či planktivorní bezobratlé v litorálech a může stát za růstem abundancí některých predátorů a růstem zastoupení spásáčů ve společenstvu, který jsme pozorovali. Důležitost kvality potravy jsme potvrdili také ve studii věnované fekunditě a reprodukci jezerní jepice *Leptophlebia vespertina*, která je dominantním druhem litorálních

společenstev (Šupina et al. 2022). (iii) Lepší živinové podmínky také podpořily růst vegetace v litorálech, což významně ovlivnilo fytofilní bezobratlé. Rozrůstání ostřice zobánkaté je výrazné hlavně v mělkých litorálech Plešného jezera a Laky (obr. 16). Proměnná šířka pásu litorální vegetace byla signifikantní proměnnou v modelu vysvětlujícím změnu složení společenstev bezobratlých v čase.



Obr. 16. Rozrůstání porostu ostřice zobánkaté v mělkých částech litorálu Plešného jezera. Orig. M. Čtvrtlíková

V zásadě proti těmto pozitivním změnám v kvalitě prostředí působí ryby, které eliminovaly některé bezobratlé citlivé vůči rybí predaci. Nejdříve se ryby objevily v Javorských jezerech, kde už v roce 2010 téměř eliminovaly *Nepomorpha*, jejich snížení bylo patrné i v Lace v roce 2019, kdy jsme zde poprvé pozorovali pstruhy. Pstruzi v Lace prakticky eliminovali tamní početnou populaci koretry, čímž pravděpodobně uvolnili predací tlak koreter na zooplankton. Jiné očekávané vlivy predace rybami, zejména potlačení silně dominantních acidorezistentních druhů, jsme nicméně nepozorovali.

Dalším aspektem, který může hrát roli v zotavování společenstev je čas, ať už nutný ke stabilizaci podmínek prostředí nebo ke kolonizaci a etablování nových populací. Vzhledem k tomu, že řada jezer je poměrně vzdálená jiným stojatým vodám, může být posun ve složení společenstev ovlivněn i proběhlým časem, který byl potřeba ke kolonizaci těchto biotopů. Za největší růst druhové bohatosti jsou zodpovědné vagilní skupiny hmyzu, *Nepomorpha*, *Odonata* a *Coleoptera*. Z porovnání s nádržemi a poříčními tůňmi je zřejmé, že skupiny s omezenými disperzními schopnostmi mají v regionu zásobárnu druhů, které by potenciálně mohly osídlit jezera, hlavně měkkýši, pijavice, korýši, jepice či někteří brouci (Petruželová et al. 2023). Výskyt řady druhů není v jezerech vyloučený, protože se v jiných stojatých vodách regionu vyskytují v podobné kvalitě vody, jaké už některá jezera dosahují, anebo podmínkách litorálu (zejména rozvoj vegetace v zarostlých jezerech).

Závěrem se dá shrnout, že výrazný skok v oživení šumavských jezer (nejen makrozoobentosu, ale i planktonu) nastal až v posledních letech, přibližně tři dekády od zvratu ve vývoji chemismu a desetiletí od rozpadu stromového patra ve čtyřech z osmi jezer. Zrychlené zotavování litorálního makrozoobentosu způsobené převážně vagilními druhy bylo umožněno zlepšením podmínek prostředí a potravní nabídky. Dál lze očekávat pozvolnější vývoj v důsledku disperzních omezení dalších možných kolonizátorů. V Černém a Čertově jezeře je pravděpodobné krátkodobé zastavení chemického i biologického zotavování v důsledku plošného odumření stromů v jejich povodích podobně, jak to bylo zdokumentováno v Plešném jezeře (Kopáček et al. 2019). Budoucí vývoj zotavování jezer bude pravděpodobně více ovlivněn oteplováním jezer, které je už nyní patrné z měření teploty vody v některých jezerech a sledování zamrzání jezer v zimě. Kombinace změn v povodí ovlivňující vstup

živin a organické hmoty do jezer a klimatické změny velmi pravděpodobně směřuje trajektorii vývoje jezer jiným směrem než k návratu k podmínkám před acidifikací. Biologické zotavování jezer by mohlo být dále ovlivněno kolonizací chybějících elementů fauny, které jsou dostupné v regionálním zásobníku lentických druhů. O dalším pokračování příběhu zotavování šumavských jezer napoví další vzorkovací kampaně jezer, které se konají pravidelně každý čtvrtý rok. Nezbyvá než doufat, že se tento výzkum podaří udržet i v nadcházejících letech.

ZÁVĚR

Recentní biodiverzita povrchových vod prošla a stále prochází velkými změnami přímo souvisejícími s lidskou činností, která mění prostředí vodních organismů. Na různých časových a prostorových škálách jsou patrné různé trendy závislé na působících procesech a lokálním kontextu, které dohromady dávají poměrně plastický obraz. Nejstarší dostupná data o biodiverzitě toků z období před nejintenzivnějšími velkoplošnými změnami krajiny a říční sítě ukázala, že současná společenstva mají často významně odlišné druhové složení a vlastnosti, a to především v nejvíce pozměněných biotopech. Příklad degradovaných střeoevropských nížinných toků ukazuje, že po odeznění silného znečištění, dominantního stresoru v minulém století, došlo k částečnému zotavení společenstev, ne však obnově těch původních (viz také [Kolaříková et al. 2014](#); [Worischka et al. 2023](#)). V případě jepic a pošvatek je návrat říčních specialistů možný jen v teoretické rovině, protože nejsou dostupné zdrojové populace v blízkém okolí, a často ani v celém regionu. Obnovení původních populací či osídlení náhradních stanovišť je obecně ve střeoevropském prostoru spíše neobvyklým zjištěním. Zásadními omezeními obnovy biodiverzity toků jsou především přetrvávající morfologická degradace, zastavení zlepšování kvality vody, invaze nepůvodních druhů a oteplování vody (např. [Haase et al. 2023](#); [Worischka et al. 2023](#)). Z perspektivy území celé republiky je zřejmé, že ve většině typů toků (s výjimkou těch zcela degradovaných v zemědělské krajině) nedošlo k výrazné ztrátě biodiverzity, spíše dochází k úbytku specializovaných druhů, resp. druhových vlastností, či nárůstu generalistů. V posledních zhruba pěti až šesti dekádách je patrná restrikce výskytu některých druhů z důvodu kumulace negativních vlivů v určitých oblastech, např. určitých nadmořských výškách anebo lokálně zasažených oblastech, či dokonce posunu optima jejich výskytu. Úbytek chladnomilných specialistů, očekávané trendy posunu jejich areálu do chladnějších oblastí či „termofilizace“ společenstev ([Domisch et al. 2013](#); [Haase et al. 2019](#)) nebyly dosud pozorovány. Ztráty vyhodnocené vůči datům z poloviny minulého století jsou u citlivých skupin, jako jsou pošvatky, poměrně velké, týkají se ale spíše běžných či středně specializovaných druhů, které se stávají méně běžnými v českých tekoucích vodách.

Kratší časová škála pokrývající uplynulá dvě až tři desetiletí přináší možnost podrobněji nahlédnout do trendů zotavování společenstev po ústupu znečištění, které nastalo zejména v poslední dekádě minulého století, a dopadů zvolna se prohlubující klimatické změny. Klasickým ekologickým tématem je zotavování horských systémů z devastujících vlivů acidifikace, které bylo velmi intenzivně studováno zejména na počátku nového tisíciletí v mnoha zemích ([Hildrew 2018](#)). Naše případová studie šumavských jezer mapuje biotické zotavování následující po výrazném zotavení chemismu vody. Oproti očekávání nedošlo k rychlé nápravě, naopak ochuzená a silně rezistentní společenstva jsou stabilní a mění se velmi pomalu. Faktory, které biotické zotavování ovlivňují, jsou komplexní, a ne všechny jsou dostatečně prostudovány. Zahrnují jednak přetrvávající nepříznivé podmínky prostředí (např. epizodická kyselost či toxicita kovů, nedostatek živin či potravních zdrojů), jednak biotické faktory (resistentní společenstva, nedostatek kolonizátorů). Významný skok v biotickém zotavování byl

zaznamenán až zhruba po třech dekádách od chemického zotavení, a to především tam, kde došlo mimo zlepšení chemismu vody také ke zlepšení dostupnosti živin a potravy a růstu litorální vegetace. Vývoj společenstev zřejmě nesměřuje k obnově původního složení, ale vyvíjí se v souvislosti s dostupností kolonizátorů v okolí, současnými vztahy ve společenstvech a podmínkami prostředí, které jsou ovlivněny změnami v povodí, především odumíráním smrkových porostů. V tomto ohledu jsou šumavská jezera jedinečným modelem pro studium ekosystémových procesů.

Dopady klimatických změn na tekoucí vody jsou v posledních letech studovány převážně pomocí explorační biotických dat získaných v rámci monitoračního programu pro hodnocení ekologického stavu toků, které se rozběhly převážně v období uplynulých tří desetiletí. Interpretace časových trendů v těchto studiích zpravidla nebývá jednoznačná kvůli souběhu oteplování toků s jinými změnami působícími ve stejném čase a také nedostatečně podložené klasifikaci vodních organismů podle jejich teplotních preferencí. Z tohoto důvodu se naše studie zaměřují na získání primárních dat o odpovědích jednotlivých druhů k termálním proměnným a vyhodnocení jejich zranitelnosti, a časovým trendům v diverzitě a složení společenstev v systému minimálně ovlivněných (referenčních) úseků toků, kde je omezen vliv souběžných environmentálních změn. Od konce 90. let došlo v českých referenčních tocích k markantnímu růstu lokální druhové bohatosti způsobenému původními druhy české fauny rekrutujícími se z různých skupin vodních bezobratlých. Tento růst vykazoval jednoznačnou tendenci homogenizovat složení společenstev napříč říčním kontinuem, což je v kontextu ostatních podobných studií z celého světa unikátní zjištění. Oproti jiným střeoevropským tokům obývaným podobným spektrem druhů (Haase et al. 2019; Manfrin et al. 2023; Pilotto et al. 2022) jsme nezjistili tolik akcentované ubývání chladnomilných druhů a šíření teplomilných či euryekních druhů, či ztrátu funkční rozmanitosti společenstev. To může být způsobeno také tím, že společenstva neovlivněných toků jsou stále odolná vůči vlivům klimatické změny.

Možných mechanismů stojících za zjištěnými změnami, tj. růstem lokální druhové bohatosti a šířením původních druhů, je více a nejsou dosud dostatečně prozkoumané. Na toto téma se zaměří naše další práce. První důležitou otázkou je, zda a jak se změny v druhovém složení společenstev promítají do jejich funkčního složení a diverzity. To lze hodnotit s využitím druhových vlastností, tzv. species traits, kdy především analýza složení a bohatosti společenstev podle biologických vlastností je důležitým vodítkem k interpretaci dopadu změn druhového složení na fungování společenstev a tím i ekosystémů. Druhou otázkou je, jak druhy přibývají, zda se jejich ekologická nika rozšiřuje, nebo jen posouvá, anebo se dokonce vůbec nemění a tyto druhy pouze zaplňují dříve neobsazené lokality. Třetí otázka je, kdo vlastně jsou šířící se druhy, tj. jakými biologickými vlastnostmi či ekologickými preferencemi se liší od ostatních druhů. Protože změny v druhovém složení společenstev byly vysvětleny primárně teplotními proměnnými, lze předpokládat, že se mohou lišit svými termálními preferencemi. Šířící se druhy by mohly být méně vyhraněné vůči teplotním podmínkám než ty, jejichž početnost se nemění, nebo dokonce klesá. Předpokladem by bylo, že šířící se druhy tolerují vyšší hodnoty teploty, nebo její výkyvy, což jim dává výhody v situaci, kdy teplota toků setrvale roste. Jak už bylo řečeno na začátku, o skutečných termálních nárocích jednotlivých druhů je toho známo velmi málo, proto plánujeme laboratorní experimenty, které nám umožní porovnat druhy, které se šíří s jejich nešířícími se blízkými příbuznými. Experimenty budou zaměřeny na prozkoumání různých aspektů termální niky vybraných druhů, hlavně zjištění termální tolerance a preferované teploty, která se využívá jako proxy pro stanovení termálního optima.

Posledním důležitým tématem, jehož prozkoumání je potřeba jako další střípek do příběhu o změnách biodiverzity toků České republiky, jsou časové trendy v biodiverzitě degradovaných toků, v nichž jsou společenstva pod tlakem více stresorů, včetně vlivu nepůvodních druhů. Trendy v těchto

společenstvech budou velmi pravděpodobně komplexnější než v nenarušených tocích a závislé na lokálním kontextu. Očekávám, že k pochopení a interpretaci získaných výsledků přispějí i historická data, která pokrývají celou republiku a různě narušené biotopy. Minimálně u některých skupin živočichů poskytnou náhled na to, jak byly druhy dříve rozšířené v říční síti a jaké podmínky preferovaly. Historická data by tímto způsobem mohla posloužit jako měřítko k interpretaci informací o současném složení společenstev a výskytu druhů.

PODĚKOVÁNÍ

Děkuji všem badatelům, kteří v minulosti zkoumali biodiverzitu v českých vodách a přinesli poznatky a údaje, které můžeme dnes využívat. Jsou to především František Klapálek, Vladimír Landa, Evženie Křelinová, Karel Novák, Miloš Zelinka, Jaroslav Raušer, Stanislav Obr a Tomáš Soldán. Děkuji kolegům a přátelům z institucí, se kterými spolupracuji na výzkumu biodiverzity a dlouhodobých změn. Jedná se o Entomologický a Hydrobiologický ústav Biologického Centra AV ČR v Českých Budějovicích, Katedru biologie ekosystémů Jihočeské univerzity tamtéž, Výzkumný ústav vodohospodářský T.G.M. v Brně a Český hydrometeorologický ústav v Praze. Děkuji mým mentorům, Michalu Horskovi, Světlaně Zahrádkové, Tomáši Soldánovi a Jaroslavu Vrbovi, kteří nasměrovali moje odborné zaměření a předali mi mnoho znalostí a zkušeností. A děkuji celému hydrobiologickému týmu Ústavu botaniky a zoologie Masarykovy univerzity za výtečný kolektiv a parádní spolupráci na našich výzkumných tématech.

CITOVANÁ LITERATURA

- Allan J.D., 2004. Landscapes and riverscapes: The influence of land use on stream ecosystems. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 35: 257–284.
- Anonymus, 1971. *Charakteristická data jakosti vody v tocích pro období 1966–1970. Klimatologické a hydrologické zpravodajství pro potřeby ochrany ovzduší a jakosti vody*. Český hydrometeorologický ústav, Praha.
- Anonymus, 1974. *Směrný vodohospodářský plán České socialistické republiky. Publikace SVP č. 12, 2. vydání, 2. znění*. Ministerstvo lesního a vodního hospodářství České socialistické republiky, Praha.
- Anonymus, 1998. *Vodohospodářský sborník (Sborník SVP 1995 - II. Díl). Publikace SVP č. 444*. Ministerstvo životního prostředí České republiky, Praha.
- Anonymus, 2011. *Vodohospodářský věstník 2010*. Výzkumný ústav vodohospodářský T. G. Masaryka, Praha.
- Aubert J., 1984. L'atlas des plécoptères de Suisse - influence de la pollution. *Annales de Limnologie*, 20: 17–19.
- Baiser B., Olden J.D., Record S., Lockwood J.L. & McKinney M.L., 2012. Pattern and process of biotic homogenization in the New Pangaea. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 279: 4772–4777.
- Baranov V., Jourdan J., Pilotto F., Wagner R. & Haase P., 2020. Complex and nonlinear climate-driven changes in freshwater insect communities over 42 years. *Conservation Biology*, 34: 1241–1251.
- Bauernfeind E. & Soldán T., 2012. *The Mayflies of Europe (Ephemeroptera)*. Apollo Books, Ollerup, 779 pp.
- Beck M., Billoir E., Flourey M., Usseglio-Polatera P. & Danger M., 2023. A 34-year survey under phosphorus decline and warming: Consequences on stoichiometry and functional trait composition of freshwater macroinvertebrate communities. *Science of the Total Environment*, 858: 159786.
- Bitušík P., Svitok M., Novikmec M., Trnková K. & Hamerlík L., 2017. Biological recovery of acidified alpine lakes may be delayed by the dispersal limitation of aquatic insect adults. *Hydrobiologia*, 790: 287–298.
- Bojková J., 2009. Revision of the stonefly collections (Plecoptera) by E. Křelinová and J. Raušer from the Czech Republic. *Aquatic Insects*, 31(suppl. 1): 245–251.

- Bojková J. & Špaček J., 2006. New and interesting records of Plecoptera (Insecta) from the Czech Republic. *Acta Musei Moraviae, Scientiae Biologicae (Brno)*, 91: 1–6.
- Bojková J., Komprdová K., Soldán T. & Zahrádková S., 2012. Species loss of stoneflies (Plecoptera) in the Czech Republic during the 20th century. *Freshwater Biology*, 57: 2550–2567.
- Bojková J. & Kroča J., 2011. Historic and current distribution of an endangered stonefly *Perla grandis* (Plecoptera: Perlidae) in the Czech Republic. *Klapalekiana*, 47: 153–163.
- Bojková J., Kroča J., Helešic J. & Soldán T., 2017. Plecoptera (pošvatky). In: Hejda R., Farkač J., Chobot K. (Eds) *Červený seznam ohrožených druhů České republiky. Bezobratlí. Příroda, Sborník prací z ochrany přírody*, 36: 123–125.
- Bojková J., Rádková V., Soldán T. & Zahrádková S., 2014. Trends in species diversity of lotic stoneflies (Plecoptera) in the Czech Republic over five decades. *Insect Conservation and Diversity*, 7: 252–262.
- Bojková J. & Soldán T., 2013. Stoneflies (Plecoptera) of the Czech Republic: species checklist, distribution and protection status. *Acta Entomologica Musei Nationalis Pragae*, 53: 443–484.
- Bojková J., Soldán T., Špaček J. & Straka M., 2011. Distribution of stoneflies of the family Taeniopterygidae (Plecoptera) in the Czech Republic: earlier data, new records and recent distributional changes. *Časopis Slezského muzea Opava (A)*, 60: 239–258.
- Boukal D.S., Boukal M., Fikáček M., Hájek J., Klečka J., Skalický S., Šťastný J. & Trávníček D., 2007. Katalog vodních brouků České republiky/Catalogue of water beetles of the Czech Republic (Coleoptera: Sphaeriidae, Gyrinidae, Haliplidae, Noteridae, Hygrobiidae, Dytiscidae, Helophoridae, Georissidae, Hydrochidae, Spercheidae, Hydrophilidae, Hydraenidae, Scirtidae, Elmidae, Dryopidae, Limnichidae, Heteroceridae, Psephenidae). *Klapalekiana*, 43(suppl.), 1–289.
- Brázdil R., Trnka M. a kolektiv, 2015. *Historie počasí a podnebí v českých zemích XI: Sucho v českých zemích: minulost, současnost a budoucnost*. Centrum výzkumu globální změny AV ČR, Brno, 402 pp.
- CENIA 2022. *Zpráva o životním prostředí České republiky 2021*. Česká informační agentura životního prostředí, Praha, 128 pp.
- Chvojka P. & Komzák P., 2017. Trichoptera (chrostíci). In: Hejda R., Farkač J., Chobot K. (Eds) *Červený seznam ohrožených druhů České republiky. Bezobratlí. Příroda, Sborník prací z ochrany přírody*, 36: 170–174.
- Cornelissen J.H.C., Van Bodegom P.M., Aerts R., Callaghan T.V., Van Logtestijn R.S.P., Alatalo J., Stuart Chapin F., Gerdel, R., Gudmundsson, J., Gwynn-Jones, D. et al., 2007. Global negative vegetation feedback to climate warming responses of leaf litter decomposition rates in cold biomes. *Ecological Letters*, 10: 619–627.
- Crabot J., Polášek M., Launay B., Pařil P. & Datry T., 2020. Drying in newly intermittent rivers leads to higher variability of invertebrate communities. *Freshwater Biology*, 66: 730–744.
- Domisch S., Araújo M.B., Bonada N., Pauls S.U., Jähnig S.C. & Haase P., 2013. Modelling distribution in European stream macroinvertebrates under future climates. *Global Change Biology*, 19: 752–762.
- Duras J., 1996. Komplexní vyhodnocení jakosti vody řeky Berounky. *Vodní hospodářství*, 9: 300–302.
- Engelhardt E.K., Biber M., Dolek M., Fartmann T., Hochkirch A., Leidinger J., Löffler F., Pinkert S., Poniowski D., With J., Winterholler M., Zeuss D., Bowler D.E. & Hof C., 2022. Consistent signals of a warming climate in occupancy changes of three insect taxa over 40 years in central Europe. *Global Change Biology*, 28: 3998–4012.
- Floury M., Usseglio-Polatera P., Ferreol M., Delattre C. & Souchon Y., 2013. Global climate change in large European rivers: long-term effects on macroinvertebrate communities and potential local confounding factors. *Global Change Biology*, 19: 1085–1099.
- Fölster J., Andrén C., Bishop K., Buffam I., Cory N., Goedkoop W., Holmgren K., Johnson R., Laudon H. & Wilander A., 2007. A novel environmental quality criterion for acidification in Swedish lakes – an application of studies on the relationship between biota and water chemistry. *Water Air Soil Pollution: Focus*, 7: 331–338.
- Gray C., Hildrew A.G., Lu X., Ma A., McElroy D., Monteith D., O’Gorman E., Shilland E. & Woodward G., 2016. Recovery and nonrecovery of freshwater food webs from the effects of acidification. *Advances in Ecological Research*, 55: 475–534.
- Haase P., Bowler D.E., Baker N.J., Bonada N., Domisch S., Garcia Marquez J.R., et al., 2023. The recovery of European freshwater biodiversity has come to a halt. *Nature*, 1–7.

- Haase P., Pilotto F., Li F., Sundermann A., Lorenz A.W. Tonkin J.D. & Stoll S., 2019. Moderate warming over the past 25 years has already reorganized stream invertebrate communities. *Science of the Total Environment*, 658: 1531–1538.
- Hájek M., Horsák M., Hájková P. & Díte D., 2006. Habitat diversity of central European fens in relation to environmental gradients and an effort to standardise fen terminology in ecological studies. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 8: 97–114.
- Hallmann C.A., Sorg M., Jongejans E., Siepel H., Hofland N., Schwan H., Stenmans W., Müller A., Sumser H., Hörrn T., Goulson D. & de Kroon H., 2017. More than 75 percent decline over 27 years in total flying insect biomass in protected areas. *PLoS One* 12: e0185809.
- Haubrock P., Cuthbert R.N. & Haase P., 2023a. Long-term trends and drivers of biological invasion in Central European streams. *Science of the Total Environment*, 876: 162817.
- Haubrock P., Pilotto F. & Haase P., 2023b. Multidecadal data indicate increase of aquatic insects in Central European streams. *Science of The Total Environment*, 879: 163017.
- Haubrock P., Pilotto F., Innocenti G., Cianfanelli S. & Haase P., 2021. Two centuries for an almost complete community turnover from native to non-native species in a riverine ecosystem. *Global Change Biology*, 27: 606–623.
- Helešic J., 2006. Biological Monitoring of Running Waters in Eastern and Central European Countries (Former Communistic Block). In: Ziglio G., Siligardi M., Flaim G. (Eds) *Biological monitoring of rivers. Application and perspectives*. John Wiley and Sons Ltd. Chichester, pp. 327–350.
- Hildrew A., 2018. *Freshwater Acidification*. Natural History, Ecology and Environmental Policy. Excellence in Ecology 27. International Ecology Institute, Oldendorf, 194 pp.
- Horák P., Babíková D., Bernardová I., Forejtníková M., Kokeš J., Kupec P., Lanková S., Nešpůrková J. & Valentová D., 2001. *Hodnocení jakosti povrchových vod v období 1996–2000*. *Saprobiologický monitoring SVHB*. Výzkumný ústav vodohospodářský T.G Masaryka, Brno, 16 pp.
- Horsák M., Polášková V., Zhai M., Bojková J., Syrovátka V., Šorfová V., Schenková J., Poláček M., Peterka T. & Hájek M., 2018. Spring-fen habitat islands in a warming climate: Partitioning the effects of mesoclimate air and water temperature on aquatic and terrestrial biota. *Science of the Total Environment*, 634, 355–365.
- Horsák M., Rádková V., Syrovátka V., Bojková J., Křoupalová V., Schenková J. & Zajacová J., 2015. Drivers of aquatic macroinvertebrate richness in spring fens in relation to habitat specialization and dispersal mode. *Journal of Biogeography*, 42: 2112–2121.
- Hrdinka T., Vlasák P., Havel L. & Mlejnská E., 2014. Possible impacts of climate change on water quality in streams of the Czech Republic. *Hydrological Sciences Journal*, 60: 192–201.
- Jourdan J., O'Hara R.B., Bottarin R., Huttunen K.L., Kuemmerlen M., Monteith D., Muotka T., Ozoliņš D., Paavola R., Pilotto F., Springe G., Skuja A., Sundermann A., Tonkin J.D. & Haase P., 2019. Effects of changing climate on European stream invertebrate communities: A long-term data analysis. *Science of The Total Environment*, 621: 588–599.
- Just T., Pithart D. & Bufková I., 2012. Mokřady a vodní toky. In: Jongepierová I., Pešout P., Jongepier J.W. & Prach K. (Eds) *Ekologická obnova v České republice*. Agentura ochrany přírody a krajiny České republiky, Praha, pp. 65–85.
- Jyväsjärvi J., Marttila H., Rossi P.M., Ala-Aho P., Olofsson B., Nisell J., Backman B., Ilmonen J., Virtanen R., Paasivirta L., Britschgi R., Kløve B. & Muotka T., 2015. Climate-induced warming imposes a threat to north European spring ecosystems. *Global Change Biology*, 21: 4561–4569.
- Keller W., Heneberry J. & Edwards B.A., 2019. Recovery of acidified Sudbury, Ontario, Canada, lakes: a multi-decade synthesis and update. *Environmental Reviews*, 27: 1–16.
- Kokeš J., Zahrádková S., Němejcová D., Hodovský J., Jarkovský J. & Soldán T., 2006. The PERLA system in the Czech Republic: a multivariate approach to assess ecological status of running waters. *Hydrobiologia*, 566, 343–354.
- Kolaříková K., Horecký J., Liška M., Jíchová M., Tátosová J., Lapšanská N., et al., 20014. Benthic macroinvertebrates along the Czech part of the Labe and lower section of the Vltava rivers from 1996–2005, with a particular focus on rare and alien species. *Biologia*, 69, 508–521.

- Kopáček J., Hejzlar J., Krám P., Oulehle F. & Posch M., 2016. Effect of industrial dust on precipitation chemistry in the Czech Republic (Central Europe) from 1850 to 2013. *Water Research*, 103, 30–37.
- Kopáček J., Hejzlar J., Porcal P. & Posch M., 2017. Trends in riverine element fluxes: A chronicle of regional socio-economic changes. *Water Research*, 125: 374e383.
- Kopáček J., Kaňa J., Porcal P., Vrba J. & Norton S.A., 2019. Effects of tree dieback on lake water acidity in the unmanaged catchment of Plešné Lake, Czech Republic. *Limnology and Oceanography*, 64: 1614–1626.
- Kopáček J., Posch M., Hejzlar J., Oulehle F. & Volková A., 2012. An elevation-based regional model for interpolating sulphur and nitrogen deposition. *Atmospheric Environment*, 50: 287–296.
- Kopáček J. & Veselý J., 2005. Sulfur and nitrogen emissions in the Czech Republic and Slovakia from 1850 till 2000. *Atmospheric Environment*, 39: 2179–2188.
- Küry D., 1997. Changes in the Ephemeroptera and Plecoptera populations of a Swiss Jura stream (Röserenbach) between 1935 and 1990. In: Landolt P. & Sartori M. (Eds) *Ephemeroptera & Plecoptera: Biology–Ecology–Systematics*. Mauron, Tinguely & Lachat, Fribourg, pp. 296–301.
- Kurylyk B.L., MacQuarrie K.T.B. & Voss C., 2014. Climate change impacts on the temperature and magnitude of groundwater discharge from shallow, unconfined aquifers. *Water Resources Research*, 50: 3253–3274.
- Luek A., Morgan G.E., Wissel B., Gunn J.M. & Ramcharan C.W., 2010. Rapid and unexpected effects of piscivore introduction on trophic position and diet of perch (*Perca flavescens*) in lakes recovering from acidification and metal contamination. *Freshwater Biology*, 55: 1616–1627.
- Malmquist B. & Rundle S., 2002. Threats to the running water ecosystems of the world. *Environmental Conservation*, 29: 134–153.
- Manfrin A., Pilotto F., Larsen S., Tonkin J.D., Lorenz A.D., Haase P. & Stoll S., 2023. Taxonomic and functional reorganization in Central European stream macroinvertebrate communities over 25 years. *Science of The Total Environment*, 889: 164278.
- Markovic D., Carrizo S., Freyhof J., Cid N., Lengyel S., Scholz M., Kasperdius H. & Darwall W., 2014. Europe's freshwater biodiversity under climate change: distribution shifts and conservation needs. *Diversity and Distribution*, 20: 1097–1107.
- Master L.L., Stein B.A., Kutner G.A. & Hammerson G.A., 2000. Vanishing assets, conservation status of U.S. species. In: B.A. Stein, L.S. Kutner & J.S. Adams (Eds) *Precious Heritage, the Status of Biodiversity in the United States*. The Nature Conservancy & Association for Biodiversity Information, Oxford University Press, Oxford, pp. 93–118.
- McFarland B., Carse F. & Sandin L., 2010. Littoral macroinvertebrates as indicators of lake acidification within the UK. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*, 20: 105–116.
- Meli P., Rey Benayas J.M., Balvanera P. & Martínez Ramos M., 2014. Restoration enhances wetland biodiversity and ecosystem service supply, but results are context-dependent: A meta-analysis. *PLoS ONE*, 9: e93507.
- Monteith D.T., Hildrew A.G., Flower R.J., Raven P.J., Beaumont W.R.B., Collen P., Kreiser A.M., Shilland E.M. & Winterbottom J.H., 2005. Biological responses to the chemical recovery of acidified fresh waters in the UK. *Environmental Pollution*, 137: 83–101.
- Moss B., 2011. Allied attack: climate change and eutrophication. *Inland Waters*, 1: 101–105.
- Mouton T.L., Tonkin J.D., Stephenson F., Verburg P. & Flourey M., 2020. Increasing climate-driven taxonomic homogenization but functional differentiation among river macroinvertebrate assemblages. *Global Change Biology*, 26: 6904–6915.
- Murphy J.F., Winterbottom J.H., Orton S., Simpson G.L., Shilland E.M. & Hildrew A.G., 2014. Evidence of recovery from acidification in the macroinvertebrate assemblages of UK fresh waters: a 20-year time series. *Ecological Indicators*, 37: 330–340.
- Nedbalová L., Vrba J., Fott J., Kohout L., Kopáček J., Macek M. & Soldán T., 2006. Biological recovery of the Bohemian Forest lakes from acidification. *Biologia*, 61: S453–S465.
- Novický O., Tremel P., Mrkvičková M., Kašpárek L., Brzánková J., Horáček S. & Vaculík M., 2009. *Teploty vody v tocích České republiky*. Výzkumný ústav vodohospodářský T. G. Masaryka, v.v.i., Praha, 135 pp.

- Nukazawa K., Arai R., Kazama S. & Takemon Y., 2018. Projection of invertebrate populations in the headwater streams of a temperate catchment under a changing climate. *Science of the Total Environment*, 642: 610–618.
- Olden J.D. & Poff N.L., 2003. Toward a mechanistic understanding and prediction of biotic homogenization. *The American Naturalist*, 162: 442–60.
- Opatřilová L. et al., 2011. *Metodika hodnocení ekologického stavu útvarů povrchových vod tekoucích pomocí biologické složky makrozoobentos*. Výzkumný ústav vodohospodářský T.G Masaryka, Praha, 24 pp.
- Opatřilová L. et al., 2014. *Metodika pro stanovení referenčních podmínek pro jednotlivé složky biologické kvality*. Výzkumný ústav vodohospodářský T.G Masaryka, Praha, 36 pp.
- Pařil P., Bojková J., Špaček J. & Helešic J., 2008. Ecology of *Leuctra geniculata* Stephens, 1836 (Plecoptera, Leuctridae), an Atlantomediterranean species on the north-eastern border of its area. *Biologia*, 63: 574–581.
- Pařil P., Polášek M., Loskotová B., Straka M., Crabot J. & Datry T., 2019. An unexpected source of invertebrate recovery in intermittent streams from a humid continental climate. *Freshwater Biology*, 64: 1971–1983.
- Pawlik E., 1933. Einstagfliegen aus dem Elbetale bei Aussig. *Natur und Heimat*, 4: 111–113.
- Petsch D.K., 2016. Causes and consequences of biotic homogenization in freshwater ecosystems. *International Review of Hydrobiology*, 101: 113–122.
- Pharaoh E., Diamond M., Ormerod S.J., Rutt G. & Vaughan I.P., 2023. Evidence of biological recovery from gross pollution in English and Welsh rivers over three decades. *Science of the Total Environment*, 878: 163107.
- Pilotto F., Haubrock P.J., Sundermann A., Lorenz A.W. & Haase P., 2022. Decline in niche specialization and trait β -diversity in benthic invertebrate communities of Central European low-mountain streams over 25 years. *Science of the Total Environment*, 19: 151770.
- Polášek M., Zahrádková S., Němejcová D., Straka M., Bareš M. & Opatřilová L., 2017. *Monitoring of long-term changes in the biodiversity of running waters at the time of climate change: proposal, implementation and incorporation into the ARROW public information system (EHP-CZ02-OV-1-018-2014)*. T. G. Masaryk Water Research Institute, Brno, 45 pp.
- Rádková V., Bojková J., Křoupalová V., Schenková J., Syrovátka V. & Horsák M., 2014. The role of dispersal mode and habitat specialisation in metacommunity structuring of aquatic macroinvertebrates in isolated spring fens. *Freshwater Biology*, 59: 2256–2267.
- Rahel F.J., 2002. Homogenization of freshwater faunas. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 33: 291–315.
- Ricciardi A. & Rasmussen J.B., 1999. Extinction rates of North American freshwater fauna. *Conservation Biology*, 13: 1220–1222.
- Rolauffs P., Stubauer I., Zahrádková S., Brabec K. & Moog O., 2004. Integration of the saprobic system into the European Union Water Framework Directive. Case studies in Austria, Germany and Czech Republic. *Hydrobiologia*, 516: 285–298.
- Růžička, K. 1953. K problematice regulace toků. *Vodní hospodářství*, 6: 170–173.
- Sala O.E., Chapin F.S., Armesto J.J., Berlow E., Bloomfield J., Dirzo R., Huber-Sanwald E., Huenneke L.F., Jackson R.B., Kinzig A., Leemans R., Lodge D.M., Mooney H.A., Oesterheld M., Poff N.L., Sykes M.T., Walker B.H., Walker M. & Wall D.H., 2000. Global biodiversity scenarios for the year 2100. *Science*, 287: 1770–1774.
- Sánchez-Bayo F. & Wyckhuys K.A.G., 2019. Worldwide decline of the entomofauna: A review of its drivers. *Biological Conservation*, 232: 8–27.
- Schartau A.K., Moe S.J., Sandin L., McFarland B. & Raddum G.G., 2008. Macroinvertebrate indicators of lake acidification: analysis of monitoring data from UK, Norway and Sweden. *Aquatic Ecology*, 42, 293–305.
- Schmidt S.I., Hejzlar J., Kopáček J., Paule-Mercado M.C., Porcal P., Vystavna Y. & Lanta V., 2022. Forest damage and subsequent recovery alter the water composition in mountain lake catchments. *Science of the Total Environment*, 827: 154293.
- Schuch S., Bock J., Krause B., Wesche K. & Schaefer M., 2011. Long-term population trends in three grassland insect groups: a comparative analysis of 1951 and 2009. *Journal of Applied Entomology*, 136: 321–331.
- Soldán T., Bojková J. & Zahrádková S., 2017. Ephemeroptera (jepice). In: Hejda R., Farkač J., Chobot K. (Eds) *Červený seznam ohrožených druhů České republiky. Bezobratlí. Příroda, Sborník prací z ochrany přírody*, 36: 114–117.

- Sroka P., Bojková J. & Kolář V., 2022. Mayfly *Ephemera glaucops* (Ephemeroptera, Ephemeridae) recorded in the Czech Republic after almost a century. *Biodiversity Data Journal*, 10:90950.
- Stendera S. & Johnson R.K., 2008. Tracking recovery trends of boreal lakes: use of multiple indicators and habitats. *Journal of the North American Benthological Society*, 27: 529–540.
- Strayer D.L. & Dudgeon D., 2010. Freshwater biodiversity conservation: recent progress and future challenges. *Journal of the North American Benthological Society*, 29: 344–358.
- Šupina J., Bojková J. & Boukal D.S., 2022. Environmental stressors alter multiple determinants of individual reproductive output in the acid-tolerant mayfly *Leptophlebia vespertina*. *Ecological Entomology*, 47: 488–500.
- Szokan-Emilson E.J., Wesolek B.E. & Gunn J.M., 2011. Terrestrial organic matter as subsidies that aid in the recovery of macroinvertebrates in industrially damaged lakes. *Ecological Applications*, 21: 2082–2093.
- Thomas J.A., Telfer M.G., Roy D.B., Preston C.D., Greenwood J.J.D., Asher J., Fox R., Clarke R.T. & Lawton J.H., 2004. Comparative losses of British butterflies, birds, and plants and the global extinction crisis. *Science*, 303: 1879–1881.
- Tierno de Figueroa J.M., López-Rodríguez M.J., Lorenz A., Graf W., Schmidt-Kloiber A. & Hering D., 2010. Vulnerable taxa of European Plecoptera (Insecta) in the context of climate change. *Biodiversity and Conservation*, 19: 1269–1277.
- Tipping E., Bass J.A.B., Hardie D., Haworth E.Y. & Wills G., 2002. Biological responses to the reversal of acidification in surface waters of the English Lake District. *Environmental Pollution*, 116: 137–146.
- Tison-Rosebery J., Leboucher T., Belliard J., Carayonc D., Ferréol M., Foury M., Jeliakov A., Tales E., Villeneuve B. & Passy S.I., 2022. Decadal biodiversity trends in rivers reveal recent community rearrangements. *Science of the Total Environment*, 823: 153431.
- Torbenson M.C.A., Brázdil R., Stagge J.H., Esper J., Büntgen U., Vizina A., Hanel M., Rakovec O., Fischer M., Urban O., Trembl V., Reinig F., Martínez del Castillo E., Rybníček M., Kolář T. & Trnka M., 2023. Increasing volatility of reconstructed Morava River warm-season flow, Czech Republic. *Journal of Hydrology: Regional Studies*, 50: 101534.
- Usseglio-Polatera P. & Bournaud M., 1989. Trichoptera and Ephemeroptera as indicators of environmental changes of the Rhône River at Lyon over the last twenty-five years. *Regulated Rivers: Research and Management*, 4: 249–262.
- van Kleef V., Verberk W.C.E.P., Kimenai F.F.P., van der Velde G. & Leuven R.S.E.W., 2015. Natural recovery and restoration of acidified shallow soft-water lakes: successes and bottlenecks revealed by assessing life-history strategies of chironomid larvae. *Basic and Applied Ecology*, 16: 325–334.
- Vrba J., Bojková J., Chvojka P., Fott J., Kopáček J., Macek M., Nedbalová L., Papáček M., Rádková V., Sacherová V., Soldán T. & Šorf M., 2016. Constraints on the biological recovery of the Bohemian Forest lakes from acid stress. *Freshwater Biology*, 61: 376–395.
- Vrba J., Kopáček J. & Fott J., 2000. Long-term limnological research of the Bohemian Forest lakes and their recent status. *Silva Gabreta*, 4: 7–28.
- Vrba J., Kopáček J., Fott J., Kohout L., Nedbalová L., Pražáková M., Soldán T. & Schaumburg J., 2003. Long-term studies (1871–2000) on acidification and recovery of lakes in the Bohemian Forest (central Europe). *Science of the Total Environment*, 310: 73–85.
- Vrba J., Kopáček J., Fott J. & Nedbalová L., 2014. Forest dieback modified plankton recovery from acidic stress. *Ambio*, 43: 207–217.
- Wesolek B.E., Genrich E.K., Gunn J.M. & Somers K.M., 2010. Use of littoral benthic invertebrates to assess factors affecting biological recovery of acid- and metal-damaged lakes. *Journal of the North American Benthological Society*, 29: 572–585.
- Worischka S., Schöll F., Winkelmann C. & Petzoldt T., 2023. Twenty-eight years of ecosystem recovery and destabilisation: Impacts of biological invasions and climate change on a temperate river. *Science of The Total Environment*, 875: 162678.
- Zahrádková S., Hájek O., Trembl P., Pařil P., Straka M., Němejcová D., Polášek M. & Ondráček P. 2015. Hodnocení rizika vysychání drobných vodních toků v České republice. *VTEI*, 6: 4–16.

- Zahrádková S., Soldán T., Bojková J., Helešic J., Janovská H. & Sroka P., 2009. Distribution and biology of mayflies (Ephemeroptera) of the Czech Republic: present status and perspectives. *Aquatic Insects*, 31 (suppl. 1): 629–652.
- Zavřel J., 1905. *Palingenia longicaudata* z Moravy. *Časopis České společnosti entomologické*, 2: 97–98.
- Zedková B., Rádková V., Bojková J., Soldán T. & Zahrádková S., 2015. Mayflies (Ephemeroptera) as indicators of environmental changes in the past five decades: a case study from the Morava and Odra River Basins (Czech Republic). *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*, 25: 622–638.
- Zhai M., Bojková J., Němejcová D., Polášek M., Syrovátka V. & Horsák M., 2023. Climatically promoted taxonomic homogenization of macroinvertebrates in unaffected streams varies along the river continuum. *Scientific Reports*, 13: 6292.