

TAXOCENÓZY MAKROZOOBENTOSU KRASOVÝCH VYVIERAČIEK ZÁPADNÝCH KARPÁT

Andrea Kušnírová¹, Pavel Beracko¹, Tomáš Derka¹, Eva Bulánková¹, Ján Kodada²
& Tomáš Navara¹

¹ Department of Ecology, Faculty of Natural Sciences, Comenius University, Ilkovičova 6, SK-842 15 Bratislava, Slovakia
[beracko@fns.uniba.sk]

² Department of Zoology, Faculty of Natural Sciences, Comenius University, Ilkovičova 6, SK-842 15 Bratislava, Slovakia

KEY WORDS

crenobionts
community
biodiversity
temperature
elevation

ABSTRACT

Karst springs are considered for specific habitats in many aspects. They are characterized by a relatively stable thermal regime and high chemical stability during the year. For these specific characteristics they are considered a refuge for many rare species of fauna and flora. The aim of this study was to characterize taxonomic composition and diversity of macroinvertebrate communities in karst springs in the Western Carpathians. Totally, 36 karst springs were sampled in 6 karst areas of Slovakia. The spring habitats differed in altitude and thermal regime. Based on taxonomic composition 5 significantly different macroinvertebrate assemblage groups were separated. The typical rhithral species (e.g. *Rhyacophila tristis*, *Dugesia gonocephala*, *Baetis alpinus*) identified the first group – large cave springs. Species (e.g. *Polycelis felina*, *Electrogena ujhelyi*, *Agapetus fuscipes*) typical for intermittent habitats formed second group. *Wormaldia occipitalis* was indicator species for seasonal springs. Small forest springs were characterized by species, e.g. *Leuctra major*, *Elmis latreillei* and *Protonemoura auberti*. Neither altitude nor water temperature were detected as significant predictors of the taxonomic diversity.

ÚVOD

V prírodnej krajine sú akvatické habitaty kľúčovými prvkami biodiverzity. Nie len preto, že poskytujú ekologický priestor pre rozmanitú vodnú faunu a flóru, ale aj z hľadiska naviazanosti mnohých terestrických taxónov na vodu a vodné prostredie. Samotná prítomnosť permanentných kontinentálnych vôd zásadne ovplyvňuje výskyt a početnosť mnohých taxónov v krajine. Pramene, ako jasne definované habitaty v longitudinálnom profile vodného toku, okrem toho, že z veľkej časti prispievajú k vytváraniu charakteristického vzhľadu krajiny (Kříž 1983), tak výrazne prispievajú k lokálnej a regionálnej biodiverzite riečnej krajiny (Cantonati et al. 2006; Staudacher & Füreder 2007).

V súčasnosti je mnoho prameňov zachytených človekom a slúžia ako zdroje pitnej vody, čo sa odráža v poklese výdatnosti ich povrchového odtoku a následnej redukcii diverzity pramenných biocenóz (Erman & Erman 1995). Napriek týmto antropickým zásahom sa považujú za najmenej degradované vnútrozemské vodné habitaty vyznačujúce sa obzvlášť stabilnými fyzikálno-chemickými podmienkami vznikajúcimi z dôvodu priameho kontaktu s podzemnými vodami (Cantonati & Ortler 1998; Cantonati et al. 2006; Glazier 1998). Okrem toho, že tvoria vertikálny ekoton medzi podzemnými a nadzemnými tokmi, taktiež predstavujú priečne ekotony medzi vodným a terestrickým prostredím. Pramenné habitaty plošne zaberajú veľmi malé plochy, v čoho dôsledku poskytujú životný priestor len pre značne obmedzené množstvo taxónov vodnej fauny



Kušnírová A, Beracko P, Derka T, Bulánková E, Kodada J & Navara T, 2017. Taxocenosis of benthic macroinvertebrates in the karst springs of the Western Carpathians. Folia faunistica Slovaca 22: 67–82.

[in Slovak, with English abstract]

Received 17 October 2016

Accepted 23 December 2016

~

Published 31 July 2017



a flóry (Cantonati & Lange-Bertalot 2010; Nascimbene et al. 2011; Gerecke & Franz 2006).

Z priestorového hľadiska pramene v sebe odrážajú predovšetkým štruktúru a zložitosť rôznych vrstiev geologického podložia, čo sa následne odzrkadľuje v ich morfológických charakteristikách a fyzikálno-chemických atribútoch pramennej vody (permanentné/temporálne, s rýchlym prúdením/pomalým prúdením, teplotný režim, koncentrácia iónov atď.). Z časového hľadiska sa pramene vyznačujú len minimálnymi zmenami chemických, fyzikálnych a biologických podmienok v porovnaní s ostatnými habitatmi v riečnom kontinuu (Glazier 1991; Williams & Williams 1998). Z tohto pohľadu tak predstavujú veľmi vhodné modely pre štúdium vnútroduhových a medziduhových vzťahov panujúcich v akvatických biocenózach a tak prostredníctvom nich nám umožňujú pochopiť celkovú zložitosť štruktúrálnych a funkčných zložiek vodného ekosystému.

Na Slovensku sa výskumu krenobiocenóz venovalo viacero štúdií napr. Hrabě (1942), Krno (1982b, 1992), Košel (1994), Illéšová & Halgoš (1997). Mnohé ďalšie výskumy zamerané na biotu pramenísk boli súčasťou rozsiahlejších výskumov týkajúcich sa celých povodí v horských oblastiach Slovenska napr. Vtáčnik (Krno et al. 1995), Nízke a Vysoké Tatry (Krno 1982a), Malá Fatra (Krno 2002), Biele Karpaty (Krno 1994), Slovenský kras (Košel et al. 1997). Tieto práce poukázali na relatívne vysokú bohatosť a premenlivosť pramenných spoločenstiev bentosu.

Mnohé odborné publikácie identifikujú pramene ako významné „hotspoty“ diverzity a endemizmu a práve preto by im mala byť poskytnutá osobitná pozornosť a ochrana. Často slúžia ako refúgiá pre ohrozené a endemické druhy (Scarsbrook et al.

2007; Cantonati et al. 2006). Prihliadnuc na viaceré biotické a abiotické špecifiká krasových vyvieráčiek je cieľom tejto práce: **i.**, charakterizovať druhovú štruktúru a diverzitu taxocenóz bentických bezstavovcov krasových vyvieráčiek; **ii.**, identifikovať indikačné taxóny vyčlenených pramenných taxocenóz makrozoobentosu a **iii.**, otestovať signifikantnosť vplyv teplotného a altitudinálneho gradientu na biodiverzitu bentických krenobiocenóz.

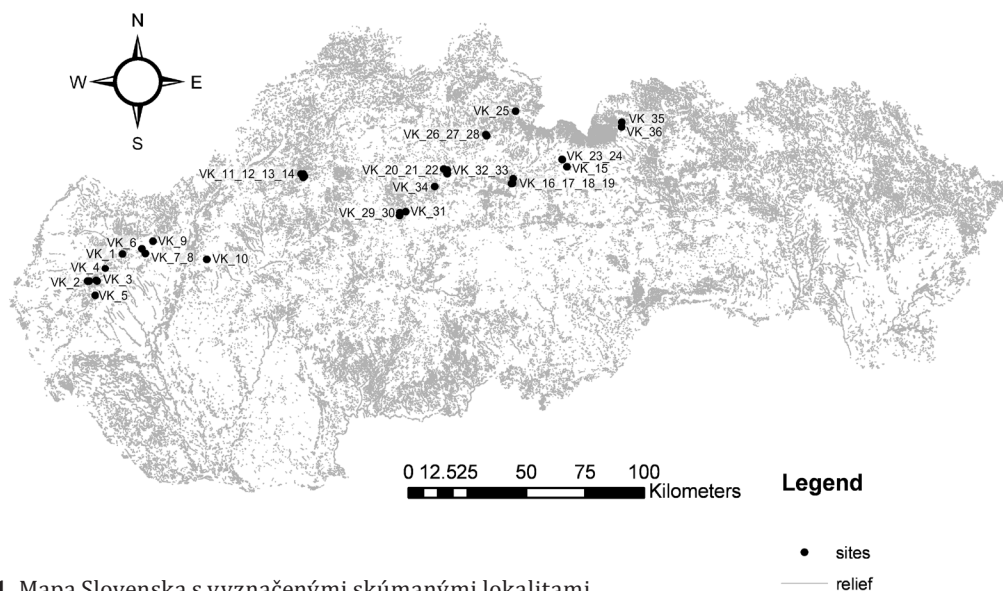
MATERIÁL A METÓDY

Skúmané lokality

Celkovo bolo vzorkovaných 36 krasových vyvieráčiek v 9 krasových územiach Slovenska (Tabuľka 1, Obrázok 1). Teplotný gradient vody v skúmaných krasových vyvieráčkach predstavoval 9 °C (4,6 – 13,6 °C), pričom pramene boli lokalizované od nadmorskej výšky 227 do 1208 m n. m.

Metódy

Výskum štruktúry spoločenstiev permanentnej a temporálnej zložky makrozoobentosu v krasových prameňoch Západných Karpát bol realizovaný celkovo na 36 lokalitách. Kvalitatívne vzorky makrozoobentosu boli odoberané na každej lokalite dvakrát ročne (jarný a jesenný aspekt) hydrobiologickou sieťkou (25 × 25 cm; priemer ôk – 300 µm) metódou „kicking technique“ a následne po odbere konzervované v 4% roztoku formaldehydu. Súčasne na skúmaných lokalitách boli zmerané GPS súradnice, nadmorská výška a teplota vody. V laboratóriu bol biologický materiál roztriedený do vyšších taxonomických skupín a ďalej fixovaný už v 70% etanole. Makrozoobentos bol následne určený do najnižšej možnej úrovne pomocou determinčných kľúčov: Buchar et al. (1995), Bauernfeind & Humpesch (2001), Glöer & Meier-Brook (2003),



Obrázok 1. Mapa Slovenska s vyznačenými skúmanými lokalitami.

Tabuľka 1. Fyziografické a fyzikálne charakteristiky skúmaných lokalít.

Ozn.	Názov toku	Geomorf. celok	Lokalita	Zemepisná šírka	Zemepisná dĺžka	Nadm. v. (m)	Priemer. T (°C)	Biotop
VK_1	Hlavina	Malé Karpaty	Prievaly	N48° 28' 43,1"	E17° 16' 15,8"	283	10,55 ± 0,2	reokrén
VK_2	Rajtárka	Malé Karpaty	Plav. Podhradie	N48° 28' 43,4"	E17° 16' 42,1"	298	8,5 ± 0,2	reokrén
VK_3	Kráľova studňa	Malé Karpaty	Plav. Podhradie	N48° 30' 7"	E17° 19' 21,6"	365	8,2 ± 0,3	reokrén
VK_4	Marcový prameň	Malé Karpaty	Plav. Mikuláš	N48° 29' 51"	E17° 19' 34"	380	8 ± 0,1	reokrén
VK_5	bez názvu	Malé Karpaty	Doľany	N48° 25' 28,1"	E17° 19' 15,4"	362	10,4 ± 1	limnokrén
VK_6	Stužková	Malé Karpaty	Jablonica	N48° 35' 38,8"	E17° 27' 20"	250	10,7 ± 0,1	limnokrén
VK_7	Pod Bacharkou (hore)	Malé Karpaty	Dobrá Voda	N48° 36' 6,2"	E17° 35' 15,1"	245	8,6	reokrén
VK_8	Pod Bacharkou (dole)	Malé Karpaty	Dobrá Voda	N48° 37' 10"	E17° 33' 41,6"	239	9,7	reokrén
VK_9	Chrenkech jarok	Malé Karpaty	Košariská	N48° 39' 15,2"	E17° 37' 10,8"	328	9,45 ± 1,3	reokrén
VK_10	Výtoky	Považský Inovec	Moravany	N48° 36' 6,7"	E17° 56' 20,2"	227	9,15 ± 0,3	reokrén
VK_11	bez názvu	Strážovské vrchy	Zliechov	N48° 57' 32,8"	E18° 26' 24,8"	692	7,3	reokrén
VK_12	Strážov	Strážovské vrchy	Zliechov	N48° 57' 32,6"	E18° 27' 07,3"	753	6,2 ± 1,7	reokrén
VK_13	Stredný	Strážovské vrchy	Zliechov	N48° 56' 54,3"	E18° 27' 28,0"	799	9,9 ± 3,9	reokrén
VK_14	Malinový prameň	Strážovské vrchy	Zliechov	N48° 56' 44,9"	E18° 27' 10,8"	734	6,2	reokrén
VK_15	teplica Varvas	Nízke Tatry	Vážec	N49° 3' 25,4"	E19° 58' 14,9"	788	7	limnokrén
VK_16	Hlbokô	Nízke Tatry	Jánska Dolina	N48° 59' 30,1"	E19° 40' 50,4"	774	9	reokrén
VK_17	Medzibrodie (dolná)	Nízke Tatry	Jánska Dolina	N48° 59' 44"	E19° 40' 23"	820	6	reokrén
VK_18	Medzibrodie (horná)	Nízke Tatry	Jánska Dolina	N48° 59' 44"	E19° 40' 23"	820	6	reokrén
VK_19	Nadina studnička	Nízke Tatry	Jánska Dolina	N49° 00' 27,6"	E19° 40' 24,2"	780	7,3	limnokrén
VK_20	Bukovinka1	Nízke Tatry	Nižné Matejkovo	N49° 00' 14,2"	E19° 16' 58,9"	642	13,6 ± 0,1	reokrén
VK_21	Bukovinka2	Nízke Tatry	Nižné Matejkovo	N49° 00' 14,7"	E19° 17' 0,8"	642	13,5	reokrén
VK_22	Bukovinka3	Nízke Tatry	Nižné Matejkovo	N49° 00' 12"	E19° 17' 7,7"	642	13,6 ± 0,1	reokrén
VK_23	Výver Pod Grúňom	Tatry	Východná	N49° 5' 10,8"	E19° 56' 39,8"	840	6,6	reokrén
VK_24	bez názvu	Tatry	Východná	N49° 5' 4,1"	E19° 56' 44,4"	800	7	limnokrén
VK_25	Brestovská vyv.	Zapadné Tatry	Zuberec	N49° 15' 29,3"	E19° 39' 19,4"	851	5,5 ± 0,8	reokrén
VK_26	Prosiecká vyv. 1	Chočské vrchy	Prosiek	N49° 09' 43,49"	E19° 29' 32,2"	705	8	reokrén

Tabuľka 1. pokračovanie.

Ozn.	Názov toku	Geomorf. celok	Lokalita	Zemepisná šírka	Zemepisná dĺžka	Nadm. v. (m)	Priemer. T (°C)	Biotop
VK_27	Prosiecká vyvieračka 2	Chočské vrchy	Prosiek	N49° 09' 29,3"	E19° 29' 49,9"	640	8,1	reokrén
VK_28	Prosiecká vyvieračka 3	Chočské vrchy	Prosiek	N49° 09' 26,5"	E19° 29' 52,9"	640	8,9	reokrén
VK_29	Lastovičia (dole)	Veľká Fatra	Harmanec	N48° 49' 44,2"	E19° 01' 41"	660	8,3	reokrén
VK_30	pod Túfnou	Veľká Fatra	Harmanec	N48° 50' 28,6"	E19° 01' 38"	796	8	reokrén
VK_31	Boboty	Veľká Fatra	Harmanec	N48° 50' 47,8"	E19° 03' 39"	638	8,7	reokrén
VK_32	Studnička	Veľká Fatra	Dogerské skaly	N49° 01' 38"	E19° 17' 21"	530	9,2	reokrén
VK_33	Jazierce	Veľká Fatra	Vlkoľnec	N49° 01' 5,9"	E19° 16' 54,5"	589	9,4 ± 0,2	reokrén
VK_34	Teplo	Veľká Fatra	Liptovské Revúce	N48° 57' 7,1"	E19° 13' 13,7"	671	7,4	reokrén
VK_35	Výver pod Štefanom	Belianske Tatry	-	N49° 14' 31,2"	E20° 09' 46,8"	1116	5,3	reokrén
VK_36	Dolina 7 prameňov	Belianske Tatry	-	N49° 13' 23,7"	E20° 16' 36,5"	1208	4,6	reokrén

Horsák (2003), Krno (2013), Krno & Derka (2011), Ložek (1956), Neubert & Nesemann (1999), Rozkošný (1980), Sundermann et al. (2007), Timm (2009).

Pre vyčlenenie skupín pramenných taxocenóz na základe taxonomického zloženia spoločenstiev bola použitá klastrová analýza s Jaacardovým indexom podobnosti a s Wardovým klasifikačným algoritmom. Optimálny počet klastrov bol identifikovaný na základe D indexu (Lebart et al. 2000) a následne bola podobnosť takto vyčlenených taxocenóz testovaná v analýze podobnosti (ANOSIM) s vzdialenosťami použitými v klastrovej analýze. Stálosť identifikovaných klastrov bola testovaná metódou „bootstrapping“. Pre zobrazenie pozície vyčlenených taxocenóz v ordinačnom diagrame bola použitá „medzi skupinovú analýzu hlavných koordinát“. Gradienty nadmorskej výšky lokality a teploty vody na lokalitách boli do predchádzajúcich analýz vložené ako suplementárne premenné a testované ich korelácie s vytvorenými prvými dvomi osami ordinačnej analýzy. K identifikácii charakteristických druhov pre vyčlenené taxocenózy bola použitá analýza indikátorových druhov. Signifikantnosť vzťahu medzi nadmorskou výškou a teplotou vody prameňa vs. taxonomické bohatstvo spoločenstiev bola testovaná vhodným regresným modelom. Všetky štatistické analýzy boli vytvorené v programe R 3.1.0 (R Core Team 2014). Pre príslušné typy analýz boli použité knižnice: ‘Vegan 2.0.10’ (Oksanen et al. 2012), ‘indicspecies’ (De Cáceres 2013), ‘NbClust’ (Charrad et al. 2015), ‘pvclust’ (Suzuki & Shimodaira 2015).

VÝSLEDKY

Na 36 skúmaných lokalitách sme determinovali 116 taxónov makrozoobentosu, patriacich do 10 vyšších taxonomických skupín tj. Turbellaria (3 druhy), Oligochaeta (12 druhov), Hirudinea (1 druh), Mollusca (3 druhy), Crustacea (3 druhy), Ephemeroptera (19 druhov), Plecoptera (12 druhov), Trichoptera (36 druhov), Coleoptera (14 druhov), Diptera (13 druhov).

Na základe taxonomického zloženia bolo pomocou klastrovej analýzy, D indexu a ANOSIM identifikovaných 5 signifikantne odlišných skupín pramenných spoločenstiev ($R = 0.57$, $p < 0.01$; Obrázok 2, Tabuľka 2).

Klaster „a“ zahŕňa spoločenstvo makrozoobentosu prameňov Západných Tatier, Chočských vrchov a Veľkej Fatry, ktoré je determinované až 10 taxónmi (Tabuľka 3), patriacimi hlavne do radu Trichoptera (napr. *Rhyacophila tristis*, *R. vulgaris*, *Timodes dives*, *Plectrocnemia conspersa*). Klaster „b“ zahŕňa spoločenstvá makrozoobentosu vyvieračiek Považského Inovca, časti Malých Karpát a Strážovských vrchov, pričom indikačným druhmi pre takto vyčlenenú taxocenózu sú druhy *Polycelis felina*, *Electrogena ujhelyi* a *Agapetus fuscipes*. Klaster „c“ je vytvorený spoločenstvami vyvieračiek hlavne západnej strany Malých Karpát, pre ktoré indikátorovým taxónom je druh *Wormaldia occipitalis*. Klaster „d“ zahŕňa spoločenstvá makrozoobentosu prameňov lokalizovaných v Strážovských vrchoch, Veľkej Fatre, Nízkych Tatrách, Vysokých a Belianskych Tatrách. Indikačnými druhmi pre takto vytvorené spoločenstvo sú tri druhy z radu

Tabuľka 2. Výsledky párového porovnania podobnosti spoločenstiev v analýze ANOSIM.

V tabuľke sú zobrazené R hodnoty a k nim permutované p hodnoty (4999 permutácií) s bonferroniho korekciou. Vysvetlivky: a, b, c, d, e – predstavujú identifikované spoločenstvá v klastrovej analýze – pozri Obrázok 2. Úroveň preukaznosti rozdielu: * < 0.05, **p < 0.01.

skupina	a	b	c	d	e
a	–	0.49*	0.70**	0.66**	0.60**
b		–	0.65*	0.51**	0.48**
c			–	0.82**	0.65**
d				–	0.46**
e					–

Plecoptera tj. *Leuctra major*, *L. braueri*, *Protonemura auberti* a jeden druh z radu Coleoptera tj. *Elmis latreillei*. Pre klastery „e“ nebol identifikovaný žiadny indikátorový druh.

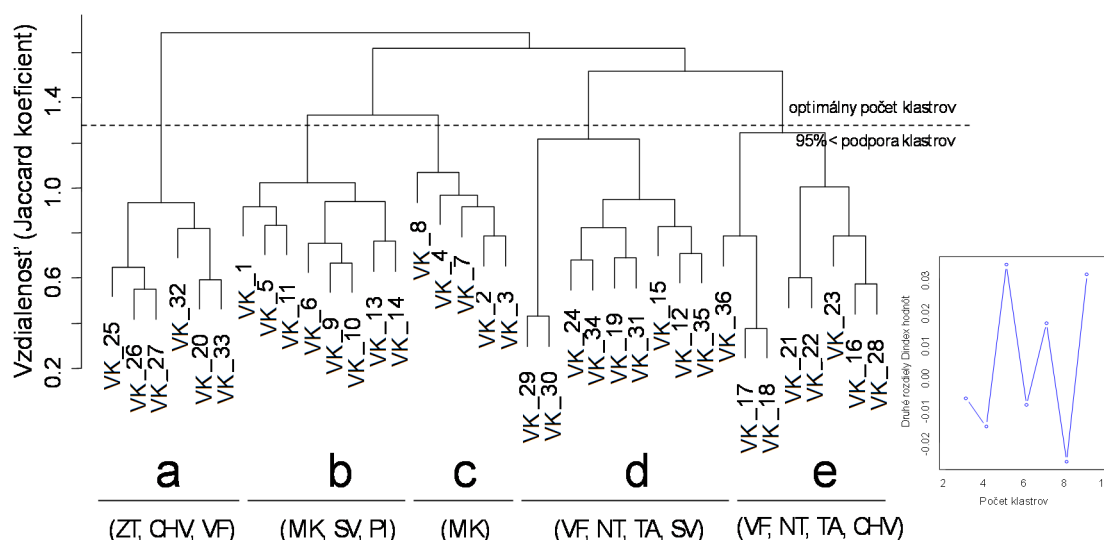
Z ordinačnej analýzy (Obrázok 3) je vidieť, že najvyššia variabilita v druhovom zložení spoločenstiev s výrazným prekryvom konfidenčných elips bola zaznamenaná u klastrov „d“ a „e“. Gradient prvej ordinačnej osi možno charakterizovať ako teplotný gradient prameňov a gradient druhej ordinačnej osi ako gradient nadmorskej výšky vyvieracích (Tabuľka 4, Obrázok 4).

Na základe analýzy vzťahu medzi taxonomickým bohatstvom spoločenstva (spe_rich) versus nadmorská výška a teplota vody prameňa nebola identifikovaná žiadna signifikantná závislosť (Obrázok 5, Tabuľka 5).

Tabuľka 3. Zoznam indikátorových druhov pramenných spoločenstiev makrozoobentosu vyčlenených v klastrovej analýze.

a, b, c, d, e – predstavujú identifikované spoločenstvá v klastrovej analýze – pozri Obrázok 2. Úroveň preukaznosti rozdielu: * < 0.05, **p < 0.01.

skupina_a	perm_stat	p- hodnota
<i>Rhyacophila tristis</i>	0.913	0.001 ***
<i>Rhyacophila vulgaris</i>	0.899	0.001 ***
<i>Protonemura intricata</i>	0.758	0.001 ***
<i>Dugesia gonocephala</i>	0.722	0.001 ***
<i>Tinodes dives</i>	0.707	0.001 ***
<i>Baetis alpinus</i>	0.667	0.006 ***
<i>Isoperla sudetica</i>	0.658	0.007 ***
<i>Plectrocnemia conspersa</i>	0.631	0.011 *
<i>Gammarus balcanicus</i>	0.62	0.02 *
<i>Pseudopsilopteryx zimneri</i>	0.577	0.044 *
skupina_b		
<i>Polycelis felina</i>	0.808	0.002 **
<i>Electrogena ujhelyi</i>	0.707	0.005 **
<i>Agapetus fuscipes</i>	0.612	0.02 *
skupina_c		
<i>Wormaldia occipitalis</i>	0.632	0.018 *
skupina_d		
<i>Leuctra major</i>	0.745	0.004 **
<i>Elmis latreillei</i>	0.681	0.005 **
<i>Leuctra braueri</i>	0.673	0.009 **
<i>Protonemura auberti</i>	0.657	0.004 **

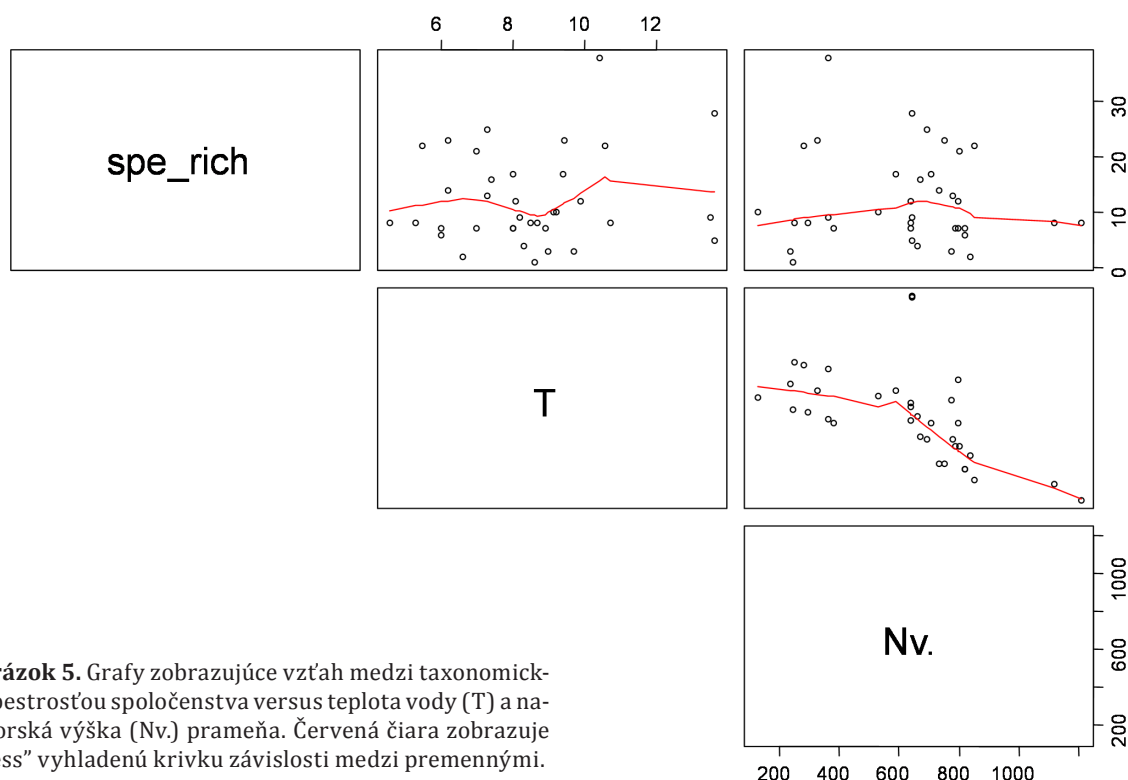
**Obrázok 2.** Dendrogram klasifikácie analyzovaných pramenných spoločenstiev. Prerušovaná čiara určuje najoptimálnejší počet klastrov na základe D indexu.

MK – Malé Karpaty, PI – Považský Inovec, SV – Strážovské vrchy, VF – Veľká Fatra, NT – Nízke Tatry, CHV – Chočské vrchy, ZT – Západné Tatry, TA – Vysoké a Belianske Tatry.

DISKUSIA

Obdobie štvrtohorného pleistocénu, sa považuje za posledné veľmi významné obdobie z hľadiska vplyvu na štruktúrne zloženie spoločenstiev vodných bezstavovcov. Mnoho druhov bolo nútených sa v chladných periódach tohto obdobia ukrývať v oblastiach tzv. glaciálnych refúgií, kde nachádzali vhodné podmienky na prežitie, a následne po ich zlepšení mohli expandovať. Existencia a identifikácia takýchto refúgií v európskych pohoriach tak môže výrazne prispieť k vysvetleniu súčasných distribučných vzorov jednotlivých taxónov a zároveň poodhaliť príčinu aktuálneho taxonomického zloženia bentických spoločenstiev v európskych povodiach. Pri analýze taxonomického zloženia skúmaných krenobiocenóz sa nám podarilo vyčleniť 5 preukazne odlišných skupín spoločenstiev. Prvá vyčlenená skupina „a“, zahŕňala krásné vyvierajúce Veľkej Fatry, Chočských vrchov a Západných Tatier s najväčším počtom indikátorových druhov. Tento typ vyvieráčiek charakterizovali druhy z radu Trichoptera ako *Rhyacophila tristis*, *Rhyacophila vulgaris*, *Plectrocnemia conspersa* a *Tinodes dives*. Výskyt všetkých štyroch druhov sa viaže prevažne k prameňom a tokom s výrazne turbulentným prúdením horského až vysokohorského pásma (Šporka et al. 2003, Botosaneanu & Giudicelli 2004). V práci Coppa et al. (2012) bol druh *Rhyacophila tristis* charakterizovaný ako horský druh široko obývajúcí územia od Pyrenejského polostrova cez Turecko po Ukrajinu. Obidva druhy sú považované za striktné reobionty preferujúce prevažne vyššie položené väčšie toky (Šporka et al. 2003).

Z radu Plecoptera boli indikačnými druhmi pre vyvierajúce zaradené do klastra „a“ druhy *Isoperla sudetica* a *Protonemura intricata*. V práci Šporka et al. (2003) je druh *Isoperla sudetica* charakterizovaný ako preferujúci pramene až epiritralové toky s turbulentným prúdením. Druh *Isoperla sudetica* (Plecoptera, Perlodidae) sa v štúdií Krno et al. (2013) v Tatranských tokoch ukázal ako náchylný na odlesnenie. Z radu Ephemeroptera bol indikačný druh tejto skupiny druh *Baetis alpinus* (Ephemeroptera, Baetidae), vyskytujúci sa dominantne v studených horských tokoch (Sartori & Landolt 1999; Šporka et al. 2003). Taktiež je veľmi početný v horských tokoch a riekach vyšších nadmorských výšok s vyššou rýchlosťou prúdu a turbulentným prúdením (Derka 2003; Bauernfeind & Soldán 2012). Všeobecne sa v rámci Európy nevyskytuje v tokoch teplejších ako 20 °C (Sartori & Landolt 1999). Druh *Gammarus balcanicus* (Amphipoda, Gammaridae) bol jediným zástupcom radu Amphipoda začlenený do klastra „a“. Ide o veľmi široko rozšírený druh v tokoch Európskych pohorí (Mamos et al. 2014), pričom je definovaný ako druh preferujúci vyššie položené, prúdiace a čisté toky horského stupňa (Šporka et al. 2003). Na základe typu vyvieráčiek vyčlenenú skupinu „a“ tvorili teda väčšie jaskynné vyvierajúce s dominantne turbulentným prúdením, napájajúce priamo toky už epi- až metaritrálového charakteru. Tento fakt je dokumentovaný aj ekologickými charakteristikami indikátorových druhov tejto skupiny tj. druhy hojne vyskytujúce sa aj v ritrálovom úseku toku (Sartori & Landolt 1999, Krno 2000, Šporka et al. 2003, Bojková et al. 2012,



Obrázok 5. Grafy zobrazujúce vzťah medzi taxonomickou pestrosťou spoločenstva versus teplota vody (T) a nadmorská výška (Nv.) prameňa. Červená čiara zobrazuje „loess“ vyhladenú krivku závislosti medzi premennými.

Grabowski & Mamos 2011, Beracko & Lukáš 2012, Žiak 2013, Kalaninová et al. 2014).

Druhá vyčlenená skupina pramenísk „b“ zahŕňala spoločenstvá makrozoobentosu vyvieraciek Považského Inovca, časti Malých Karpát a Strážovských vrchov s rozsahom teploty vody od 8 – 10 °C. Pre túto skupinu indikátorovými druhmi boli *Polycelis felina* (Turbellaria, Planariidae), druh *Electrogena ujhelyi* (Ephemeroptera, Heptageniidae) a druh *Agapetus fuscipes* (Trichoptera, Glossosomatidae). Druh *Polycelis felina* osídľuje dominantne podhorské až horské úseky tokov, v ktorých na rozdiel od druhu *Crenobia alpina* preferuje práve pomaly tečúce až lenticke úseky (Beauchamp & Ullyott 1932, Reynoldson 1983). Larvy druhu *E. ujhelyi* sa svojim výskytom viažu na štrkové až kamenné dná tokov s výraznými nánosmi hrubej partikulovanej organickej hmoty (Řezníčková et al. 2010). Druh *A. fuscipes* taktiež preferuje skôr malé toky s jemnejším substrátom tj. od fytálu až po okruhlíaky (Šporka et al. 2003). Všetky tieto tri druhy sú vo všeobecnosti charakterizované ako druhy tolerantné k výraznému sezónnemu kolísaniu prietokov a teda sú súčasťou biocenózy práve intermittentných vodných tokov (Ladle & Bass 1981, Nijboer 2004, Řezníčková et al. 2013). Na základe ekologických charakteristík indikačných druhov a vizuálnych atribútov habitatu táto skupina zahrnuté práve čiastočne vysychajúce krasové pramene rekrenného charakteru.

Pre spoločenstvo pramenísk skupiny „c“ bol indikátorovým taxónom potočník *Wormaldia occipitalis*. Tento druh je typický pre malé a plytké pramene (Edington & Hildrew 1981). V našom výskume sa vyskytoval v troch drobných temporálnych vyvieracích Malých Karpát, čo len potvrdzuje literárne poznatky o habitatových preferenciách tohto druhu.

Skupina „c“ zahŕňa menšie lesné vyvieracky Strážovských vrchov, Veľkej Fatry, Nízkych Vysokých a Belianskych Tatier. Táto skupina je charakteristická indikačnými druhmi (*Elmis latreillei*, *Leuctra braueri*, *Leuctra major*, *Protonemura auberti*), ktoré sú viazané na chladné pramene s jemnejším substrátom a nižšou rýchlosťou prúdu (Hebauer 1994, Krno et al. 1996, Šporka et al. 2003, Elliott, 2008). Všetky indikátorové druhy tejto skupiny majú z hľadiska pozdĺžnej zonácie ťažisko výskytu od krenálu po metaritrál (Krno et al. 1996, Šporka et al. 2003, Krno & Žiak 2012, Krno et al. 2015).

Pre poslednú skupinu vyvieraciek „e“ nebol identifikovaný žiaden indikátorový druh, pravdepodobne z dôvodu značného taxonomického prekryvu tohto spoločenstva hlavne so spoločenstvom vyvieraciek vyčlenených v skupine „d“.

Obidva z testovaných gradientov prostredia tj. teplota vody prameňa a nadmorská výška boli vysoko korelované s teoretickým gradientom prostredia

zachytenom v prvých dvoch ordinačných osiach gradientovej analýzy. Gradient nadmorskej výšky a teploty prameňa sa ukázal vo viacerých štúdiách týkajúcich sa krasových prameňov (napr. Barquín & Death 2009, Wigger et al. 2015, Fumetti & Blattner 2016) ako významný prediktor taxonomického zloženia benthických spoločenstiev. Na druhej strane, obidva tieto environmentálne parametre sa ukázali ako nevýznamné pre vysvetlenie rôznorodosti v druhovej pestrosti skúmaných spoločenstiev. Podobný záver bol vyvodený aj pri výskume biodiverzity benthických spoločenstiev krasových prameňov Kantábrijských vrchov (Barquín & Death 2009).

POĎAKOVANIE

Tento výskum bol podporený grantovou agentúrou VEGA projekt číslo 1/0255/15. Poďakovanie patrí aj Alexandre Rogánskej a Kataríne Gregušovej za pomoc pri terénnom výskume.

LITERATÚRA

- Bauernfeind E & Humpesch UH, 2001. Die Eintagsfliegen Zentraleuropas (Insecta: Ephemeroptera): Bestimmung und Ökologie. Verlag des Naturhistorischen Museums, Wien. 239 pp.
- Barquín J & Death RG, 2009. Physico-chemical differences in karst springs of Cantabria, northern Spain: Do invertebrate communities correspond? Aquat. Ecol., 43: 445–455.
- Bauernfeind E & Soldán T, 2012. The Mayflies of Europe (Ephemeroptera). Apollo Books, Ollerup. 781 pp.
- Beauchamp RSA, & Ullyott P, 1932. Competitive relationships between certain species of freshwater triclads. J. Ecol., 20: 200–208.
- Beracko P & Lukáš J, 2012. Časopriestorové zmeny spoločenstva potočníkov (Trichoptera) toku Demänovka. Folia Faun. Slov., 17: 11–20.
- Bojková J, Komprdová K, Soldán T & Zahrádková S, 2012. Species loss of stoneflies (Plecoptera) in the Czech Republic during the 20th century. Freshw Biol., 57: 2550–2567.
- Botosaneanu L & Giudicelli J, 2004. Contributions to the knowledge of the fauna of caddisflies (Insecta: Trichoptera) from south-east France, with description of new taxa. Annales de Limnologie - International Journal of Limnology, 40: 15–32.
- Buchar J, Ducháč V & Lellák J, 1995. Klíč k určování bezobratlých. Scienta, Praha. 285 pp.
- Cantonati M & Ortler K, 1998. Using spring biota of pristine mountain areas for long term monitoring- Hydrology, Water resources and Ecology in Headwaters. IAHS Publ., 248: 379–385.
- Cantonati M, Gerecke R & Bertuzzi E, 2006. Springs of the Alps - sensitive ecosystems to environmental change: from biodiversity assessments to long-term studies. Hydrobiologia, 562: 59–96.
- Cantonati M & Lange-Bertalot H, 2010. Diatom biodiversity of springs in the Berchtesgaden National Park (northern Alps, Germany), with the ecological and morphological characterization of two species new to science. Diatom Research, 25: 251–280.

- Charrad M, Ghazzali N, Boiteau V & Niknafs A, 2013. NbClust: An examination of indices for determining the number of clusters. Version 1.4.
- Coppa G, Graf W & Tachet H, 2012. A revised description of the larvae of three species of the *Rhyacophila tristis* group: *Rhyacophila aquitanica*, *Rhyacophila pubescens* and *Rhyacophila tristis* (Trichoptera: Rhyacophilidae). *International Journal of Limnology*, 48: 215–223.
- De Cáceres M, 2013. How to Use the Indicspecies Package. R Package Version 1.6.7.
- Derka T, 2003. Mayflies (Ephemeroptera) of the gidra river basin. *Acta Zoologica Universitatis Comenianae*, 45: 41–45.
- Elliott JM, 2008. The ecology of riffle beetles (Coleoptera: Elmidae). *Freshw. Biol.*, 1: 189–203.
- Erman NA. & Erman DC, 1995. Spring permanence, Trichoptera species richness, and the role of drought. *Kans J. Entomol. Soc.*, 68: 50–64.
- Gerecke R & Franz H, 2006. Quellen im Nationalpark Berchtesgaden. *Forschungsbericht*, 51: 1–272.
- Glazier DS, 1991. The fauna of North American temperate cold springs: patterns and hypotheses. *Freshwat. Biol.*, 26: 527–542.
- Glazier DS, 1998. Springs as model systems for ecology and evolutionary biology: a case study of *Gammarus minus* Say (Amphipoda) in mid-Appalachian springs differing in pH and ionic content. In: Botosaneanu L (ed): *Studies in crenobiology*. Blackhuys Publishers, Leiden. pp. 251–261.
- Glöer P & Meier-Brook C, 2003. Süßwassermollusken (Ein Bestimmungsschlüssel für die Bundesrepublik Deutschland). *Deutscher Jugendbund für Naturbeobachtung, Hamburg*. 134 pp.
- Grabowski M & Mamos T, 2011. Contact zones, range boundaries, and vertical distribution of three epigean gammarids (Amphipoda) in the Sudeten and Carpathian mountains (Poland). *Crustaceana*, 84: 153–168.
- Hebauer F, 1994. Entwurf eine Entomosoziologie aquatischer Coleoptera in Mitteleuropa (Insecta, Coleoptera, Hydradephaga, Hydrophiloidea, Drypoidea). *Lauterbornia*, 19: 43–57.
- Horsák M, 2003. How to sample mollusc communities in mires easily. *Malacologica Bohemoslovaca*, 22: 11–14.
- Hrabě S, 1942: Poznámky o zvířene ze studní a pramenů na Slovensku. *Sborník Přírodov. Klubu v Brně*, 24: 23–30.
- Illéšová D & Halgoš J, 1997. The typification of spring areas according to black fly coenoses in Slovakia (Diptera, Simuliidae). *Folia Facultatis Scientiarum Naturalium Universitatis Masarykianae Brunensis Biologia*, 95: 57–61.
- Kalaninová D, Bulánková E & Šporka F, 2014. Caddisflies (Trichoptera) as good indicators of environmental stress in mountain lotic ecosystems *Biologia*, 69: 1030–1045.
- Košel V, 1994. Fauna prameňov a vyvieráčiek. In: Rozložník, M & Karasová, E (eds): *Slovenský kras – Chránená krajinná oblasť – biosférická rezervácia*. Osveta, Martin, pp. 235–238.
- Košel V, Hudec I, Rozložník M, 1997. Malacostraca of the Biosphere Reserve of the Slovak Karst and the adjacent regions. In: Tóth E & Horváth R (eds): *Proceedings of the „Research, conservation, management“ Conference*. Vol. 1. Aggtelek, pp. 421–425.
- Krno I, 1982a. Štruktúra a dynamika spoločenstiev makrozoobentosu riečky Ľupčianky a jej prítokov (Nízke Tatry). *Biologické práce SAV*, 28: 1–128.
- Krno I, 1982b. Typológia tečúcich vôd a prameňov povodia rieky Belej na základe taxocenóz pošvatiek (Plecoptera). *Zborník prác o Tatranskom národnom parku*. Osveta: 193–196.
- Krno I, 1992. Makrozoobentos pramenísk v CHKO Veľká Fatra. *Ochrana prírody* 1: 107–116.
- Krno I, 1994. Pošvatky (Plecoptera) Bielych Karpát [Stoneflies (Plecoptera) of the White Carpathians]. *Acta Musealia*, 5: 5–11.
- Krno I, 2000. Stoneflies (Plecoptera) in some volcanic mountain range of the West Carpathians (Slovakia) and the impact of human activities. *Limnologica*, 30: 341–350.
- Krno I, 2002. Stoneflies (Plecoptera) of the national Nature Reserve Rozsutec (National Park Malá Fatra). *Folia faunistica Slovaca*, 7: 25–29.
- Krno I, 2013. Pošvatky (Plecoptera): Determinačný kľúč pre hydrobiológov. *Výskumný ústav vodného hospodárstva, Bratislava*. 64 pp.
- Krno I, Tomajka J, Tirjaková E, Bulánková E, Halgoš J & Košel V, 1995. Vplyv kyslých zrážok na faunu pramenísk pohoria Vtáčnik. *Rosalia*, 10: 21–34.
- Krno I, Šporka F, Tirjaková E, Bulánková E, Deván P, Degma P, Bitušík P, Kodada J, Pomichal R & Hullová D, 1996. *Limnology of the Turiec river basin (West Carpathians, Slovakia)*. *Biologia*, 2: 1–122.
- Krno I & Derka T, 2011. Determinačný kľúč pre hydrobiológov. *Výskumný ústav vodného hospodárstva, Bratislava*. 63 pp.
- Krno I & Žiak M, 2012. Macrodistributions and microdistributions of stoneflies of calcareous submontane rivers of the West Carpathians, with different land cover. *Aquatic Insects*, 34: 65–84.
- Krno I, Šporka F & Stefkova E, 2013. The influence of environmental variables on larval growth of stoneflies (Plecoptera) in natural and deforested streams. *Biologia*, 68: 950–960.
- Krno I, Vašková A & Šporka F, 2015. Stoneflies (Plecoptera) taxocoenoses of the aquatic ecosystems of the Demänovka River Basin (Low Tatras) influenced by erosion. *Folia faunistica Slovaca*, 20: 113–129.
- Kříž H, 1983. *Hydrologie podzemních vod*. Academia, Praha. 289 pp.
- Ladle M & Bass JAB, 1981. The ecology of a small chalk stream and its responses to drying during drought conditions. *Arch. Hydrobiol.*, 90: 448–466.
- Lebart L, Morineau A & Piron M, 2000. *Statistique Exploratoire Multidimensionnelle*. Dunod, Paris. 349 pp.
- Ložek V, 1956. *Klíč československých měkkýšů*. Slov. akad. Vied, Bratislava. 437 pp.
- Mamos T, Wattier R, Majda A, Sket B & Grabowski M, 2014. Morphological vs. molecular delineation of taxa across montane regions in Europe: The case study of *Gammarus balcanicus* Schäferna, 1922 (Crustacea: Amphipoda). *Journal of Zoological Systematics & Evolutionary Research*, 52: 237–248.
- Nascimbene J, Spitale DH & Cantonati M, 2011. Congruencies between photoautotrophic groups in springs of the Italian Alps: implications for conservation strategies. *Journal of Limnology*, 70: 3–8.
- Neubert E & Nesemann H, 1999. Annelida, Clitellata: Branchiobdellida, Acanthobdellida, Hirudinea. *Spektrum Akademischer Verlag GmbH Heidelberg, Berlin*. 178 pp.

- Nijboer R, 2004. The ecological requirements of *Agapetus fuscipes* Curtis (Glossosomatidae), a characteristic species in unimpacted streams. *Limnologia*, 34: 213–223.
- Oksanen J, Blanchett FG, Kindt R, Legendre P, Minchin PR, O'Hara RB, Simpson GL, Solymos P, Stevens MHM & Wagner H, 2012. *Vegan: community Ecology Package*. R Package 2.0.3, //CRAN.R-project.org/package=vegan.
- R Core Team, 2014. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <http://www.R-project.org/>.
- Reynoldson TB, 1983. The population biology of Turbellaria with special reference to the freshwater triclads of the British Isles. *Adv. Ecol. Res.*, 13: 235–326.
- Rozkošný R, 1980. Klíč vodních larev hmyzu. Academia, Praha. 521 pp.
- Řezníčková P, Soldán T, Pařil P & Zahrádková S, 2010. Comparison of mayfly (Ephemeroptera) taxocenes of permanent and intermittent Central European small streams via species traits. *Biologia*, 65: 720–729.
- Řezníčková P, Tajmrová P, Pařil P & Zahrádková S, 2013. Effect of drought on the composition and structure of benthic macroinvertebrate assemblages - a case study. *Acta Univer. Agricul. et Silvicol Mendel. Brun.*, 16: 1853–1865.
- Sartori M & Landolt P, 1999. Atlas de distribution des éphémères de Suisse (Insecta, Ephemeroptera). Centre Suisse de Cartographie de la Faune, Neuchâtel. 214 pp.
- Scarsbrook M, Barquín J & Gray D, 2007. New Zealand coldwater springs and their biodiversity. Science for conservation 278. Department of Conservation, Wellington, New Zealand.
- Sundermann A, Lohse S, Beck LA & Haase P, 2007. Key to the larval stages of aquatic true flies (Diptera), based on the operational taxa list for running waters in Germany. *Ann. Limnol. – Int. J. Lim.*, 43: 61–74.
- Suzuki R & Shimodaira H, 2015. Hierarchical Clustering with P-Values via Multiscale Bootstrap Resampling. R Package Version 2.0-0.
- Staudacher K & Füreder L, 2007. Habitat Complexity and Invertebrates in Selected Alpine Springs (Schütt, Carinthia, Austria). *Internat. Rev. Hydrobiol.*, 92: 465–479.
- Šporka F. (Ed.), 2003. Vodné bezstavovce (makroinvertebráta) Slovenska, súpis druhov a autekologické charakteristiky. Slovenský hydrometeorologický ústav, Bratislava. 590 pp.
- Timm T, 2009. A guide to the freshwater Oligochaeta and Polychaeta of Northern and Central Europe. *Lauterbornia*, 66: 1–235.
- von Fumetti S & Blattner L, 2016. Faunistic assemblages of natural springs in different areas in the Swiss National Park: a small-scale comparison. *Hydrobiologia*, in press. DOI: 10.1007/s10750-016-2788-5.
- Wigger FW, Schmidlin L, Nagel P & von Fumetti S, 2015. Macroinvertebrate assemblages of natural springs along an altitudinal gradient in the Bernese Alps, Switzerland. *Annales de Limnologie*, 51: 237–247.
- Williams DD & Williams NE, 1998. Invertebrate communities from freshwater springs: what can they contribute to pure and applied ecology? In: Botosaneanu L. (Ed.), *Studies in Crenobiology. The biology of springs and springbrooks*. Backhuys Publishers, Leiden: 251–261 pp.
- Žiak M, 2013. Rozšírenie a diverzita pošvatiek (Plecoptera) Slovenska na základe vybraných enviromentálnych faktorov. Dizertačná práca, Prírodovedecká fakulta Univerzity Komenského v Bratislave, Slovensko.

Apendix. Pokračovanie.

[illegible]

