

Kontinentálne vodstvo

Tomáš Derka

Hoci vody pokrývajú iba 2% povrchu pevnín a na pevnine sa nachádza len 2,8% z celkového množstva vody na Zemi, aj toto relatívne nepatrné množstvo vytvára rozmanité biotopy osídlené množstvom organizmov. Táto pestrosť je o to prekvapujúcejšia, keď si uvedomíme, že prevažná väčšina vody je viazaná v kontinentálnych a horských ľadovcoch (2,24% z celkového množstva), zatiaľ čo v podzemných vodách sa nachádza 0,61%, v jazerách 0,009%, v atmosfére 0,001% a v riekach len 0,0001%. Kontinentálne vodstvo nepredstavuje jednotný bióm, naopak rozmanité typy sladkovodných ekosystémov nachádzame v rôznych zemepisných šírkach, nadmorských výškach ako i pod povrchom zeme. Vodné prostredie má mnohé špecifiká, ktorými sa odlišuje od suchozemského, ale aj od morského prostredia, a ktoré pôsobia naprieč geografickými oblasťami.

V **podzemných vodách** nachádzajú ich obyvatelia špecifické podmienky, ako je absolútna tma, väčšinou stála teplota rovná priemernej ročnej teplote vzduchu v danej oblasti a stály obsah vo vode rozpustených plynov (hlavne kyslíka). Rozlišujeme puklinové vody, vyskytujúce sa napr. v krasových oblastiach a vody nachádzajúce sa v jemných sedimentoch, kde vyplňajú drobné medzery. Medzi týmito dvoma typmi podzemných vôd sú rozdiely spočívajúce najmä vo veľkosti priestoru, ktorý je vo vodách v jemných sedimentoch veľmi obmedzený, zatiaľ čo pri puklinových vodách sa tento faktor uplatňuje iba zriedka. Veľmi často tu nachádzame rozdiely aj v potravných zdrojoch, ktoré sú v puklinových vodách zvyčajne bohatšie. Je to dané obohacovaním vôd zo sedimentov a z trusu netopierov v jaskyniach. Najviac živín je v jaskyniach, do ktorých vnikajú ponorné rieky, prinášajúce rozmanité živiny z povrchu.

Povrchové vody rozdeľujeme na základe prítomnosti, resp. neprítomnosti prúdenia vody na **tečúce (lotické)** a **stojaté (lenitické)**. Hlavným faktorom prostredia v **tečúcich vodách** je (zvyčajne) jednosmerné prúdenie vody, na ktoré sa museli ich obyvatelia adaptovať. Väčšina života vodných tokov je viazaná na ich dno. Až vo väčších nížinných tokoch sa objavuje **planktón**. Podľa veľkosti rozlišujeme vodné toky od prameňov a pramenných stružiek, cez horské a podhorské potoky, rieky až po veľtoky. Podľa hydrologického režimu rozlišujeme **toky trvalé (permanentné)** a **občasné (temporálne)**, vyskytujúce sa v arídnych a semiarídnych oblastiach v obdobiach dažďov. Takisto ich nachádzame v tropických oblastiach so zvýraznenou sezonalitou zrážok a v miernom pásme kde ich naplňuje voda z topiacich sa snehov. **Efemérne toky** sa vytvárajú na niekoľko hodín alebo dní na púšťach po výdatnejších dažďoch, ktoré sú zriedkavé a nepredvídateľné.

Medzi **stojaté** vody patrí nesúrodá skupina vodných biotopov, ktorých jednotiacou charakteristikou je absencia prúdenia vody. Zaraďujeme sem (a) veľké vodné nádrže, prirodzené aj umelé, trvalé alebo periodické (jazera, priehrady, rybníky, staré riečne ramená); (b) trvalé alebo periodické drobné vodné nádrže (dažďové a snehové mláky, nádržky v priehlbéninách skál (litotelmy), stromov (dendrotelmy) a vytvorené rastlinami, napr. broméliami (fytotelmy); (c) saliny – vody so zvýšeným obsahom solí; (d) zazemňované a prechodné biotopy (močiare a rašeliniská).

Hydrologický cyklus

Až do 16. storočia ľudia verili, že rieky vznikajú infiltráciou oceánskej vody do kontinentálnych hornín, z ktorých vytekajú vo forme prameňov. Dnes vieme, že voda koluje v atmosfére v tzv. vodnom alebo **hydrologickom cykle**. Hydrologický cyklus opisuje nepretržitý kolobeh vody z atmosféry na zemský povrch a do oceánov. Vznik a existencia kontinentálnych vôd sú závislé od atmosférických zrážok a kolobehu vody v biosfére, pričom prechádzajú cez **atmosferický stupeň**. Priemerné ročné zrážky sú 520 000 km³ vody, teda 1 010 mm/rok. Priemerný obsah vody v atmosfére je zhruba 12 400

km³, zdržanie vody v atmosfére je teda iba 8,9 dňa a za rok sa objem atmosferickej vody vymení 41,8-krát. Keď sa voda dostane vo forme zrážok na pevninu, pohybuje sa viacerými cestami. Ešte pred tým než sa dostane do vodných tokov, sa časť vody **evapotranspiráciou** vráti hneď po dopade na zem späť do atmosféry. Časť zrážok dopadne na rastliny, z ktorých sa odparí alebo je absorbovaná rastlinami a preto sa nikdy nedostane až na povrch pôdy (**intercepcia**). Voda sa z povrchu pôdy, vodných tokov a jazier vyparuje priamo do atmosféry, čo voláme **evaporácia**. Intenzita evaporácie zo samotnej vodnej hladiny je veľmi dôležitá pre vodný režim a salinitu nádrží. Kým napr. v humídnych trópoch je evaporácia z hladiny nízka, v arídnych oblastiach trópop môže dosahovať až 8 mm za deň. Tým sa koncentrujú soli rozpustené vo vode, pričom salinita v takýchto nádržiach často presahuje salinitu oceánov a morí (najslanšie Mŕtve more má salinitu 10-krát vyššiu ako je priemer oceánov). Straty vody **transpiráciou** rastlín tvoria najväčší podiel vody odparenej do atmosféry z kontinentov. Význam transpirácie ukazuje experiment zo Severnej Ameriky, kde po odstránení lesa v sledovanom povodí vzrástol odtok vodnými tokmi v celoročnom priemere o 40%, v lete až o 400%. Tento nárast predstavuje vodu predtým odparovanú transpiráciou pôvodného lesa. V Amazónii až viac ako 50% zrážok pochádza z evapotranspirácie tropických dažďových lesov v samotnom regióne.

To, aká časť zrážok odtečie vo forme povrchového odtoku závisí od viacerých faktorov - klímy, vegetácie, geomorfologických a geologických pomerov a spôsobu využitia krajiny. Kým sa voda z dažďových zrážok alebo topiaceho sa snehu (potom čo spadne na povrch pôdy) dostane do vodného toku alebo do podzemnej vody, pohybuje sa rôznymi cestami. Pôda disponuje schopnosťou absorbovať isté množstvo vody nazývanou **infiltračná kapacita**. Keď množstvo zrážok prekročí túto kapacitu, voda sa začne hromadiť na povrchu a odtekať v smere gravitácie ako povrchový odtok. Voda, ktorá prenikne pôdou dosiahne podzemnú vodu, z ktorej pomaly a dlho odteká do vodných tokov. Z podzemnej vody sú vodné toky napájané v obdobiach bez zrážok. Prísun vody do vodných tokov a nádrží nie je stály, ale naopak rozkolísaný v závislosti od výdatnosti a periodicity zrážok a od **retenčnej kapacity povodia**, čo je jeho schopnosť zadržiavať vodu. Ročné kolísanie hladiny Amazonu pri Manause je v priemere 10 m, na niektorých miestach na strednom Solimõesi až 20 m. Najnižší prietok v hlavnom toku však vďaka rozsiahlym lesom v povodí nikdy neklesá pod 25% maximálneho prietoku.

V miernom pásme zaznamenávame maximálne prietoky prevažne na jar, v období topenia snehov. Výnimkou sú toky vytekajúce z ľadovcov, kde je maximum prietokov v lete. Minimálne prietoky pozorujeme v zimnom období. V lete často dochádza za letných búrok ku krátkodobým silným výkyvom prietokov. V trópoch a subtrópoch je prísun vody viazaný na periodicitu zrážok, teda na obdobia dažďov, resp. monzúny. Záplavy sú faktorom nevyhnutným pre normálne fungovanie riečnych ekosystémov. Počas maximálnych prietokov je transportované veľké množstvo anorganických sedimentov a organických látok z vyšších partí povodia do nižších. Príkladom môžu byť záplavy na Níle, kde od každoročného prísunu na živiny bohatého sedimentu závisela egyptská civilizácia. V období záplav dochádza aj k výmene látok medzi samotnou riekou a jej inundačným (záplavovým) územím. Táto výmena je dôležitá hlavne v nížinných úsekoch riek. V nížinnej Amazónii sa počas záplav rozlieva rieka na mnoho kilometrov od hlavného toku, zaplavuje les a po opadnutí vody vytvára jazerá, ktoré po istom čase zvyčajne vysychajú. Pri Manause bolo namerané, že iba 1% organického uhlíka transportovaného riekou pochádza z vyšších častí povodia, zvyšok je výsledkom transportu z priľahlej inundácie. Na obdobia záplav sú viazané rozmnožovacie cykly mnohých druhov vodných bezstavovcov ako i migračné ťahy rýb. Príklad môžeme opäť nájsť v Amazónii, ktorá je unikátna bohatstvom plodožravých rýb, prevažne z čeľ. Characidae. Tieto migrujú do zaplavených lesov, aby sa tu kŕmili na plodoch napadaných zo stromov. V tomto čase hromadia zásoby tuku dôležité pre prežitie rýb ako i pre vývin ikier v období nízkych prietokov. V trópoch sú vyvinové cykly mnohých vodných organizmov viazané práve na cyklus záplav a sucha, v miernom pásme na striedanie ročných období. V čase záplav dochádza k rozmnožovaniu u mnohých druhov rýb nielen v trópoch, ale aj v miernom

pásme. Ide o tzv. fytofílné druhy, ktoré kladú ikry na vegetáciu a s obľubou vyhľadávajú napr. zaplavené lúky. Na **periodické vody** vznikajúce po záplavách, resp. výdatných dažďoch alebo topení snehu, je viazaná pestrá škála živočíchov. Rozmnožujú sa tu napr. mnohé druhy kôrovco, pre ktoré je typický rýchly vývin a ktoré prežívajú obdobia vyschnutia lokality v štádiu vajíčka. Nachádzame tu však aj zástupcov ďalších skupín od prvokov, hmyzu až po obojživelníky. Obyvatelia periodických vôd sú lákavou potravou pre rozmanité predátory, hlavne vtáky.

Podmienky života vo vodách

Organizmy obývajúce kontinentálne vody sa musia vysporiadať s mnohými podmienkami výrazne odlišnými od našej „suchozemskej“ skúsenosti. Vo vode žije okrem primárne vodných organizmov, ktoré sa vyvinuli v moriach (napr. hubky, kôrovce, ryby) aj množstvo organizmov, ktoré sa vyvinuli na suchej zemi a až sekundárne prenikli do prostredia tečúcich a stojatých vôd (napr. hmyz). To im prináša množstvo problémov s dýchaním, osmoreguláciou, hydrostatickým tlakom ap.

Hustota vody je závislá predovšetkým na množstve rozpustených látok, teplote a tlaku. Vodné organizmy nemusia prekonávať gravitáciu, takže u nich často pozorujeme redukciu podporných tkanív (vnútorná a vonkajšia kostra živočíchov) a pletív. Nadľahčovanie vodou umožňuje vydávať menej energie na pohyb, preto sa v moriach vyvíjajú najväčšie živočíchy. V kontinentálnych vodách je ich veľkosť limitovaná rozmermi vodných biotopov. S obsahom rozpustených látok vzrastá aj hustota vody. Aj keď o kontinentálnych vodách často hovoríme aj ako o sladkých vodách, môže v arídnych oblastiach a v oblastiach výveru minerálnych a sopečných vôd obsah solí mnohonásobne prevyšovať ich obsah v moriach a oceánoch. Na miestach kde dochádza k miešaniu sladkých a slaných vôd (**brakické vody**), napr. pri ústach riek do mora, často pozorujeme stratifikáciu vôd so slanou vodou dole a sladkou v horných častiach vodného stĺpca. Známu **anomáliou vody** je jej hustota najvyššia pri 3,94 °C, čo spôsobuje, že vodné toky a nádrže zamrzajú od hladiny a nie od dna. Ďalším dôsledkom závislosti hustoty vody od teploty je **teplotná stratifikácia** a tzv. **cirkulácia vody** v nádržiach. **Hydrostatický tlak** (na rozdiel od morí) zvyčajne nehrá veľkú rolu, výnimkou sú len niektoré hlbšie jazerá a umelé nádrže.

Viskozita vody alebo vnútorné trenie charakterizuje odpor, ktorý kladie voda vlastnému pohybu alebo vzájomnej zmene častíc vodnej masy. Je asi 100-krát vyššia ako viskozita vzduchu a je výrazne ovplyvňovaná teplotou (klesá s rastúcou teplotou). Ovplyvňuje hlavne vznášajúce sa a plávajúce organizmy, ktoré sa pri vyšších teplotách rýchlejšie ponárajú. Preto musia vynaložiť viac energie na udržanie sa v určitej úrovni vodného stĺpca alebo vyvinúť špeciálne, napr. morfológické adaptácie, zväčšujúce povrch tela, a teda spomaľujúce klesanie.

Adhezívne a kohezívne vlastnosti vody majú množstvo dôsledkov pre vodné organizmy. Ak je kohézia (súdržnosť) molekúl vody voči nejakej hraničnej ploche menšia než adhézia (prilnavosť), je táto plocha zmočiteľná. V opačnom prípade je nezmočiteľná – hydrofóbná. Hydrofóbia určitých častí tela je dôležitá pre tie živočíchy, ktoré dýchajú atmosférický kyslík – **epipneustické** druhy (množstvo vodných chrobákov, bzdôch, pavúky ap.). Na takýchto častiach tela sa vytvára **plastrón**, čo je špeciálny dýchací orgán, tvorený hydrofóbnymi brvami, na ktorých sa zachytáva vrstva vzduchu, fungujúca ako fyzikálne pľúca. Živočíchy čerpajúce kyslík priamo z vody – **hypopneustické**, naopak využívajú zmočiteľné časti tela, na ktorých dochádza k výmene plynov (žiabre, tracheálne žiabre, hydrofílné plochy, celý povrch tela). Patria sem kôrovce, množstvo lariev hmyzu, prvoky, vírniky, máloštetinavce atď.

Povrchové napätie vzniká na rozhraní medzi kvapalným a plynným prostredím. Jeho hodnota závisí na teplote a obsahu vo vode rozpustených látok. Poskytuje množstvu organizmov trvalú alebo prechodnú stabilizačnú plochu. Využívajú ju z hornej (**epineustón**) alebo spodnej (**hyponeustón**)

strany. Patria tu predovšetkým zástupcovia z radu bzdôch a chrobákov. **Pleustón** tvoria niektoré rastliny viazané na vodnú hladinu.

Teplota ovplyvňuje väčšinu životných procesov vodných živočíchov, ktoré sú takmer všetky ektotermné. Rast, vývinové cykly ako i produktivita závisia od teploty. Priamy vplyv teploty na aktivitu a životné cykly vodných organizmov je založený na regulovaní rýchlosti metabolických procesov. Nepriama regulácia spočíva v regulácii dýchania, pretože množstvo kyslíka rozpusteného vo vode sa znižuje s jej rastúcou teplotou. Tu spolupôsobí faktor turbulentného prúdenia, ktoré prispieva k nasycovaniu vody kyslíkom a takisto k privádzaniu okysličenej vody k dýchacím orgánom vodných organizmov. Tým, že určuje kedy sa z vajíčok liahnu larvy vodného hmyzu a ako rastú, synchronizuje teplota vývinové cykly so sezónnymi zmenami podmienok, koordinuje rast s dostupnosťou zdrojov a zabezpečuje dostupnosť partnerov na párenie. So zmenou nadmorskej výšky alebo zemepisnej šírky pozorujeme často zmenu množstva generácií. Ten istý druh môže za vyšších teplôt vytvárať jednu alebo viac generácií ročne, zatiaľ čo za nižších teplôt môže vývin trvať dva aj tri roky. Teplota ovplyvňuje aj veľkosť tela, od ktorej závisí fekundita. Takisto rast je závislý od teploty. Najintenzívnejší je v rámci istého rozpätia teplôt, ktoré nazývame **teplotné optimum**. Pri teplotách nad i pod týmto optimom sa rast spomaľuje, zastavuje a pri prekročení teplotnej tolerancie druhu dochádza k úhynu jedincov. Vodné bezstavovce (napr. hmyz) často prežívajú obdobia s nepriaznivou teplotou (vysokou alebo nízkou) v štádiu vajíčka (vaječná diapauza). Mnohé organizmy vytvárajú inaktívne štádiá. Iné však prežívajú počas celého roka. V miernom pásme musia druhy rýb adaptované na teplú vodu v lete prežívať v zime teploty blízke nule. Ich absencia v tokoch, ktoré sú aj v lete chladné je daná tým, že efektívnosť kŕmenia a schopnosť rastu sú nedostatočné na udržanie populácie alebo podmienky na reprodukciu nie sú vyhovujúce. Studenomilné druhy (ako pstruh) chýbajú v teplejších tokoch preto, že tieto nie sú schopné plniť ich energetické nároky pri teplotách nad 20°C alebo jednoducho preto, že nemôžu prežiť teplotu nad 25°C.

Voda v kvapalnom stave má vysokúmernú tepelnú kapacitu. Preto sú vodné ekosystémy v porovnaní so suchozemskými teplotne stálejšie. Teplota sa vo vodách mení zvyčajne počas dňa aj počas roka, s nadmorskou výškou, hĺbkou nádrží i s rozsahom brehových porastov menších vodných tokov. V trópech je ročné kolísanie teploty minimálne. Denné výkyvy teploty klesajú s veľkosťou toku alebo nádrže, pretože väčšie množstvo vody je teplotne stálejšie. Najvyššie denné kolísanie teploty pozorujeme u tokov stredných veľkostí so širokým, plytkým korytom. Napr. potoky vo vysokých partiách Ánd vykazujú teploty medzi 5-13°C, potoky tečúce cez páramo (juhoamerické alpínske lúky) majú celoročne veľmi konštantnú teplotu 8-9°C. Hlavný tok Amazonu patrí k teplotne najstabilnejším vodným masám na Zemi (29±1°C). Väčšina lesných potokov tu vykazuje podobne nízke fluktuácie (23,4±1°C), zatiaľ čo plytké oblasti stagnujúcej vody môžu dosiahnuť teplotu až 33,9°C. Teplotu riek a jazier ovplyvňujú prítoky alebo vývery podzemnej vody. Teplota riek v miernom pásme sa pohybuje počas roka zvyčajne medzi 0 a 25°C. Výnimočne vysoké teploty (až cez 40°C) môžu dosiahnuť toky v púšťach, čo je blízko hranice tolerancie rýb adaptovaných na takéto teplotné extrémny. Samostatnou kapitolou sú vývery termálnych vôd, kde môže teplota vody dosahovať bodu varu a navyše často obsahujú veľké množstvo chemických látok (rôznych solí, plynov ap.). Preto tu žijú iba extrémne odolné a špecializované druhy, predovšetkým baktérií a siníc. Denné výkyvy teploty vody sú všeobecne vyššie u tokov a nádrží vo vyšších nadmorských výškach, na púšťach a v odlesnených oblastiach, kde pobrežná vegetácia tienením netlmí prehrievanie počas dňa. Bolo pozorované, že letné maximálne teploty vody vzrástli po odlesnení povodia až o 6,5°C. Mnohé vodné toky pramenia vo vyšších nadmorských výškach, odkiaľ stekajú do teplejších nížin. Preto je pravidlom nárast teploty pozdĺž toku. Nízke kolísanie teploty pozorujeme u pramenných potokov, pretože teplota podzemnej vody, ktorá ich napája sa pohybuje okolo priemernej ročnej teploty vzduchu.

Priehľadnosť vody ovplyvňuje množstvo svetla prenikajúcej vodným stĺpcom nádrží a tokov, a teda priamo aj primárnu produkciu siníc, rias a cievnatých rastlín. Takto nepriamo určuje dostupnosť potravných zdrojov pre konzumenty. Takisto ovplyvňuje možnosti orientácie zrakom, preto sa v tokoch s kálnou vodou živočíchy často orientujú viac hmatom, čuchom alebo vyvinuli špeciálne adaptácie, ako amazonské elektrické úhory (*Electrophorus electricus*), ktoré sa orientujú, bránia a lovia pomocou elektrických signálov. Priehľadnosť vody je ovplyvňovaná zákalom (**turbiditou**), spôsobeným rozptýlenými častočkami, či už anorganického alebo organického pôvodu. Znižovať ju môžu rôzne rozpustené alebo rozptýlené farebné látky (napr. taníny a humínové kyseliny zafarbujece distrófnu vodu vytekajúce z rašelinísk). Spomenuté vplyvy menia aj **farbu vody**.

Voda v prírode obsahuje množstvo rôznych rozpustených a suspendovaných látok. Dažd' je prvým zdrojom chemických látok. Hlavne v oblastiach s málo rozpustným podložím môžu byť chemické parametre vody vo vodných tokoch a nádržiach veľmi podobné parametrom zrážok. Dažďová voda sa ale vo väčšine prípadov ďalej nasycuje chemickými látkami pochádzajúcimi z geologického podložja, ktorého chemické zloženie určuje chemické zloženie vody. Ďalšími dôležitými faktormi sú pôdy a biologické procesy v povodí ako aj v samotnom toku alebo nádrži a aktivita človeka, ktorá výrazne ovplyvňuje vlastnosti vody. Látky, ktoré sa dostanú do vodného systému sa ďalej menia chemickými a biologickými procesmi prebiehajúcimi v samotnom ekosystéme.

Rozpustené plyny (N_2 , CO_2 , O_2) sa nachádzajú vo vode v značnom množstve. Zatiaľ čo na súši sa kyslík len málokedy stáva limitujúcim faktorom, jeho obsah často rozhoduje o prežití vodných organizmov. Z biologického hľadiska je najmenej významný N_2 . Kyslík a oxid uhličitý sa vo vode rozpúšťajú v závislosti od teploty a atmosférického tlaku. Voda nasýtená týmito plynmi vykazuje vyššie koncentrácie O_2 ako CO_2 . Drobné, turbulentné, neznečistené toky sa nimi nasycujú púhou difúziou. Koncentrácie sa menia sezónne aj denne. Vo väčších nádržiach a veľkých riekach, kde je povrch vody vzhľadom k objemu relatívne malý a je nízke turbulentné prúdenie, hrá difúzia iba obmedzenú úlohu. Koncentrácia plynov je tu výrazne ovplyvnená biologickými procesmi - fotosyntézou a respiráciou. Koncentrácia CO_2 má úzky vzťah k pH. Preto môže pH kolísat počas dňa až o 0,5 jednotiek.

Rozpustené minerálne látky sa do vôd dostávajú s dažďom a pri prechode vody pôdou a materskou horninou. Sú tvorené väčšinou z viac ako polovice HCO_3^- , nasledujú Cl^- a SO_4^{2-} . Na^+ , K^+ , Ca^{2+} , Mg^{2+} a Cl^- v dažďovej vode pochádzajú hlavne z pevných častočiek zo vzduchu, zatiaľ čo SO_4^{2-} , NH_4^+ a NO_3^- pochádzajú prevažne z atmosférických plynov. V priemere je v tečúcich vodách rozpustených 100 mg.l^{-1} pevných látok, zvyčajne ich množstvo nepresahuje 1000 mg.l^{-1} . Množstvo rozpustených minerálnych látok sa pohybuje od niekoľkých mg.l^{-1} v tokoch na málo rozpustnom tvrdom podloží, po niekoľko tisíc mg.l^{-1} v arídnych oblastiach. V našich vodách je to medzi 100 a 500 mg.l^{-1} . Koncentrácia rozpustených solí je v riekach s podložím so sedimentárnymi horninami zhruba 2-krát vyššia v porovnaní s riekami na kryštálických a metamorfovaných horninách. Je to spôsobené vyššou rozpustnosťou sedimentárnymi horninami. V arídnych oblastiach sú koncentrácie solí vyššie, pretože je väčší výpar a menšie nariadenie zrážkami ako v oblastiach na zrážky bohatých. Koncentrácia rozpustených minerálnych látok kolíše aj v závislosti od prietoku. Podzemná voda, pretože je dlhšie v styku s geologickým substrátom vykazuje zvyčajne nižšie kolísanie a vyššie koncentrácie rozpustených minerálnych látok ako voda povrchová. Na koncentráciu rozpustených minerálnych látok má veľký vplyv aj spôsob využitia krajiny v povodí. Pri experimentálnom odstránení lesného porastu výrazne vzrástla koncentrácia hlavných iónov (Ca^{2+} a Mg^{2+} o 400%, Na^+ o 177% a K^+ až 18-krát). V oblastiach s málo rozpustnými horninami môže byť voda kyslá kvôli nízkej **pufrovacej kapacite** podložja. Humínové kyseliny vylúhované z rozkladajúcich sa rastlín môžu znížiť hodnotu pH na 4-5. Takéto toky poznáme aj podľa červenohnedého zafarbenia a nazývame ich **dystrófnu** (napr. tzv. čierne rieky v Amazónii). Extrémne nízke pH môžu mať toky a nádrže v oblastiach s vulkanickou aktivitou. Veľkým

problémom sú neprirodzene kyslé zrážky spôsobené emisiami oxidov síry a dusíka. V mnohých oblastiach Európy a Severnej Ameriky s prirodzene nízkou pufrovacou kapacitou podložia spôsobili acidifikáciu povrchových vôd, s následnou elimináciou väčšiny pôvodných druhov fauny a flóry. Vplyv chemických faktorov na biotu sa nezdá za normálnych okolností veľmi vysoký. Ak sa však začneme pohybovať smerom k extrémnym hodnotám chemických parametrov vody, začínajú hrať významnú rolu. Napríklad nedostatok vápnika spojený s vyššou aciditou môže obmedziť rozšírenie mäkkýšov a kôrovcov. Pri pH menšom ako 5 sú následky pre biotu veľmi vážne. Zvýšená koncentrácia solí je problémom hlavne arídnych oblastí.

Tečúce vody

Zvyčajne jednosmerné **prúdenie vody** odlišuje vodné toky od iných vodných prostredí. Transportuje látky z horných do nižšie položených partií toku. Takisto predstavuje významný faktor, ktorému sa musia organizmy vodného toku prispôbiť, ak nemajú byť splavené zo svojho stanovišťa. Rýchlosť prúdu ovplyvňuje veľkosť častíc substrátu, prúd prináša a odnáša živiny a potravu. Prúd predstavuje i priamu fyzikálnu silu pôsobiacu na organizmy vodného toku pri dne i vo vodnom stĺpci. Vodné makrofyty majú vplyvom prúdenia inú veľkosť, dĺžku, hmotnosť i tvar listov a stoniek ako populácie tých istých druhov, žijúce v stojatých alebo pomaly tečúcich vodách. Niektoré druhy rastlín sú vyslovene reobiontné (prúdomilné), predovšetkým riasy, machy a niektoré vyššie rastliny. Živočíchy sú na život v prúde adaptované morfológicky aj správaním. Morfológické adaptácie spočívajú v hydrodynamickom tvare tela, na priečnom priereze kruhovitého, eliptického alebo vajcovitého tvaru, dorzoventrálne alebo laterálne splošteného. Na udržanie v prúde majú vyvinuté rôzne prísavky, háčiky, výrastky a výbežky, lepivé sekréty, záťaž atď. Takmer všetky bentické živočíchy vo vodných tokoch vykazujú **pozitívnu rheotaxiu**, t.j. orientujú a pohybujú sa proti prúdu. Tento spôsob správania je dedičný a súvisí aj s morfológickými adaptáciami. Ďalšou dôležitou vlastnosťou je **pozitívna tigmataxia**, t.j. snaha udržiavať permanentný styk s podložkou. Ak sú živočíchy odplavené prúdom, snažia sa čo najskôr prichytiť k novému podkladu.

Ekosystémy tečúcich vôd v mnohých aspektoch nezodpovedajú klasickej predstave ekosystému. Mnohé vodné toky sú primárne heterotrofné funkčné systémy, tzn. že respirácia spoločenstva prevláda nad produkciou. Väčšina energie je fixovaná v procese fotosyntézy v terestrických systémoch v povodí, len menšia časť v samotnom vodnom toku. Energia fixovaná na súši je transportovaná do toku ako **alochtonna organická hmota** (napr. vo forme opadaného lístia z priľahlých brehových porastov). Vo vodnom toku je potom ďalej využitá v potravných reťazcoch. To znamená, že procesy fixácie a uvoľňovania energie sú oddelené. Ekosystém vodného toku je energeticky závislý na povodí, bez energie dodávanej z terestrického prostredia by fungoval oveľa obmedzenejšie. Na druhej strane, uvoľňovanie energie môže prebiehať aj mimo vodného toku (lístie sa rozloží aj v lese pod stromom). Závislosť je teda z veľkej miery jednostranná. Kolobeh hmoty vo vodnom toku je kvôli faktoru prúdenia vody takisto špecifický. Látky získané rozkladom nie sú prístupné producentom priamo na mieste, pretože sú unášané prúdom. Využitie môžu byť až organizmami v nižších partiách toku. Látky sa teda pohybujú skôr v špirále ako v cykle. Organická hmota je neustále splavovaná, čo vyžaduje jej permanentný prísun. Aj čo sa týka anorganického prostredia, je systém vodného toku kontrolovaný prevažne zvonka. Sú aj situácie, keď vodný tok exportuje hmotu do povodia, napr. záplavy na nížinných riekach, ktoré zanechávajú množstvo látok mimo koryta v inundácii. Je to však hmota z väčšej časti tokom iba transportovaná, pochádzajúca z terestrického prostredia vo vyššie situovaných častiach povodia. Vodné toky sú teda energeticky aj materiálne závislé od povodia a najlepšie sa dajú pochopiť ako súčasť celého systému povodia. To aj vysvetľuje ich schopnosť vrátiť sa po odznení rušivého vplyvu do pôvodného stavu - odolnosť (**rezilienciu**). Na ekosystém vodného toku vplyva množstvo faktorov, ktoré spolu určujú charakter jeho biocenózy. Rôzne faktory spolu súvisia, sú poprepletané hustou sieťou

vzájomných vzťahov a väzieb a navzájom sa podmieňujú. Napríklad klíma spolu s geologickým podložím a reliéfom determinujú, okrem iného, typ vegetácie v povodí, tá ovplyvňuje odtokové pomery, eróziu, produkciu, chemizmus vôd, reliéf atď. Zmena ktoréhokoľvek z faktorov má za následok zmenu celého systému, hoci jednotlivé faktory majú odlišnú mieru významnosti. Distribúcia bentických organizmov je do veľkej miery podmienená zložením **substrátu**. Ten je vo vodných tokoch veľmi premenlivý, čo spôsobuje aj veľkú premenlivosť **bentických spoločenstiev**. Iné spoločenstvá obývajú kamenité dno a iné jemné sedimenty s množstvom organického detritu. Využívajú ho aj mnohé organizmy voľnej vody pri hľadaní potravy, úkrytu a pri rozmnožovaní. Zloženie minerálneho substrátu je determinované hydraulickými parametrami toku (prúdom) a geologickým podložím. Voda pohybujúca sa po spádnicí má kinetickú energiu, ktorá sa prejavuje unášacou silou. Pevné látky unášané tokom voláme **splaveniny**. Tie sú v závislosti od ich hmotnosti, tvaru a veľkosti posúvané po dne alebo sa vznášajú vo voľnej vode. Erózia a transport látok fungujú, pokiaľ unášacia rýchlosť neklesne pod kritický bod (usadzovacia rýchlosť) a nezačne sa sedimentácia. Množstvo a charakter unášaných častíc sú rozdielne v rôznych riekach v rôznych častiach sveta. Menia sa aj v rámci jednej rieky zároveň s klesajúcim spádom. Typická rieka prameniaca v horách vzniká spojením viacerých pramenných potokov v rýchlo tečúci turbulentný horský tok. Dno tvorí prevažne hrubší materiál, jemnejšie frakcie sa ukladajú v tíšiniach. Ako priberá ďalšie prítoky a prechádza do podhorských a nížinných oblastí, vzniká pokojnejší meandrujúci tok so stále jemnejšími sedimentmi. Meandrujúce rieky sa vyznačujú pravidelným striedaním oblastí erózie a akumulácie materiálu. Ďalším javom, ktorý je dôsledkom sedimentačných procesov je **bifurkácia**, teda delenie koryta rieky na viacero viac-menej paralelných ramien a vytváranie ostrovov medzi nimi. Dno vodných tokov vytvára spolu s minerálnym materiálom aj **organický detrit** a **organické substráty** (drevo, makrofyty). Abundanciu a biomasu bentosu zvyšujú porasty machov a vyšších rastlín. Striedanie plytších a hlbších častí (**vertikálna diverzita koryta**) je dôležité najmä v čase nízkych prietokov, kedy priehlbieniny na dne poskytujú útočiská rôznym organizmom (napr. rybám). Súčasne sa zvyšuje turbulentné prúdenie. Striedanie pomaly tečúcich s rýchlo tečúcimi úsekmi (**pozdlžna diverzita koryta**) zvyšuje diverzitu bentických spoločenstiev. V rýchlejšom prúde sa aj zvyšuje turbulentné prúdenie, čo prispieva k lepšiemu nasýteniu vody kyslíkom.

Rieka nevytvára len vlastné koryto, ale formuje celé údolie, ktorým preteká. Pozdlž toku (hlavne v nížinných oblastiach) často nachádzame rovinu - **riečnu nivu** (inundačné, zaplavované územie), ktorá ako hovorí jej názov je zaplavovaná v čase povodní. Vodné toky sú z krátkodobého hľadiska veľmi premenlivé systémy. Zmeny trasy koryta a záplavy sú prirodzenou vlastnosťou vodných tokov. Takéto, často náhle zmeny - **disturbancie**, majú samozrejme veľký vplyv na biotu toku. Biocenózy vodných tokov sú na ne dobre adaptované, dokonca sú pre normálne fungovanie riečneho ekosystému nevyhnutné. Naproti tomu z dlhodobého hľadiska sú riečne ekosystémy veľmi stále. Existuje množstvo príkladov, kedy rieka hľbi svoj kaňon naprieč dvíhajúcimi sa tektonickými platňami a jej vek sa teda dá rátať v desiatkach miliónov rokov.

Každý riečny systém pozostáva z **povrchovej vody (reopelagiálu)** a **riečných sedimentov** tvoriacich riečisko. Kedysi sa verilo, že riečny systém sa skladá iba z tečúcej povrchovej vody a povrchu pod ňou ležiacich sedimentov. Až v 60-tych rokoch boli publikované prvé detailnejšie štúdie hlbšej vrstvy dna s infiltrovanou riečnou vodou pod aktívnym tokom nazvanej **hyporeál**. Býva trvalo oživený bentickými organizmami vlastného toku až do hĺbky niekoľko metrov. Nadväzuje na ekosystém podzemných vôd, z ktorých sem prenikajú **stygobiontné** (obývajúce podzemné vody) organizmy. Povrchová vrstva dna koryta toku - **bentál**, spoločenstvo, ktoré ho obýva voláme **bentos**. Hĺbka je rádovo niekoľko centimetrov, skladba sedimentov závisí od podložia, spádu, rýchlosti a množstva vody.

Spoločenstvo tečúcich vôd

Mikroorganizmy

Baktérie, huby, riasy a prvoky sú vo vodných tokoch zvyčajne epilittické. Na dne a ponorených predmetoch vytvárajú spoločenstvá nárastov označované ako **perifytón**. Obaľujú prakticky každú čiastočku substrátu a každý ponorený predmet, pokiaľ majú vhodné podmienky. Abundancia a druhové zloženie perifytónu sú sezónne aj lokálne premenlivé. Faktory potenciálne ovplyvňujúce perifytón sú svetlo (nevyhnutné pre fotosyntézu), teplota, živiny (P, N a pre rozsievky Si), prúd, substrát, obrusovanie počas povodní, chemizmus vody a spásanie živočíchmi. Svetlo môže byť limitujúce hlavne pod hustými korunami stromov tieniacimi vodný tok. Perifytón spoluvytvára **biofilm**, tvorený biomasou mikroorganizmov a ich organických výlučkov (vo forme exocelulárnych polymérov) priľnutých na povrchu častíc substrátu. Na ňom je koncentrovaný metabolizmus spoločenstva. Kvantitatívny význam biofilmu jasne vidno z faktu, že pomer medzi organickým uhlíkom viazaným v bentickej makrofaune a celkovým organickým uhlíkom v riečnych sedimentoch bol zistený rádovo 1:105. Viac ako 80% biomasy organického uhlíka je tvorenej vrstvičkou exocelulárnych sacharidov. Táto mŕtva organická hmota predstavuje vysoko aktívny povrch, ktorý zachytáva rozpustené a veľmi jemné čiastočky organickej hmoty a tým umožňuje jej využitie živočíšnymi konzumentami. Rozsievky, sinice a zelené riasy sú hlavnými zložkami **fytoplanktónu**, teda autotrofných organizmov vznášajúcich sa vo voľnej vode. Riečny planktón (fyto aj zooplanktón) je prevažne výsledkom unášania drobných organizmov z bentosu, ramien, jazier a nádrží. Pravý riečny planktón sa môže vyvinúť iba v pomalých nížinných riekach, kanáloch a v tokoch zarastených makrofyty. Aby mal dostatočný čas na kolonizáciu a reprodukciu musí byť dostatočná dĺžka toku a čas zadržania vody. Všetky pravé planktonické druhy vyskytujúce sa v riekach sa vyskytujú aj v stojatých vodách. Jazerá, rybníky, ramená a priehradné nádrže môžu byť významnými zdrojmi planktónu. Faktory limitujúce riečny fytoplanktón sú, podobne ako v stojatých vodách, svetlo, teplota a živiny. Fytoplanktón je zložkou potravy **zooplanktónu** (hlavne kôrovcov). V ústiach riek do morí odumiera a stáva sa dôležitým vstupom pre dynamiku detritu.

Makrofyty

Medzi makrofyty radíme cievnaté rastliny, machy a niektoré riasy dosahujúce väčších rozmerov (napr. vláknitá zelená riasa *Cladophora*). Tieto môžu žiť zakorenené v dne a ich listy a reprodukčné orgány sú po väčšinu roka pod vodou alebo na hladine, alebo môžu iba voľne plávať po hladine. Ďalšia skupina zahŕňa rastliny koreniace v pôde blízko vodnej hladiny alebo pod ňou, s listami a reprodukčnými orgánmi na vzduchu. Faktory ovplyvňujúce makrofyty sú svetlo (zatienie korunami stromov alebo jeho úbytok s hĺbkou), teplota, živiny (N, P, K), chemické parametre vody a prúd. Okrem výnimiek, ako sú husto zarastené kanály alebo ústia riek, kde makrofyty zaberajú celý prístupný priestor, nevytvárajú makrofyty významnejší podiel celkovej energetickej základne v prirodzených tokoch. Zjednodušene sa dá povedať, že perifytón a machy prevládajú v horných úsekoch vodných tokov, makrofyty v riekach stredných veľkostí, zátokách, ramenách a pozdĺž brehov nížinných riek a fytoplanktón sa rozvíja len vo veľkých nížinných riekach.

Významný podiel na celkovom množstve energie v riečnom ekosystéme má **neživá organická hmota - detrit**. Táto je konzumovaná dekompozitormi a detritivormi, prostredníctvom ktorých sa dostáva do vyšších trofických úrovní. Heterotrofné organizmy potrebujú pre svoju existenciu zdroj neživej organickej hmoty a prítomnosť mikroorganizmov (baktérií a húb). Časť týchto látok vzniká priamo v toku, časť pochádza z terestrického prostredia. Tieto zdroje výrazne prevyšujú energiu transformovanú vo vodnom toku fotosyntézou. Hlavne v malých zatienených tokoch sú možnosti fotosyntézy obmedzené, zatiaľ čo brehové porasty sú významným zdrojom alochtónnej organickej hmoty. Autotrofia prevláda iba za podmienok priaznivých pre vysokú primárnu produkciu. Môže to byť obmedzené sezónne (napr. na jar keď sú stromy ešte bez listia) alebo typom toku. Takýmto, na autotrofnej báze fungujúcimi systémami, sú toky v arídnych oblastiach, stepiach a savanách, nad hornou hranicou lesa a veľké rieky v čase rozvoja fytoplanktónu. V našich podmienkach je teda hlavným zdrojom energie vo vodnom toku vo väčšine prípadov listie zo stromov.

Organizmy môžeme klasifikovať rôznym spôsobom. Podľa motívu klasifikácie volíme aj klasifikačné kritériá. Aby sme sa dokázali orientovať v nesmiernej pestrosti a zložitosti živej prírody, bola vytvorená taxonomická klasifikácia, kde je základnou jednotkou druh, od ktorého sa odvodzujú vyššie systematické jednotky. Toto triedenie však nijako neodráža funkcie jednotlivých systematických jednotiek v spoločenstve resp. ekosystéme. Na klasifikáciu organizmov podľa ich funkcie v ekosystéme, konkrétne podľa druhu konzumovanej potravy a spôsobu jej získavania, bol pôvodne ornitológmi, vypracovaný **koncept gíld**. Tento koncept bol začiatkom 70-tych rokov aplikovaný aj na vodné bezstavovce. Keď niekoľko druhov konzumuje rovnaký zdroj potravy a získavajú ho podobným spôsobom, sú považované za príslušníkov jednej gildy (trofickej funkčnej skupiny). Jednotlivé druhy v gilde sa môžu sezónne aj geograficky meniť bez toho, aby to malo vplyv na trofickú funkciu. Je dôležité si uvedomiť, že podstatnejším kritériom ako druh potravy je spôsob jej získavania. Príslušníci rôznych gíld môžu využívať rovnaký zdroj. Takýmto spôsobom môžeme potom vodné bezstavovce roztriediť do gíld ako sú drviče hrubej organickej hmoty, zoškrabávače a spásачe perifytónu, zberače detritu, filtrátory, predátory ap. Zastúpenie jednotlivých gíld sa mení vo vodných tokoch podľa toho, ako sa menia environmentálne podmienky, najmä potravné zdroje. Napriek užitočnosti konceptu gíld, netreba zabúdať, že gildy sú iba našimi abstrakciami a zaradovanie jednotlivých druhov do nich je často problematické. Je to z dvoch príčin: potrava mnohých konzumentov je príliš variabilná, aby mohli byť zaradené do jednej kategórie. Druhou príčinou je, že je ťažké roztriediť potravné zdroje do rozličných kategórií.

Trofické funkčné skupiny (gildy) evertibrátnych konzumentov v tečúcich vodách (upravené podľa viacerých autorov, prevzaté z Allan, 1995).

Trofická funkčná skupina (gilda)	Zdroj potravy	Mechanizmus získavania a prijímania potravy	Príklady
Drviče (shredders)	CPOM (okrem dreva), predovšetkým listie a asociovaná mikrobiota, hlavne huby	Žuvanie a minovanie	Niekoľko čeľadí Trichoptera, Plecoptera a Crustacea, nejaké Diptera, ulitníky
Drviče/xylofágy	Drevený CPOM a	Žuvanie a minovanie	Niektoré taxóny

(shredders/gougers)	mikrobiota, hlavne huby, primárne sú využívané povrchové vrstvy		spomedzi Diptera, Coleoptera, Trichoptera
Filtrátory (živia sa suspendovanými org. látkami) (Suspension feeders/filterer-collectors)	FPOM a mikrobiota, hlavne baktérie a strhnutý perifytón vo vodnom stĺpci	Na zber častíc potravy používajú štetiny, špeciálne filtračné aparáty alebo siete a sekréty	Siete tvoriace Trichoptera, Simuliidae a ďalšie Diptera, niektoré Ephemeroptera
Zberače (zberajú detrit na dne) (deposit feeders/collector-gatherers)	FPOM a mikrobiota, hlavne baktérie, organické mikrovrstvičky	Zberajú povrchové depozity detritu, požívajú amorfný materiál, hrabú v mäkkých sedimentoch	Mnohé Ephemeroptera, Chironomidae a Ceratopogonidae
Spásače (grazers)	Perifytón, hlavne rozsievky a organické mikrovrstvičky	Adaptácie na zoškrabávanie, obrusovanie a obhrýzanie	Niekoľko čeľadí Ephemeroptera a Trichoptera, niektoré Diptera, Lepidoptera a Coleoptera
	Makrofyty	Prepichovanie (piercing)	Potočníky čeľ. Hydroptilidae
Predátory (predators)	Živočíšna korisť	Hryzenie a prepichovanie	Odonata, Megaloptera, niektoré Plecoptera, Trichoptera, Diptera a Coleoptera

Jedným zo spôsobov, ktorým vstupuje energia do riečnych ekosystémov, je už spomínaný príjem DOM baktériami a jej následný tok **mikrobiálnymi trofickými sieťami**. Takto vzniknutá biomasa je konzumovaná prvokmi a mikroskopickými mnohobunkovcami a následne aspoň čiastočne aj väčšími mnohobunkovcami. Naše poznatky o produkcii baktérií sú stále nedostatočné. Doteraz nevieme ani koľko energie sa týmto spôsobom dostáva do potravných sietí na úrovni makrovertebrát. Takisto nepoznáme aké množstvo prvokov a mikroskopických mnohobunkovcov je konzumovaných makrovertebrátami. Takže je možné, že len malé množstvo energie viazanej baktériami sa dostáva do vyšších trofických úrovní. Príčinou môže byť skutočnosť, že len malé množstvo väčších evertibrát (napr. larvy Simuliidae) dokáže zachytiť suspendované drobné bakteriálne bunky. Veľká väčšina dokáže využiť až vyššiu trofickú úroveň prvokov, ktoré sa baktériami živia. Množstvo energie viazanej a obiehajúcej v špecifickej mikrobiálnej trofickej sieti je veľmi veľké. Ak by aj produkcia baktérií nebola významnejšia pre väčšie konzumenty, mikrobiálna trofická sieť je nepochybne nezastupiteľná v procese remineralizácie organickej hmoty.

Perifytón a ďalšie komplexy organických vrstvičiek na povrchu substrátov, makrofyty, detrit a živočíchy sú **zdrojmi potravy vodných bezstavovcov**. Distribúcia a množstvo týchto zdrojov sú ovplyvnené veľkosťou vodného toku, zatienením, substrátom a komplexom spolupôsobiacich abiotických faktorov. Ako sme uviedli, dostupnosť týchto zdrojov sa mení pozdĺž toku a dokážeme ju predpovedať. Perifytón je, hlavne v plytkých, nezatielených tokoch, dôležitý potravný zdroj pre niektoré bezstavovce. O význame biofilmu sme už hovorili. Makrofyty sú len v malej miere priamo

konzumované herbivormi. Ich výskyt je obmedzený a stráviteľnosť nízka. Preto sú zväčša využívané až po ich premene na detrit, aj keď existujú výnimky ako sú niektoré herbivorné ryby alebo primárne terestrické skupiny hmyzu. Pod pojmom detrit rozumieme všetku partikulovanú organickú hmotu a asociované mikroorganizmy, od ktorých veľmi závisí jeho nutričná hodnota. Napriek vysokej nutričnej hodnote mikrobiálnej potravy, musí byť podstatná časť energetických potrieb detritovorných bezstavovcov krytá rozkladom samotnej vegetácie. Biomasa mikroorganizmov zvyčajne tvorí menej ako 10% skonzumovaného detritu a pravdepodobne nie je dostatočným potravným zdrojom.

Živočíšna korisť je vysoko kvalitným potravným zdrojom pre predátory a parazity. Vzťahy predátor-korisť sú pre ich pomerne ľahkú sledovateľnosť najlepšie preskúmanou črtou potravných sietí v tečúcich vodách. Trofické reťazce uzatvárajú ryby, prípadne rybožravé vtáky alebo cicavce. Z hľadiska tokov energie v riečnych ekosystémoch sú obojživelníky, plazy a rybožravé cicavce málo významné, hoci lokálne môžu nadobudnúť väčší význam. Ich podiel na celkovom toku energie je zrejmy z už spomínaného pravidla znižovania celkového množstva energie fixovanej v nasledujúcom článku potravného reťazca na približne 10%.

Primárna produkcia je zvyčajne limitovaná dostatkom anorganického fosforu. Dusík je sekundárny, hoci v niektorých oblastiach (napr. arídne oblasti) je primárnou živinou. Koncentrácia dusíka a fosforu v riekach často vysoko prekračuje hodnoty, ktoré spôsobujú **eutrofizáciu vôd**. Po týmto pojmom rozumieme zvýšený prísun živín do vodných ekosystémov, spojený s nadmerne zvýšenou primárnou produkciou a s tým spojenými ďalšími efektami (nadmerné množstvo rozkladajúcej sa organickej hmoty, na jej rozklad odčerpávanie kyslíka vedúce často až k anoxyckým stavom).

Cyklus (kolobeh) živín opisuje v ľubovoľnom ekosystéme cestu jedného atómu alebo prvku zo stavu, v ktorom existuje ako rozpustená dostupná živina, cez inkorporáciu do živých pletív a cestu cez niekoľko článkov potravného reťazca, až po jeho eventúalný výdaj exkréciou a rozkladom, ktorými sa znovu dostáva medzi rozpustené dostupné živiny. Vo väčšine ekosystémov prebieha tento proces na jednom mieste s minimálnym podielom transportu. V tečúcich vodách musíme vziať do úvahy aj transport. Atóm alebo prvok sa vo vodnom stĺpci nachádza ako rozpustená živina, je transportovaný na určitú vzdialenosť, potom zabudovaný do živej hmoty a eventuálne vrátený do vody ako rozpustená živina. Cyklus zahŕňa aj transport, je teda lepšie opisovať ho ako **špirálu**. Transport látok pozdĺž toku nie je rovnomerný. V každom toku sú miesta so zvýšenou akumuláciou na dne (tíšiny, zátočiny), mení sa aj spolu s prietokom a zmenami biologickej aktivity. Látky do toku vstupujú i vystupujú. Vstupy sú z vyšších úsekov toku, zo súše, podzemných vôd a z atmosféry. Výstupy sú formou sedimentácie pevných látok, viazaním rozpustených látok, vyplavovaním anorganických látok aj organizmov pri povodniach, únikom plynov do atmosféry, odstraňovaním vegetácie, výlovom živočíchov (hlavne rýb), výletom imág vodného hmyzu, migráciami rýb atď.

Štúdium dynamiky **organickej hmoty** v ekosystéme vodného toku vyžaduje hodnotenie jej rozličných foriem, miest a spôsobov vzniku, veľkosti rozdielnych rezervoárov a procesov, ktoré transformujú a transportujú organickú hmotu z jedného stavu alebo rezervoára do iného. Organická hmotá vstupuje do riečneho ekosystému z rozličných zdrojov. Je transformovaná z jedného stavu do druhého, spotrebúvaná na dýchanie konzumentov alebo exportovaná do nižšie položených úsekov vodného toku. Dynamika organickej hmoty zvyčajne vykazuje veľké výkyvy v závislosti na sezóne, hydrologických udalostiach alebo kombinácii týchto dvoch faktorov.

Význam jednotlivých energetických vstupov sa mení v závislosti na charaktere a veľkosti toku. V pramennom potoku v listnatom lese tvorí až 99% energetických vstupov alochtónna organická hmotá, z ktorej je asi 65% exportovanej dole prúdom. Podiel alochtónnych vstupov a autochtónnej

primárnej produkcie sa v tokoch mierneho pásma mení sezónne. Primárna produkcia rastie v období, keď tok nie je zatienený korunami stromov. V arídnych oblastiach je autochtónna primárna produkcia hlavným zdrojom energie. Vo veľkých nížinných riekach klesá význam prísunu organickej hmoty z vyššie položených častí povodia. Merania na Amazonke nad Manausom ukázali, že menej ako 1% organického uhlíka pochádzalo z vyšších partií povodia. Primárna produkcia fytoplanktónu tvorila 5,4% a perifytón prichytený na makrofytoch 1,5%. 90% produkcie organického uhlíka pochádzalo z akvatických a terestrických makrofytov v litorálnej zóne a inundácii a z listia zo zaplavovaných lesov. Z toho je zrejmé, že pri nížinných riekach sú oveľa významnejšie interakcie medzi riekou a inundáciou ako procesy v samotnom koryte.

Teória riečneho kontinua navrhnutá severoamerickými autormi (Vannote et al., 1980), je pokusom o vytvorenie modelu, ktorý by integroval geomorfologické charakteristiky toku so štruktúrou a funkciou biologických spoločenstiev. Vodné toky sú otvorené systémy. Toky od horných úsekov k dolným vykazujú viac-menej plynulé (kontinuálne) zmeny fyzikálnych faktorov (šírka, hĺbka, rýchlosť prúdenia, prietok, teplota vody, stupeň entropie). Organizmy a spoločenstvá v pozdĺžnom profile toku a v riečnej sieti sa vyvíjajú v súlade s podmienkami okolitého prostredia. Podľa teórie riečneho kontinua je biologická zložka ekosystému vodného toku adaptovaná na tieto gradienty fyzikálnych faktorov a vytvára kontinuum. Pozdĺž úsekov tokov charakterizovaných viac-menej rovnakými fyzikálnymi faktormi sa utvárajú spoločenstvá organizmov, ktoré sú v rovnováhe s fyzikálnymi parametrami toku. Dochádza ku kontinuálnej výmene resp. nahrádzaniu druhov, pričom celý tento proces smeruje k optimálnemu využívaniu dostupných zdrojov energie v danom priestore. Štruktúra spoločenstva organizmov jednotlivých úsekov tokov je závislá na zdrojoch energie a forme látok, ktoré sa do systému dostávajú. Napríklad v pramenných úsekoch tokov sa do nich dostáva veľké množstvo alochtónnej organickej hmoty vo forme listia opadaného z pobrežnej vegetácie. Hrubá mŕtva organická hmota sa postupne rozkladá na jednoduchšie zložky, ktoré sa zapájajú do ďalších častí kolobehu látok, pričom sú transportované dolu prúdom. Časť vstupných látok sa ukladá ako zásoby (napr. sedimenty), časť sa realizuje v živej biomase organizmov a ich odpadných produktoch. Takto sú ekologické pomery spodnejších úsekov tokov závislé na procesoch prebiehajúcich v horných úsekoch.

Ukazovateľmi dynamiky riečneho kontinua sú predovšetkým obsah organických látok vo vode, druhová rozmanitosť organizmov (alfa-diverzita), teplotné rozdiely a pomer hrubej primárnej produkcie-P (množstvo fotosynteticky asimilovanej energie) a respirácie-R spoločenstva (množstvo energie spotrebovanej na dýchanie organizmov). V poslednom menovanom vzťahu sú najdôležitejšími faktormi svetlo a prísun a transport látok. Pre jednotlivé úseky platí: horný úsek (toky 1. až 3. rádu) $P/R < 1$; stredný úsek (toky 4. až 6. rádu) $P/R > 1$; dolný úsek (toky 7. rádu a väčšie) $P/R < 1$.

Mnohé horné toky sú ovplyvnené pobrežnou vegetáciou, ktorá zatienením redukuje primárnu produkciu a vytvára množstvo alochtónneho detritu, ktorý je hlavným zdrojom potravy vodných organizmov. K faktoru zatienenia pristupuje aj faktor nízkej teploty vody. Spolu spôsobujú, že primárna produkcia je obmedzená väčšinou len na riasové nárasty. Ako tok prechádza do otvorenejších údolí, zväčšuje sa jeho šírka, redukuje zatienenie, plytká voda sa prehrieva.

V stredných úsekoch tokov s plytkou vodou maximálne vystavených slnečnému svetlu zaznamenávame najväčšiu produkciu nárastov a makrofytov. Ich celkový metabolizmus prechádza z heterotrofného na autotrofný, tzn. že fotosyntetická produkcia zelených rastlín prevláda nad spotrebou organických látok pri dýchaní organizmov. Stabilný a rôznorodý substrát a kolísanie prietokov a teploty vody sú faktory spôsobujúcu najvyššiu diverzitu zoobentosu v stredných úsekoch tokov.

V dolných úsekoch sa celkový metabolizmus spoločenstva opäť posúva k heterotrofii. Je to spôsobené zvýšenou hĺbkou a zákalom (veľké množstvo vodou unášaných jemných čiastočiek), čo má za následok znížený prísun svetla a tým aj zníženie fotosyntézy. Nestabilný jemný substrát neumožňuje život veľkému množstvu druhov bentických živočíchov. Veľmi dôležité je uvedomiť si, že v nížinných

tokoch nastáva posun metabolizmu z dnových procesov do vodného stĺpca, od bentosu k planktónu a nektónu.

So zmenami metabolizmu tokov úzko súvisí význam jednotlivých trofických skupín (gíld) živočíchov v rôznych úsekoch. Bezstavovce môžeme rozdeliť do 4 skupín: drviče (shredders), zberače (collectors), zoškrabávače (scrapers) a predátory (predators). V horných úsekoch tokov je metabolizmus spoločenstva založený na prísune energie z terestrického prostredia. Prevládajú drviče hrubého rastlinného detritu (napr. kriváky). V stredných úsekoch dominujú zoškrabávače nárastov (napr. slimáky, viaceré dvojkřídlovce, podenky) a zberače jemného detritu na dne (napr. kriváky, tubifexy, pakomáre), pretože je tu najväčšia primárna produkcia a zároveň dostatočný prísun jemného detritu, vytvoreného v horných častiach povodí. V dolných úsekoch klesá zastúpenie tých, čo hľadajú potravu na dne a vzrastá zastúpenie filtrátorov (napr. niektoré potočníky a muškovité) filtrujúcich potravu z prúdiacej vody. Je to spôsobené poklesom primárnej produkcie a jemným, nestabilným substrátom, ktorý poskytuje vhodné životné podmienky iba malej skupine na toto prostredie adaptovaných organizmov. Naopak rastie množstvo potravy voľne sa vznášajúcej vo vodnom stĺpci (planktón).

Teória riečného kontinua bola vytvorená na tokoch prameniach v zalesnených oblastiach. U tokov v arídnych oblastiach a u tokov prameniach v alpínskom pásme nachádzame odlišnosti, pre ktoré nezodpovedajú úplne riečnemu kontinuu, ako sme ho opísali. V týchto prípadoch je metabolizmus spoločenstva založený na autochtónnej primárnej produkcii. Ďalším nedostatkom teórie riečného kontinua je, že kladie prílišný dôraz na organickú hmotu importovanú z vyššie ležiacich častí povodia. Pritom vo veľkých nížinných riekach sú oveľa dôležitejšie interakcie rieky s inundáciou. Kontinuita riečného systému je v prírodnom prostredí často narušená. Z prírodných faktorov pôsobiacich diskontinuálne sú to náhle zmeny reliéfu, vplyv prítokov, zmeny geologického podložja, lokálne zvláštnosti toku (štruktúra dna, tvar koryta) atď. K týmto činiteľom sa významne pripája činnosť človeka. Priehrady, regulácie tokov, likvidácia brehových porastov, odlesňovanie v povodiach, znečisťovanie vôd sú faktory pôsobiace výrazne diskontinuálne.

Mechanizmy zabezpečujúce stabilitu riečného ekosystému

Vodné ekosystémy sú vysoko usporiadané štruktúry, skladajúce sa z rôznych na sebe závislých častí tvoriacich jeden celok. Každé narušenie štruktúry má za následok zmenu kvality. Relatívna stálosť biologickej štruktúry, ktorá je vlastne dynamickou rovnováhou, je podmienená **samoreguláciou**. Veľký význam pri tejto regulácii má, tak ako u iných ekosystémov, **mechanizmus spätnej väzby**. Hlavným princípom stabilizácie je mechanizmus **negatívnej spätnej väzby**. Pri negatívnej spätnej väzbe sa vstupy a výstupy kontrolujú navzájom tak, že sa vo svojich účinkoch tlmia alebo dokonca rušia. Negatívna spätná väzba tak zabezpečuje stav dynamickej rovnováhy. Napríklad so vzrastajúcou potravnou ponukou vzrastá množstvo konzumentov. Tie ale konzumujú stále viac potravy, takže sa jej množstvo nakoniec začne znižovať, čím sa zníži aj množstvo konzumentov.

Jedným z mechanizmov, ktorý zabezpečuje spomínanú rovnováhu v tečúcich vodách je **mechanizmus osídľovacieho** alebo **kolonizačného kolobehu**. Tento mechanizmus umožňuje ich trvalé celoročné osídlenie a kompenzuje úbytok organizmov strhávaných a unášaných prúdom. Bez tejto kompenzácie by boli za určitú dobu všetky organizmy splavené a tok by ostal pustý. Hlavné spôsoby kompenzácie úbytku organizmov sú:

1. **Drift** - benticke organizmy neustále unášané prúdom. Súčasťou driftu sú predovšetkým juvenilné instary bezstavovcov a jedince (larvy, kukly) dokončujúce metamorfózu, ktoré sa liahnu priamo z vodnej hladiny. Drift je vyvolaný hydrologickými faktormi, z väčšej časti je však odrazom celkovej aktivity driftujúcich organizmov za daných podmienok prostredia. Prvé osídlenie sterilného

substrátu driftujúcimi živočíchmi bolo pozorované už po niekoľkých hodinách, definitívne zloženie spoločenstva sa ustálilo po niekoľkých týždňoch.

2. **Poprúdové a protiprúdové migrácie živočíchov po dne** - dôležitá je predovšetkým tzv. pozitívna reotaxia, tzn. že živočíchy sa orientujú a pohybujú proti prúdu, k čomu sú aj morfológicky adaptované. Ďalšou významnou vlastnosťou reobentosu je pozitívna thigmotaxia (snaha udržovať kontakt s podložkou).

3. **Migrácie živočíchov medzi bentálom a hyporeálom** - hyporeál plní okrem iného aj funkciu dočasného refúgia (útočiska) pri povodniach, pri náhlom havarijnom znečistení, vyschnutí, vymrznutí toku ap.

4. **Vzdušná kolonizácia** - predovšetkým kompenzačné lety imág hmyzu proti prúdu, ale aj poprúdové a rôznosmerné výlety imág. Lety imág proti prúdu majú za cieľ znesenie vajíčok vo vyšších častiach toku. Vajíčka a larvy z nich vyliahnuté sú potom postupne splavované prúdom, takže imágo vyletí z vody približne tam, kde jeho rodičia.

Známou schopnosťou ekosystémov vodných tokov, ktorá patrí k autoregulačnému systému, je **samočistenie**. Do vodných tokov sa dostáva množstvo odpadových látok, ktoré ak by neboli odbúravané, spôsobili by úplné zruenie ekosystému. Sem nepatria len produkty ľudskej činnosti, ale aj tzv. prirodzené znečistenie napr. alochtónnymi organickými látkami. V procese samočistenia sa za pomoci fyzikálnych, chemických a biologických procesov odpadové látky odbúravajú. Účinnosť týchto procesov závisí od mnohých faktorov, z ktorých sú najvýznamnejšie koncentrácia a prísun rozpusteného O₂, množstvo a druh látok (organické, anorganické, toxické), teplota vody, charakter dna a aktivita organizmov dna. Najdôležitejšie fyzikálne procesy sú riedenie, premiešavanie, vylúhovanie, sedimentácia, mechanická deštrukcia a prípadne odnos pevných látok. Z chemických procesov sú to oxidácia, neutralizácia, koagulácia, fotochemický rozklad atď. Pri biologických procesoch má najdôležitejšiu úlohu činnosť mikroorganizmov, ktoré mineralizujú organické látky alebo vstupujú ako potrava do vyšších článkov potravného reťazca. Koncentrácia O₂ je veľmi významným faktorom, pretože určuje, či bude samočistenie prebiehať rýchlejšie za aeróbnych podmienok alebo pomalšie pri anaeróbnych podmienkach. Konečné produkty rozkladu odpadových látok sú využité pri tvorbe biomasy organizmov, niektoré sú v rozpustnej forme unášané vodou, časť sa ukladá do riečnych alebo morských sedimentov a časť uniká v plynnej podobe do atmosféry. Samočistenie prebieha najrýchlejšie a najúčinnnejšie v nenarušených tokoch so zachovanými prirodzenými charakteristikami koryta. Dôležitá je najmä veľkosť povrchu substrátu, ktorá je u prirodzeného dna niekoľkonásobne vyššia ako je zodpovedajúca plochy hladiny. Častice substrátu sú obalené biofilmom, na ktorom prebieha najintenzívnejšie odbúravanie znečisťujúcich látok.

Všetky spomenuté mechanizmy (procesy) dokážu veľmi rýchlo po odoznení katastrofického vplyvu, počas ktorého dôjde k narušeniu ekosystému, obnoviť jeho pôvodné funkcie a rovnováhu.

Biologická klasifikácia tokov

Zmeny spoločenstiev organizmov v pozdĺžnom profile toku si hydrobiológovia uvedomovali už dávno. Priekopníckou bola práca českého hydrobiológa A. Friča (1872, 1888), ktorý podľa prevládajúceho druhu rýb rozčlenil toky na pásma: pstruhové, mrenové, sumcové, slížové a lieňové. Neskôr sa táto klasifikácia ustálila na štyri pásma (pásmo pstruha, lipňa, mreny a pleskáča) v tejto podobe je známa aj laickej a najmä rybárskej verejnosti, ktorá ju v praxi stále používa.

Podobné klasifikácie boli spracované pre ďalšie skupiny živočíchov. Syntetickú klasifikáciu dnes uznávanú a používanú publikovali v roku 1963 Illies a Botosaneanu. Rozčlenili toky na tri základné zóny - **krenál**, **ritrál** a **potamál**, v rámci ktorých možno vyčleniť ďalšie podzóny. Jednotlivé

zóny sú charakterizované istým súborom fyzikálnych faktorov a na ne viazaným výskytom charakteristických druhov organizmov. Dôležitým je najmä výskyt charakteristických bentických bezstavovcov.

Krenál. Zahŕňa vlastný prameň (eukrenál) a pramenný jarček (hypokrenál). Väčšinou ide o málo vodnaté potoky, prietok do 20 l.s^{-1} , s pomerne stálou teplotou vody a dostatkom kyslíka. Spoločenstvá týchto úsekov tokov sú tvorené stenotermnými organizmami, náročnými na vysoký obsah kyslíka a čistotu vody, ktoré zvyčajne neznášajú väčšie kolísanie teploty.

Ritrál. Vzniká spojením niekoľkých pramenných jarčekov. Člení sa na tri podzóny:

Epiritrál. Vodnatejší tok s kamenitým dnom, často veľkým spádom a letnou teplotou vody do 16°C . Maximálna teplota vody je dôležitý ekologický faktor, ktorý limituje výskyt jednotlivých druhov a tým determinuje spoločenstvo vodného toku. Charakteristickou rybou sú pstruhy (pstruh pontokaspický *Salmo labrax m. fario* v povodí Dunaja a Tisy resp. pstruh atlantický *Salmo trutta m. fario* v povodí Popradu a Dunajca), hlaváč európsky (*Cottus gobio*), hlaváč pásoplutvý (*C. poecilopus*), niekedy čerebl'a pestrá (*Phoxinus phoxinus*) a mihule (mihul'a ukrajinská - *Eudontomyzon mariae* v povodí Dunaja, mihul'a potiská *Eudontomyzon danfordi* v povodí Tisy resp. mihul'a potočná *Lampetra planeri* v povodí Popradu a Dunajca). Bentos je veľmi rôznorodý. Reprezentujú ho ploskulice (najmä *Dugesia goonocephala*), kôrovce (*Gammarus fossarum*, *G. balcanicus*), viacero druhov potočníkov (napr. rody *Goera*, *Anabolia*, *Micrasema*, *Stenphylax*, *Glossoma*), larvy muškovitých (*Simulium*), larvy pošvatiek (rody *Perla*, *Dinocras*), ako aj larvy a imága viacerých druhov drobných chrobákov (rody *Elmis*, *Hydranea*) a najmä larvy veľkého množstva druhov podeniak (rody *Baetis*, *Epeorus*, *Ecdyonurus*, *Rhitrogena*).

Metaritrál. Do tejto zóny patria toky s prietokom v priemere okolo $1 \text{ m}^3.\text{s}^{-1}$. Medzi rybami prevláda pstruh potočný, z nižších úsekov tu môže zasahovať lipeň tymiánový (*Thymallus thymallus*). Spoločenstvo bentosu je podobné ako v epiritrále s prímiesou druhov hyporitrálu. Objavujú sa máloštetinavce (*Tubifex*), hojnejšie sa vyskytuje rak riečny (*Astacus astacus*).

Hyporitrál. Zaradujeme sem vodnatejšie toky, ktoré vznikli sútokom niekoľkých pstruhových potokov. Dno je tvorené menšími kameňmi s hojným výskytom piesčitých a štrkovitých plôch. Letné teploty vody môžu byť nad 20°C . Charakteristickou rybou je lipeň tymiánový, ale postupne sa objavuje aj ploska pásavá (*Alburnoides bipunctatus*), jalec hlavatý (*Leuciscus cephalus*) a ďalšie druhy. Bentos tejto zóny je podobný bentosu v metaritrále. Charakteristickými zástupcami fauny podeniak sú zástupcovia rodov *Ecdyonurus*, *Epeorus*, *Baetis*. Hojné sú dravé pošvatky rodu *Perla*, potočníky rodov *Hydropsyche* a *Rhyacophila*, vysokú diverzitu dosahujú Diptera.

Potamál. Táto časť toku sa opäť člení na tri podzóny, z ktorých dve sú aj na Slovensku. Tretia podzóna - **hypopotamál** je úsek toku pred ústím do mora, ovplyvňovaný morskou vodou.

Epipotamál. Sú to podhorské rieky so širokým, plytkým korytom, kde sa striedajú úseky tíšin a prahov. Dno je kamenito - pieskovité s vyšším podielom detritu. Letné teploty vody vystupujú až na 25°C . Charakteristickou rybou je mrena severná (*Barbus barbus*), patrí sem aj vzácna hlavátka eurázijská (*Hucho hucho*). Zasahujú sem ryby z vyšších aj nižších pásiem. Bentos je druhovo veľmi bohatý, vyskytuje sa tu viac druhov pijavíc (napr. chobotnatka rybia *Piscicola geometra*), kôrovcov (napr. žižavica vodná *Asellus aquaticus*, krivák trojzubý *Gammarus roeselli*), z podeniak *Oligoneuriella rhenana*, *Ephemerella ignita*, *Potamanthus luteus*, rody *Heptagenia* a *Caenis*. Vyskytujú sa tu aj larvy vážok (napr. šidielko obyčajné *Coenagrion puella*). Zooplanktón je veľmi chudobný, zastúpený niekoľkými druhmi vírnikov a veslonôžok.

Metapotamál. Sú to nížinné úseky riek v širokých údoliach a na nížinách, s veľkým prietokom, značnou hĺbkou a malým spádom. Často vytvárajú rôzne typy ramien, kde sú životné podmienky veľmi

rôznorodé, zvyčajne odlišné od hlavného toku, v dôsledku čoho sa tu formujú špecifické biocenózy. Dno je prevažne pieskovité, pri brehoch hlinito - pieskovité. Letná teplota vody môže prevyšovať 25 °C, kyslíkové pomery sú veľmi variabilné. V metapotamále sa výraznejšie prejavuje vodná makrovegetácia. Druhové zloženie a množstvo zooplanktónu je bohatšie najmä v ramenných systémoch. Podobná charakteristika platí aj pre bentos, pri ktorom druhová pestrosť síce postupne klesá, naproti tomu sa však zvučuje počet jedincov. Z rýb prevládajúcim druhom je plotica červenooká (*Rutilus rutilus*), hrebenačky (rod *Gymnocephalus*) a belička európska (*Alburnus alburnus*), charakteristickými druhmi sú pleskáče (rod *Abramis*), z dravcov sumec západný (*Silurus glanis*), štika holarktická (*Esox lucius*) a zubáče (rod *Sander* syn. *Stizostedion*). Bentos prietochných ramien a hlavného toku je charakteristický výskytom podeniak rodu *Palingenia*, *Ephoron virgo* a vážok čeľadí Gomphidae a Calopterygidae.

Jazerá a umelé nádrže

Jazerá a ich človekom vytvorené napodobeniny - umelé vodné nádrže (priehrady, rybníky, zdrže) sa od tečúcich vôd odlišujú predovšetkým neprítomnosťou permanentného prúdenia vody, z čoho vyplývajú principiálne rozdiely vo fungovaní ekosystémov jazier a vodných tokov. Navyše sú jazerá v porovnaní s vodnými tokmi iba krátkovekými štruktúrami, pretože podliehajú postupnému procesu zazemňovania. Jazerá nachádzame takmer vo všetkých častiach sveta, najviac však na severe severnej pologule, čo je výsledkom pleistocénneho zaľadnenia. Jazerá sa od seba odlišujú rozmermi, teplotným režimom, chemizmom vody atď. Najhlbšie a najobjemnejšie jazero Bajkal dosahuje hĺbku 1620 m a obsahuje asi 20% vody všetkých jazier. Čo do plochy je najrozsiahlejšie Kaspické more (436 400 km²). Vysokohorské jazerá sú často veľmi chudobné na rozpustené chemické látky, naopak v Mŕtvom mori je obsah solí taký vysoký, že umožňujú existenciu iba extrémne odolných organizmov. Čo sa týka rozmerov jazier, dôležité sú hĺbkové pomery a morfológia dna, ako aj tvar a dĺžka pobrežnej čiary.

Jazerá vznikajú rozličnými procesmi, podľa čoho rozoznávame jazerá pôvodu:

1. Tektonického. Vznikajú pri pohyboch zemskej kôry. Patria sem najhlbšie jazerá Bajkal a Tanganika, ale i Mŕtve more, Veľké solné jazero v Utahu, Kaspické more a jazero Titicaca. Prvé dve patria spolu s ďalšími východoafrickými jazerami aj medzi najstaršie jazerá sveta, kde faktor milióny rokov trvajúcej geografickej izolácie prispel k tvorbe množstva endemických rastlín a živočíchov.

2. Vulkanického. Vznikajú buď zatopením sopečného kráteru (v tomto prípade mávajú často extrémne chemické zloženie) alebo prehradením údolia prúdmi lávy (napr. jazero Atitlán v Guatemale s hĺbkou 340 m).

3. Vytvorené zosuvmi pôdy. Takýmto spôsobom vznikajú skôr menšie jazerá, časté sú v troch. Zvyčajne majú krátku životnosť, čo súvisí s nízkou stabilitou hrádzí.

4. Ľadovcového. Vznikli na severe Európy a Severnej Ameriky po ústupe kontinentálneho ľadovca alebo vo vysokých pohoriach sveta následkom činnosti horských ľadovcov.

5. Vytvorené rozpúšťaním substrátu. Vznikajú v oblastiach s rozpustným karbonátovým podložíom.

6. Vytvorené akumuláciou organickej hmoty, predovšetkým stromov a inej vegetácie, ktorá blokuje výtok vody. Patrí sem napr. jazero Okeechobee na Floride.

7. Vytvorené činnosťou živočíchov, predovšetkým bobrov (*Castor fiber* a *C. canadensis*), známych budovaním hrádzí z kmeňov a konárov stromov a iných zvyškov vegetácie.

8. Priehrady a iné nádrže vytvorené človekom.

9. Iné (vzniknuté dopadom meteoritu, činnosťou vetra, riek, atď.)

Životný priestor každej nádrže môžeme rozčleniť na oblasť voľnej vody – **pelagiál** a na oblasť dna – **bentál**. Organizmy pelagiálu plávajú vo voľnej vode (planktón) a iba niektoré zostupujú pravidelne alebo občasne na dno. Naproti tomu organizmy bentálu – **bentos** - žijú počas celého života alebo časti vývinového cyklu na dne. Pelagiál a bentál sa vertikálne aj horizontálne členia podľa svetelného gradientu. Vo vrchnej, presvetlenej vrstve vody – **epipelagiále** – prevláda fotosyntetická asimilácia (trofogénna vrstva), v spodných vrstvách s nedostatkom svetla – **batypelagiále** – fotosyntetická produkcia chýba. Hranicou medzi týmito vrstvami je hĺbka, v ktorej sa produkcia a respirácia vyrovnávajú – **kompensačná hladina**. Rozsah jednotlivých vrstiev je daný faktormi, ktoré znižujú priepustnosť vodného stĺpca pre svetlo, predovšetkým turbiditou a sfarbením vody. V bentále zodpovedá epipelagiálu **litorál**, batypelagiálu zodpovedá pásмо dna nazývané **profundál**. Najhlbšie oblasti dna nazývame **abysál**. Charakter a rozsah jednotlivých častí bentálu je určený morfológiou nádrže a priepustnosťou vody pre svetlo. V oligotrofných (na živiny chudobných) nádržiach zasahuje litorál až do hĺbky niekoľkých desiatok metrov, v eutrofných (na živiny bohatých) nádržiach iba do hĺbky niekoľkých decimetrov príp. metrov. Mnohé prirodzené nádrže sú plytké, takže nemajú vyvinutý profundál a celá plocha dna je litorálom. Takéto nádrže sa zvyčajne vyznačujú vysokou produkciou, čo je dané dostatkom svetla a prehrievaním vody.

Jazerá sa od seba odlišujú aj teplotným režimom. Hlavným zdrojom tepla je pre väčšinu jazier slnečná radiácia. Tá prehrieva povrchovú vrstvu vody, pričom smerom do hĺbky teplota klesá. Termálne rozvrstvenie je spôsobené odlišnou hustotou a viskozitou vody pri rôznych teplotách. Denným prehrievaním a nočným ochladzovaním vrchných vrstiev vody vzniká konvekčné vertikálne prúdenie, ktorým sa tieto vrstvy cirkadiánne premiešavajú. Ďalším zdrojom premiešavania je vietor, ktorým vytvára horizontálny prúd, ktorý sa pri brehoch stáča do hĺbky a do protismeru. Takéto premiešavanie povrchových vrstiev pozorujeme prakticky u všetkých jazier. Iné je to ale v prípade premiešavania hlbších oblastí vodného stĺpca. **Meromiktické jazerá** sú hlboké a voda sa v nich až ku dnu nikdy nepremieša. V hĺbkach takýchto jazier je nedostatok alebo absencia kyslíka, preto je život sústredovaný v povrchových vrstvách. Opačným extrémom sú plytké **polymiktické jazerá**, v ktorých sa vrstvy vody neustále premiešavajú. Medzi týmito dvoma pólmi sú tzv. **oligomiktické jazerá**, v ktorých sa voda premiešava v pravidelných intervaloch počas roka. Sem patrí aj väčšina našich jazier. U nich sa voda premiešava konvekčným a horizontálnym prúdením iba v povrchových vrstvách, čím vznikne na hranici studenej vrstvy teplotná skočná vrstva – **termoklina**, v ktorej dochádza k náhlemu poklesu teploty až o niekoľko stupňov na 1 m. Povrchová teplá vrstva tvorí **epilimnion**, chladná spodná vrstva **hypolimnion**. V ňom teplota smerom ku dnu klesá, u dostatočne hlbokých nádrží až na 4 °C. Tento stav nazývame letná stagnácia. Na jeseň sa voda postupne ochladzuje, termoklina sa posúva viac do hĺbky, až sa povrchová vrstva ochladí na 4 °C a celý vodný stĺpec sa premieša. Ide o úplnú **jesennú cirkuláciu**. Počas nasledujúceho ochladzovania sa vytvorí opačná stratifikácia so studenou vodou pri hladine a teplou (4 °C) vodou v hĺbke – zimná stagnácia. S jarným oteplením povrchovej vrstvy vody na 4 °C dôjde opäť k úplnému premiešaniu vodného stĺpca – **jarnej cirkulácii** a následnej tvorbe novej termálnej stratifikácie. Tento cyklus vytvára špeciálne fyzikálno-chemické podmienky vo vodných ekosystémoch. Pri cirkulácii sa dostáva okysličená voda do hĺbok a z hlbších oblastí sú vynášané živiny do trofogénnej vrstvy, kde sú zužitkované primárnymi producentami.

Kolobeh látok v jazerách je do značnej miery uzavretý. Prevládajú importy z prítokov, atmosféry a pobrežnej zóny nad exportom hmoty odtekajúcimi riekami a aktivitami organizmov (výlet imág vodného hmyzu, výlov rýb vodným vtáctvom ap.). Preto dochádza k postupnému hromadeniu organických i anorganických látok na dne nádrže a k jej postupnému zanášaniu. V záverečnej fáze keď je hĺbka tak malá, že makrofyty korenia po celej ploche dna sa proces rapídne zrýchľuje, jazero sa mení na močiar a nakoniec prechádza na terestrický vývojový stupeň.

