

Nejvýznamnější složky organického detritu jako potravy  
perlorodky říční pro přežití a vývoj mladých jedinců

# Souhrnná výzkumná zpráva za rok 2025

SS06010027 program TAČR Prostředí pro život 6

**VÝZKUMNÝ ÚSTAV  
VODOHOSPODÁŘSKÝ  
T.G. MASARYKA**

veřejná výzkumná instituce



**PŘÍRODOVĚDECKÁ  
FAKULTA**  
Univerzita Karlova

## Část 1: Odběry vody a detritu, základní fyzikálně-chemické a chemické parametry vody a detritu a růstové parametry juvenilních jedinců perlorodky říční

**Hlavní řešitel:** Výzkumný ústav vodohospodářský TGM, v. v. i., Odbor aplikované ekologie

Mgr. Kamila Tichá, Ph.D., RNDr. Zuzana Hořícká, Ph.D., Mgr. Vojtěch Macháček, Ing. Miloš Möhwald

### Vzorkování detritu

Vzorkování detritu proběhlo opět na jaře, v létě a na podzim, počet lokalit se ustálil na 12-ti. Bylo zahrnuto jak původních 8 lokalit, které byly vzorkovány od začátku projektu, tak i další 4 lokality, které se ukázaly jako perspektivní z rozšířeného vzorkování, provedeného v roce 2024. V roce 2025 proběhlo 20.- 22. 5. jarní, 19.- 21. 8. letní a 14.-16. 10. podzimní vzorkování na 12-ti lokalitách. Detrit jsme odebírali ručně ze dna toku plastovými stříkačkami v místech, kde se organický materiál přirozeně usazuje, jako jsou tišiny, tůňky nebo oblasti s výskytem makrofyt. Odebraný materiál byl následně přelitím přes síto o velikosti ok 1 mm zbaven větších nečistot a po usazení byla slita voda, aby výsledný vzorek detritu byl co nejhustší. Výsledný vzorek byl poté promíchán a rozdělen na podíly určené na jednotlivé analýzy, na krmení perlorodek i k uschování (v podobě zmražených vzorků detritu a jejich sušín).

2025		
Horní Vltava	Vltava nad Ovesnou (V20)	Řasnice – ústí (V11)
	Vltava pod Lipnem (V21)	
Blanice	Blanice Arnoštov (B3)	Zbytinský potok (B6)
	Tetřívčův potok (B20)	
Zlatý potok	Zlatý p. – Tisovka (ZP30)	
Otava	Otava – Malé Hydčice (OT1)	
Malše	Malše pod Hiltchen (MM8)	Malše pod Dolním Dvořištěm (MM35)
Ašsko	Náhon Rokytnice (R1)	Lužní p. nad Fürstbächlein (LP4)

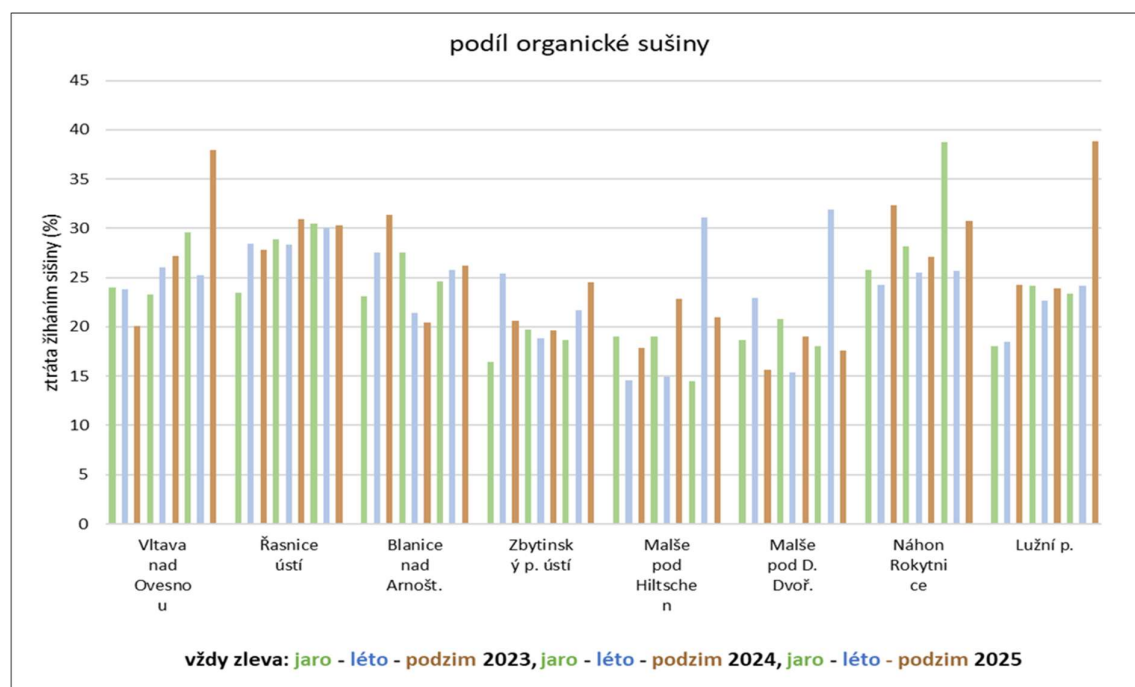
Tab. 1: Přehled lokalit, na kterých byl vzorkován detrit ve třech sezónách roku 2025.

## Analýzy

Každý odebraný směsný vzorek detritu byl rozdělen na čtyři podíly, kdy jeden byl využit na analýzu vybraných základních parametrů v laboratořích VÚV TGM (ztráta žíháním sušiny, tj. podíl organických látek v detritu, obsah celkového fosforu, celkového vápníku a železa v sušině) a zbytek sušiny byl předán externí laboratoři na prvkovou analýzu (stanovení obsahu uhlíku a dusíku). Druhý podíl byl použit na biochemické analýzy v laboratoři PŘF UK (viz Část 2 průběžné zprávy), třetí podíl na růstové pokusy s juvenilními perlorodkami a poslední byl zamražen a stejně jako sušina z něj uschován pro případné pozdější využití.

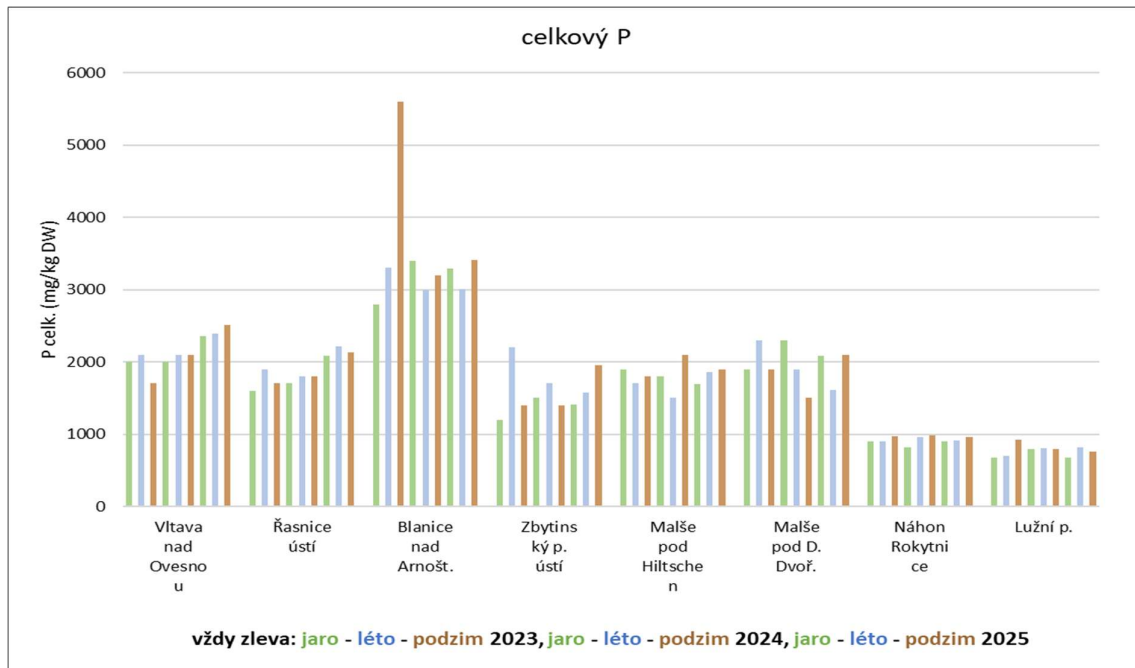
Na všech lokalitách byl vždy odebrán také vzorek vody, ve kterém byla na místě změřena teplota, vodivost a pH, viz příloha 1. Paralelně odebraný vzorek vody byl analyzován v laboratoři VÚV TGM ( $\text{pH}_{\text{lab}}$ ,  $A_{254}$ ,  $\text{KNK}_{4,5}$ ,  $\text{Cl}^-$ ,  $\text{NH}_4^+$ ,  $\text{NO}_3^-$ ,  $\text{NO}_2^-$ ,  $\text{PO}_4^{3-}$ ,  $P_{\text{celk.}}$ , NL 105,  $\text{Fe}^{2+}$ ,  $\text{Ca}^{2+}$ ). Voda pro hromadné chovy perlorodek před a mezi pokusy byla odebírána ze Spálenického potoka, voda pro růstové pokusy byla odebírána přímo na odběrových místech detritu.

## Výsledky



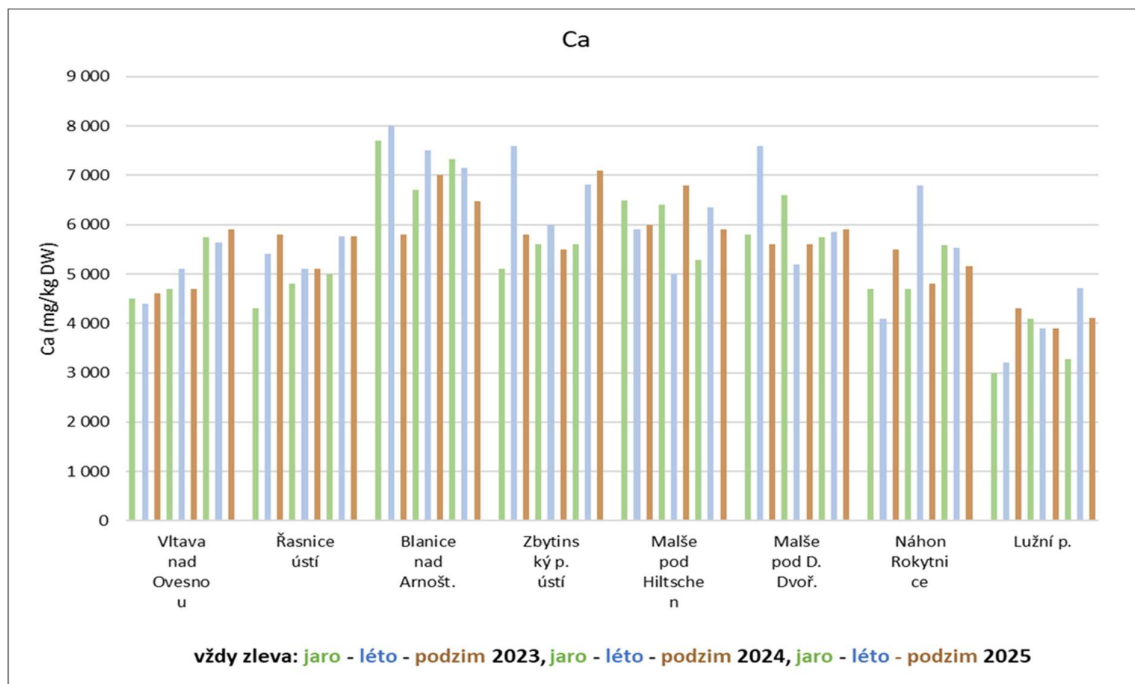
Obrázek 1: Obsah organických látek v sušině detritu ve všech sledovaných sezónách

Podíl organických látek (**Obrázek 1**) nevykazoval žádné roční cykly, a v jednotlivých sezónách se výrazným způsobem nelišil. Existovaly určité výkyvy, kdy byl zaznamenán na některých lokalitách vysoký podíl organických látek, ale nebyl pozorován žádný trend. Na jaře 2024 a 2025 byl podíl sušiny vyšší než na jaře 2023, zatímco v r. 2023 byl nejvyšší v létě nebo na podzim. Co se týká porovnání lokalit, celkově nejvyšší obsah sušiny byl v ústí Řasnice a náhonu Rokytnice, celkově nejnižší na obou profilech Malše a v ústí Zbytinského potoka.



Obrázek 2: Obsah celkového fosforu v detritu ve všech sledovaných sezónách

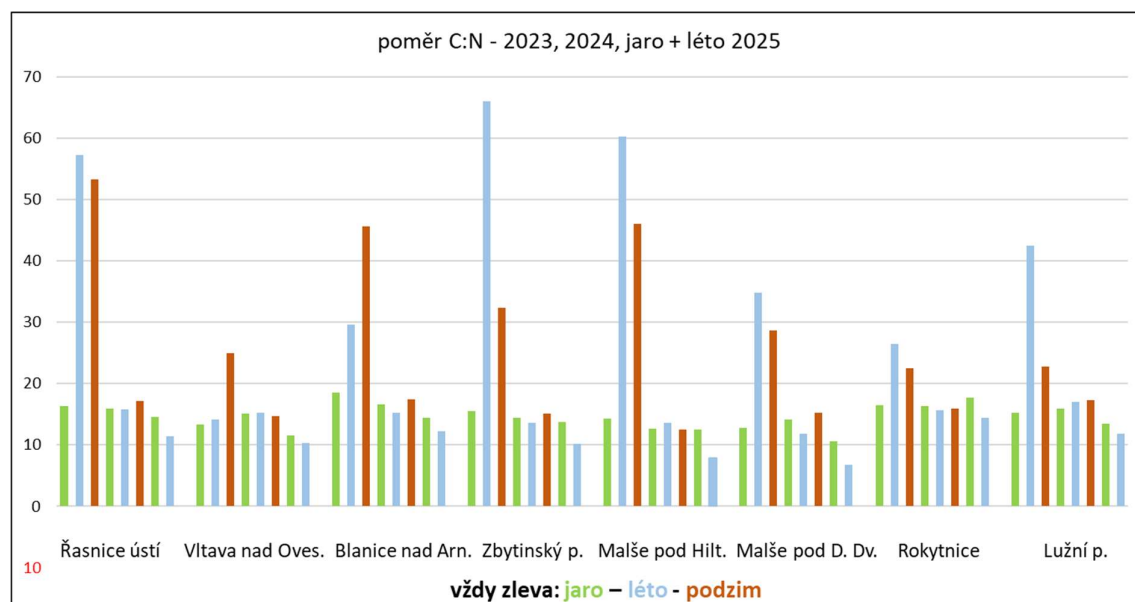
Z hlediska obsahu fosforu v sušině detritu (**Obrázek 2**) nebylo také možné v letech 2023 – 2025 pozorovat žádné sezónní cykly, často byla koncentrace nejvyšší na podzim. Extrémní hodnota z podzimu roku 2023 se již neopakovala. Celkově nejvyšší obsah fosforu byl za sledované období v Blanici nad Arnoštovem a celkově nejnižší v Lužním potoce a v náhonu Rokytnice, oboje na Ašsku.



Obrázek 3: Obsah vápníku v detritu ve všech sledovaných sezónách

Porovnání sezón v letech 2023–2025 naznačuje velmi nevyrovnané koncentrace vápníku (**Obrázek 3**), v létě často vyšší než na jaře. Při porovnání lokalit byl obsah vápníku celkově nejvyšší v Blanici nad

Arnoštovem, v ústí Zbytinského potoka a v obou profilech Malše, celkově nejnižší potom v Lučním potoce.



Obrázek 4: Poměr C:N ve všech sezónách v letech 2023, 2024 a na jaře a v létě 2025

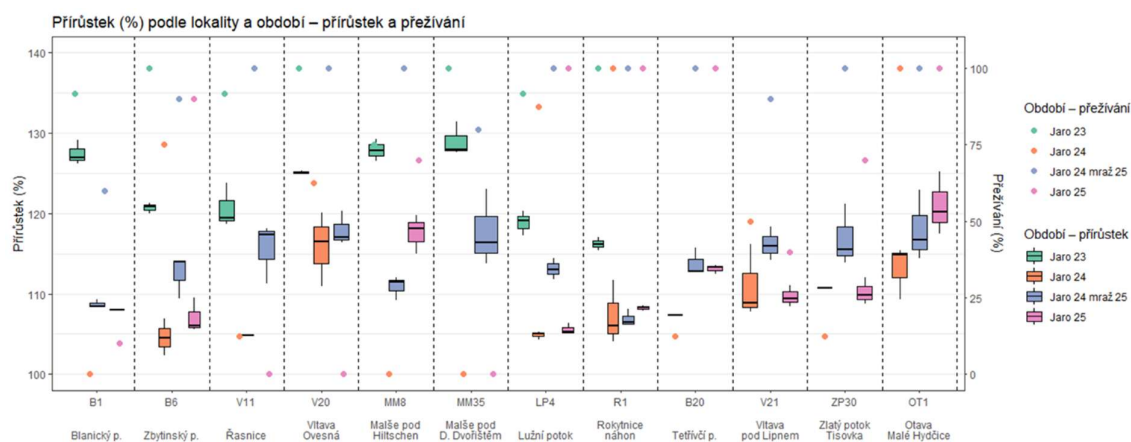
Z hlediska poměru C:N v detritu jsme v průběhu tří sezón získali poměrně rozporuplné výsledky (**Obrázek 4**). Zatímco v roce 2023 byl zachycen typický sezónní průběh, který je běžný pro sladkovodní tekoucí vody (Frost et al. 2005), v letech 2024 a 2025 byl průběh sezón netypický. Typický sezónní trend je popisován jako obvyklý nízký poměr C:N na jaře, kdy je v ekosystému dostatek dostupného dusíku, poté se v létě poměr C:N zvyšuje, jak organismy dostupný dusík spotřebovávají a na podzim s rozpadem rostlinné hmoty, nahromaděné v sezóně je dusík opět do ekosystémů uvolňován a poměr C:N se sníží. Tento průběh je na našich datech patrný v roce 2023, zatímco v roce 2024 byly na podzim zachyceny stejné nebo vyšší hodnoty C:N než v létě a v sezóně 2025 dokonce nižší poměr C:N v létě než na jaře. Výsledky pro podzimní sezónu 2025 ještě nebyly analyzovány. Pozorované hodnoty pravděpodobně souvisí s průběhem teplot a srážek v letech 2024 a 2025 a je pravděpodobné, že dostupnost dusíku může být jedním z faktorů, ovlivňujících obsah makronutrientů v potravě perlorodek a tedy i jejich přežívání, růst a vývoj.

## Růstové pokusy

Růstové pokusy byly realizovány stejně jako v předchozích letech a metody jsou popsány z průběžných zprávách za roky 2023 a 2024.

V přechodných sezónách jsme při zpracování detritu na podíly pro jednotlivé analýzy a růstové pokusy vždy uchovali část detritu zamražením. V roce 2025 jsme tyto zamražené vzorky využili k opakování růstových pokusů z roku 2024. V roce 2024 totiž bylo v růstových pokusech nestandardně nízké přežívání juvenilů (viz průběžná zpráva z roku 2024) a i když jsme s tím v projektu původně nepočítali, chtěli jsme zjistit, jestli to byl více vliv deštivé sezóny, spojené s netypickým průběhem teplot vzduchu i vody, nebo neperspektivních jedinců. Díky tomu, že jsme od chovatele získali na jaře oproti smlouvě o desítky více juvenilů, bylo možné v letošním roce zopakovat na uchovaném zamraženém detritu z roku 2024 paralelně ještě jednu sadu růstových pokusů. Ve stejné době tedy běžely dvě sady pokusů,

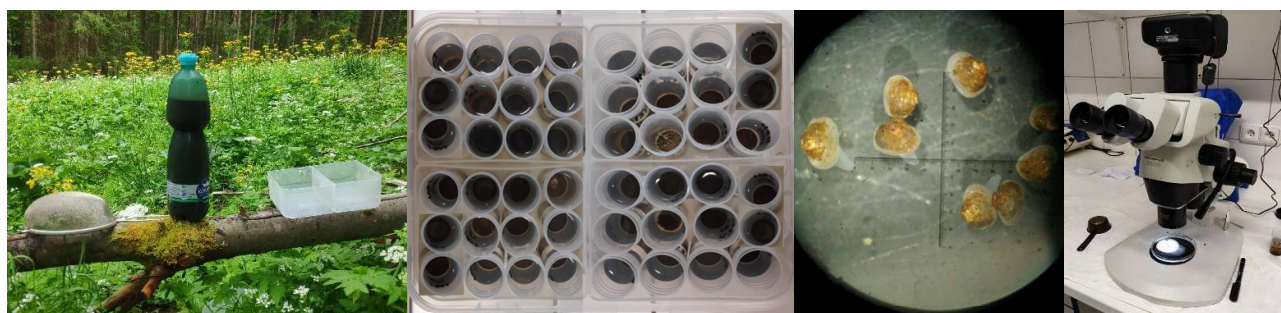
sada pokusů na mraženém detritu 2024 a sada pokusů na čerstvém detritu 2025. Zvolili jsme takový postup, že růstové pokusy vždy odpovídaly sezoně, tedy k sadě jarního detritu z roku 2025 jsme přiřadili další sadu na jarním rozmraženém detritu z roku 2024, v létě a na podzim analogicky. Bohužel průběh počasí je velmi nepredikovatelný faktor, ovlivňující projekt po celou dobu jeho trvání, což však v biologických systémech není nic neobvyklého. V roce 2025 tak máme výsledky fyzikálně-chemických analýz detritu i růstových pokusů opět jiné, než jsme předpokládali. Vyhodnocení všech získaných dat ve dvojnásobném objemu bude podrobně popsáno v závěrečné zprávě projektu v roce 2026, nyní jsme se zaměřili na porovnání jednotlivých sezón, protože výsledky z letních a podzimních pokusů dosud nebyly všechny vyhodnoceny.



Obrázek 5: Přirůstky a přežívání juvenilů v jarních sezónách v roce 2023, 2024, opakování na zmraženém detritu z roku 2024, a v roce 2025.

Výsledky růstových pokusů v jarní sezóně nevykazují žádný trend ani podobnost (**Obrázek 5**). Z grafu je patrné, že na jaře 2023 byly v detritu ze všech osmi odebraných lokalit v porovnání s dalšími roky velmi vysoké přirůstky (čtyři lokality na grafu zprava byly přidány v další sezóně) a podobně kvalitní detrit jsme již při žádném z odběrů nezískali. Zatím tedy lze zobecnit jen to, že na přirůstání juvenilních jedinců perlorodky má mnohem větší sezóna než lokalita.

Když porovnáme přežívání juvenilů, dojdeme k odlišným výsledkům. Mezi testovanými lokalitami byly jak ty, kde bylo přežívání v jednotlivých letech kolísavé, tak i ty, kde i přes malé přirůstky bylo přežívání stále vysoké. Lze tedy vyslovit předběžný opatrný závěr, že na přežívání má vliv jak sezóna, tak i lokalita. Po zpracování dat z letní a podzimní sezóny 2025 budeme tento předpoklad statisticky testovat a výsledek budeme prezentovat v závěrečné zprávě.



## Část 2: Analýza vybraných látek a aktivit enzymů souvisejících s metabolismem dusíku, fosforu a uhlíku v detritu

**Další řešitel:** Přírodovědecká fakulta Univerzity Karlovy, Katedra biochemie

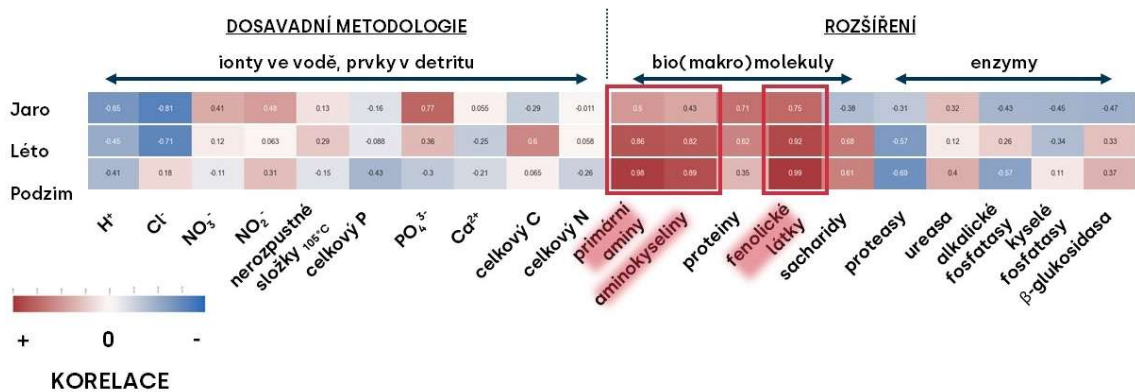
RNDr. Tomáš Ječmen, Ph.D., RNDr. Kateřina Bělonožníková, Ph.D., prof. RNDr. Helena Ryšlavá, CSc., doc. RNDr. Tomáš Křížek, Ph.D.

V průběhu roku 2025 byly analyzovány všechny klíčové parametry detritu z roku 2024 (tzn. obsah aminů, aminokyselin, proteinů, sacharidů a aktivit vybraných enzymů metabolismu dusíku, fosforu a uhlíku) a plynule navázalo laboratorní biochemické zpracování vzorků detritu odebraného v roce 2025. To bude pro sadu vzorků odebraných na podzim 2025 dokončeno do února 2026. Současně byla kompletní data z let 2023 a 2024 statisticky vyhodnocena a jednotlivé parametry detritu byly uvedeny do souvislosti s přirůstáním juvenilních jedinců i vzájemně mezi sebou.

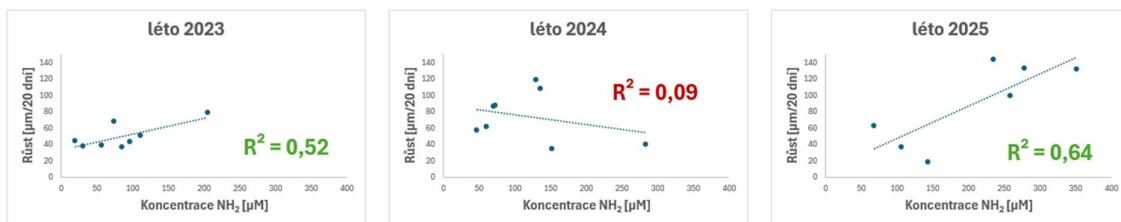
Pomocí korelační analýzy se podařilo vytipovat 3 parametry výrazněji korelující s přirůstáním perlorodek v roce 2023 – koncentrace primárních aminů, aminokyselin a fenolických látek – zatímco enzymové aktivity s přírůstkem spíše nekorelovaly (**Obrázek 6**). Celkově nízké přírůstky a s tím související malé rozdíly mezi jednotlivými skupinami neumožnily tyto trendy potvrdit se vzorky z roku 2024 (**Obrázek 7**). Předběžně jsou výsledky z roku 2025, ve kterém byly přírůstky opět vyšší, v souladu s hlavními závěry z roku 2023 (**Obrázek 7**), avšak pro celkové zhodnocení je nezbytné ještě některé z parametrů stanovit během února 2026.

Jedním z výstupů projektu je odborný článek, který byl plánován připravit z výsledků projektu za první dva roky (2023-2024). Z důvodu nízkých přírůstků v roce 2024 nebylo k dispozici dostatečné množství spolehlivých dat pro finalizaci vědecké publikace již během roku 2025. Publikace bude proto finalizována na začátku roku 2026 a budou použity výsledky z let 2023 a 2025.

Dusík je důležitým nutričním nezbytným pro růst a prosperitu heterotrofních organismů včetně perlorodek. Získané výsledky ukazují, že námi zvolené analýzy zaměřující se na kvantifikaci dusíkatých látek obsahujících primární aminy a kvantifikaci jednotlivých aminokyselin (nezbytných pro výstavbu tkání), představují lepší charakteristiku než doposud používané stanovení celkového dusíku (robustní a běžně dostupná metoda, která však nerozlišuje mezi biologicky dostupnými a strukturálně vázanými formami dusíku). První z přístupů – stanovení primárních aminů – je robustní, citlivou, rychlou a cenově dostupnou fluorescenční technikou, a považujeme ji jako smysluplnou pro rutinní charakterizaci detritu za účelem sledování jeho nutriční hodnoty. Pomocí druhého z přístupů – kvantifikace jednotlivých aminokyselin – jsme potvrdili, že stanovené primární aminy jsou z větší části právě volné aminokyseliny, a metoda tak poskytuje podobnou informaci jako stanovení primárních aminů. Jelikož se jedná o metodu náročnější analyticky, na čas i na zdroje, a zároveň tímto přístupem nebyly zjištěny výraznější rozdíly v aminokyselinových profilech mezi jednotlivými vzorky detritu, je použití tohoto přístupu vhodné spíše ve specifických případech. Obsah celkových fenolických látek v detritu se ve vybraných obdobích (2023-2025) jevil jako další analyticky snadno získatelný parametr hodný sledování. Na rozdíl od přínosu aminů pro růst perlorodek, jehož vysvětlení je poměrně přímočaré, mohou látky z početné skupiny fenolů s různými účinky (např. antioxidantními či antimikrobiálními) ovlivňovat růst a vývoj perlorodek více komplexními mechanismy, a interpretace výsledků proto může být složitější.



Obrázek 6: Korelační analýza vybraných parametrů s přirůstáním juvenilních perlorodek ze tří odběrových období roku 2023. Červeně označené parametry vykazovaly dobrou pozitivní korelaci s přirůstáním juvenilů.



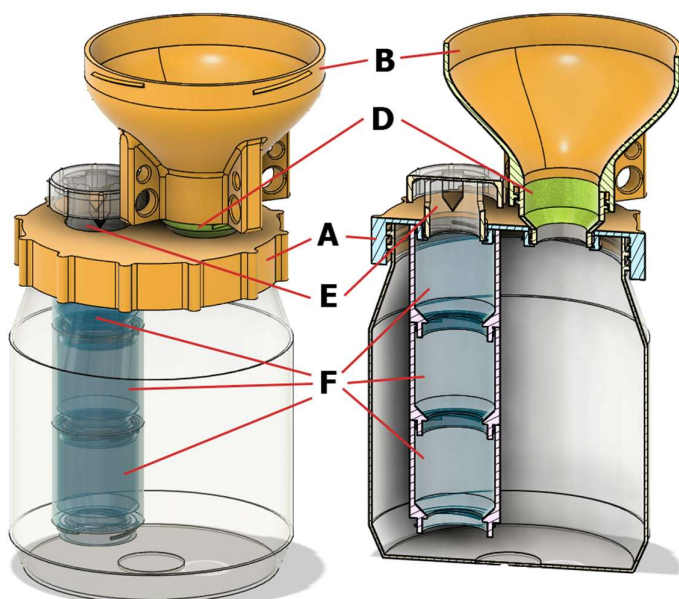
Obrázek 7: Přirůstky juvenilních perlorodek v závislosti na koncentraci primárních aminů v detritu porovnávající výsledky bioindikačních experimentů v letním období v letech 2023-2025. Zkratky:  $R^2$ , koeficient determinace (síla korelace: zanedbatelná <0,1, slabá <0,3, střední <0,5, silná <0,7, velmi silná <0,9, extrémně silná >0,9).

### Část 3: Výstupy

#### Pasivní odběrové zařízení detritu

Byl dokončen vývoj a připravena finální verze zařízení pro pasivní odběr detritu (**Obrázek 8**), jehož účelem je kontinuální sběr a koncentrování plaveniny v množství dostatečném jak pro její podrobnou chemickou charakterizaci, tak pro pravidelné krmení perlorodek v odchovných. Zejména byla (A) přepracována konstrukce tak, aby se zvýšil průtok vody a zachycovalo se tak více detritu za jednotku času, a (B) pro kotvení odběráku v toku byla vytvořena speciální nerezová klec. Testování v reálných podmínkách ukázalo zlepšení funkčnosti oproti dřívějšímu konceptu, zejména (A) snadnější instalaci do vodního toku, (B) vyšší reprodukovatelnost při opakovaných odběrech daná kotvením do klece zůstávající v toku uchycená na stejném místě, (C) větší záchyt plaveniny, (D) možnost snadné úpravy vnitřního odporu odběráku při použití v rychle nebo pomalu tekoucích tocích. Detaily konstrukce a další informace o odběrovém zařízení jsou uvedeny v příloze v pdf ve výstupu funkčního vzorku (**Gfunk - SS06010027-V4**). Oproti metodám založeným na aktivním, jednorázovém odběru je průběžná kumulace detritu pomocí tohoto zařízení méně citlivá na krátkodobé výkyvy v kvalitě a struktuře

detritu i v koncentracích látek navázaných na suspendované částice, k nimž může docházet například po intenzivních srážkách.



Obrázek 8: Model sedimentační nádoby s víkem složeným z vybraných komponent (vlevo) a jeho řez (vpravo).

## Populárně naučný článek

Popularizační článek (**SS06010027-V5**, O) na téma „Klíčové složky potravy perlorodky říční“ byl vydán v 1. čísle roku 2025 v časopisu Šumava, vydávaného Národním Parkem Šumava, náhled pdf je v příloze.

## Workshop s exkurzí

Dne 20. 11. 2025 se v rámci projektu jako jeden z výstupů uskutečnil na Hydrobiologické stanici NP Šumava v Dobré na Šumavě plánovaný workshop (**SS06010027-V6**, O). Vzhledem k omezeným časovým možnostem pozvaných účastníků byl přeložen z května 2025. Dopolední část byla věnována představení cílů a prvních výstupů projektu. Odpoledne byl přímo v toku představen pokročilý typ tzv. pasivních odběráků detritu včetně praktické ukázky jejich instalace a funkce.

Prezentace z workshopu, videa ukázek fungování pasivního odběráku detritu přímo v toku a fotografie z průběhu workshopu i exkurze jsou na webových stránkách projektu:

<https://heis.vuv.cz/data/webmap/datovesady/projekty/detrit/default.asp>



## Ostatní výstupy

Slíbenými výstupy v roce 2024 byla v březnu Souhrnná výzkumná zpráva (**SS06010027-V8**, Vsouhrn) za druhý rok řešení projektu byla zaslána odbornému garantovi na MŽP ve slíbeném termínu, na žádost Agentury ochrany přírody a krajiny ČR jsme zaslali zprávu také koordinátorce Záchraného programu perlorodky říční.

Bakalářské práce (**SS06010027-V7**, O) – V září 2025 byly na PŘF UK obhájené dvě bakalářské práce s tematikou projektu. K nahlédnutí jsou v přílohách průběžné zprávy.

Práce na metodice (**SS06010027-V1**, NmetS) – na společných projektových schůzkách týmu byla představena a zkonzultována osnova a podoba Metodiky odběru detritu pro chovy perlorodek. Jednotlivé části byly potom rozpracovány do konceptu, který mají k dispozici členové týmu. Vzhledem k tomu, že workshop jsme připravovali v náhradním termínu a jeho příprava a realizace měla v závěru roku prioritu a růstové pokusy v roce 2025 probíhaly ve dvojnásobném objemu, byla druhá polovina roku v daném personálním složení velmi časově náročná. Požádali jsme proto aplikačního garanta o prodloužení termínu odevzdání metodiky na březen 2026, spolu s ukončením projektu.

Práce na odborném článku (**SS06010027-V3**, Jimp) – V plánu bylo zamýšleno sestavit z výsledků projektu za první dva roky (2023-2024) odbornou publikaci. Vzhledem k nízkým přírůstkům juvenilních perlorodek v roce 2024 není k dispozici dostatečné množství spolehlivých dat pro finalizaci vědecké publikace již během roku 2025. Aktuální pracovní verze textu již obsahuje zpracovaný úvod, metodickou část a související citace. Dále jsou zpracována všechna data z let 2023-4 a změřená data z roku 2025, která budou součástí publikace. Data z roku 2023 jsou také statisticky vyhodnocena, nicméně pro získání souhrnných výsledků bude vyhodnocení zopakováno po doplnění o dosud chybějící data z roku 2025. Publikace bude finalizována na začátku roku 2026, kdy budou kompletní výsledky z let 2023 a 2025 okomentovány a diskutovány.

## Souhrn prací za rok 2025

Ve sledovaném období hlavní řešitel (Výzkumný ústav vodohospodářský TGM, v. v. i., odbor aplikované ekologie) provedl odběr detritu a vzorkování vody na celkem 12-ti lokalitách ve třech obdobích v roce. Šlo o základních 8 lokalit perlorodky říční, které byly vzorkovány po celou dobu projektu, a o některé lokality, přidané v roce 2024, které vykazovaly dobré přežívání juvenilních jedinců perlorodky říční. Na místě vždy byly provedeny základní fyzikálně-chemické analýzy vody (měření teploty, vodivosti a pH), dále pak odebrány vzorky vody i detritu pro analýzy obsahu vybraných prvků a iontů, v případě detritu též organické sušiny a elementární analýzu CNS v externí laboratoři. Byly naplánovány a realizovány tři cykly růstových pokusů ex-situ na juvenilech po prvním roce života (1+), a paralelní 3 cykly růstových pokusů na detritu z roku 2024, uchovaném zamražením. Tyto experimenty probíhaly nad plán projektu a měly potvrdit nebo vyvrátit špatné přežívání juvenilů v roce 2024 prakticky ve všech sledovaných obdobích roku. V závěru roku 2025 proběhlo vyhodnocení části experimentů.

Tým dalšího řešitele (Přírodovědecká fakulta Univerzity Karlovy, Katedra biochemie) v aktuální etapě projektu dokončil vývoj a testování pasivního odběrového zařízení. Během roku 2025 byly rovněž doměřeny všechny zvolené klíčové parametry detritu 2024 a plynule navázala biochemická analýza detritu odebraného v roce 2025. Průběžné výsledky získané během projektu byly prezentovány formou odborné přednášky a plakátového sdělení na mezinárodní konferenci „TOXCON - 30<sup>th</sup> Interdisciplinary Toxicology Conference“ (24.-26. 9. 2025) konané ve Staré Lesné na Slovensku. V září 2025 byly také

obhájené dvě bakalářské práce s tematikou projektu na PŘF UK. Tým se dále věnoval zejména statistickému zpracování dat a přípravě vědecké publikace.

Společně se oba řešitelé věnovali přípravě výstupů projektu. Plánovaný workshop s exkurzí proběhl v náhradním termínu; vzhledem k omezeným časovým možnostem pozvaných účastníků byl odložen z května na listopad 2025. Byl publikován populární článek (Jost), dokončen funkční vzorek detritu (Gfunk) a Výzkumná zpráva za 2. rok projektu (Vsouhrn) a probíhaly práce na recenzovaném odborném článku (Jimp) a Metodice (NmetS).

V daném období neproběhly změny složení týmu ani výše úvazků členů řešitelského kolektivu. Oba řešitelské týmy se účastnily několika koordinačních schůzek, na kterých byly prezentovány a konzultovány získané výsledky a další postup obou řešitelů. 11 .6. 2025 proběhl kontrolní den projektu s odborným garantem a pozvaným hostem z AOPK ČR (Koordinátorka záchranného programu perlorodky říční). Druhý kontrolní den proběhl v rámci workshopu s exkurzí dne 20. 11. 2025.

Projekt je navázán na Záchranný program perlorodky říční v České republice, čímž naplňuje v Podprogramu 1 hlavní prioritní výzkumný cíl 3.3. – rozvoj moderních metod a postupů, sledování a vyhodnocování stavu ekosystémů a dále rostlinných a živočišných druhů (a jejich stanovišť). Projekt souvisí i se dvěma vedlejšími prioritními výzkumnými cíli: 3.1. – zachování a obnova struktury a přirozených funkcí vodních, mokřadních a terestrických ekosystémů a rostlinných a živočišných druhů těchto stanovišť, a 3.2. – ochrana biodiverzity na úrovni společenstev, druhů i genetické variability jedinců včetně předcházení šíření a eradikace invazních druhů z unijního seznamu. Spolupráce obou řešitelů vede k identifikaci složek detritu s největším významem pro růst a vitalitu mladých jedinců, což je zásadní pro úspěšnost odchovů, výběr lokalit pro dosazování odchovaných perlorodek za účelem posilování stávajících populací, případně reintrodukcí.

## Reference:

Frost, P.C., Cross, W.F., Benstead, J.P., 2005: Ecological stoichiometry in freshwater benthic ecosystems: an introduction, *Freshwater Biology* 50, 1781–1785.