

**Bakalářská práce**

**Antipredační mechanismy a indukovatelné  
morfologické struktury u perlooček rodu  
*Daphnia* (Crustacea: Cladocera)**

Antipredator mechanisms and inducible  
morphological structures in *Daphnia* (Crustacea:  
Cladocera)

(literární rešerše)

**Eva Volemanová**

Katedra ekologie  
Přírodovědecká fakulta Univerzity Karlovy v Praze

**Školitel: RNDr. Adam Petrusek**

**srpen 2007**

Děkuji svému školiteli, RNDr. Adamu Petruskovi, za vedení mé bakalářské práce a za obětavost, kterou při tom prokázal.

## **ABSTRAKT**

Ve vodním prostředí je planktonní kořist schopna predátory vycítit prostřednictvím infochemikálií – kairomonů. To umožňuje planktonním organismům zareagovat na predátora specifickou odpovědí. Takto indukované reakce směřují cíleně ke snížení rizika predace a jsou tudíž adaptivní. Rozsah a typ antipredačních obran jsou specifické pro jednotlivé taxony a často interklonálně odlišné i v rámci jednoho asexuálně se rozmnožujícího druhu. Perloočky vykazují rozličné behaviorální odpovědi, morfologické struktury a změny v životních strategiích na přítomnost predátora. Bylo experimentálně prokázáno, že kairomony ovlivňují u perlooček alokaci zdrojů do růstu a reprodukce, indukují u nich shlukování a mají vliv na pohyby perlooček a na jejich citlivost vůči mechanickým a světelným podnětům. Diurnální vertikální migrace perlooček, přestože je primárně indukována změnami v intenzitě světla, je taktéž ovlivněna kairomony. U perlooček rodu *Daphnia* jsou chemicky indukovány i morfologické změny, jako například vytváření helem a dorzálních zubovitých výběžků; tato indukce morfologických obran je transgenerační. Poté, co byla u perlooček rodu *Daphnia* objevena skrytá morfologická plasticita se zdá, že okem viditelné morfologické změny jsou jen příslovečnou špičkou ledovce v obranných mechanismech. V této literární rešerši shrnuji dosavadní poznatky o chemicky indukovatelných antipredačních obranách u rodu *Daphnia* a nabízím ucelený pohled na celou problematiku.

*Klíčová slova:* indukovatelné obrany, kairomony, *Daphnia*, morfologické změny, behaviorální odpovědi, životní strategie, transgenerační indukce

## ABSTRACT

In aquatic ecosystems, planktonic organisms are able to detect the presence of potential predators through infochemicals – kairomones. This allows planktonic organisms to exhibit predator-specific responses. Such induced reactions are assumed to reduce predation risk and thus to be adaptive. The strength and type of anti-predator traits are taxon-specific and often interclonally different within asexually reproducing species. Daphnids exhibit diverse morphological, behavioural and life-history responses to the chemical presence of potential predators. Chemical cues have been shown experimentally to affect allocation of resources in growth and reproduction in *Daphnia*, as well as to induce or stimulate swarming, swimming behaviour, and alertness. Diel vertical migration, although triggered by changes in light intensity, is strongly affected by kairomones in *Daphnia*. Morphological changes like formation of helmets and neckteeth can be also induced chemically; this induction of morphological defences in *Daphnia* is transgenerational. As the hidden morphological plasticity in *Daphnia* was uncovered, it has been suggested that visible morphological changes are only the „tip of the iceberg“ of the entire protective mechanisms. In this review I summarise recent work on chemically induced anti-predator defences in *Daphnia* to offer a general overview of these topics.

*Key words:* inducible defences, kairomones, *Daphnia*, morphological changes, behavioral responses, life-history, transgenerational induction

# OBSAH

ÚVOD .....	5
1. KAIROMONY .....	6
1.1. Definice .....	6
1.2. Struktura kairomonů .....	6
1.3. Původci kairomonů .....	7
2. INDUKOVATELNÉ ANTIPREDAČNÍ MECHANISMY .....	8
2.1. Typy antipredačních mechanismů u planktonních organismů .....	8
2.2. Evoluce indukovatelných obran .....	8
2.3. Variabilita indukovaných reakcí .....	9
3. BEHAVIORÁLNÍ MECHANISMY .....	9
3.1. Shlukování .....	9
3.2. Změna citlivosti na mechanické a světelné podněty .....	10
3.3. Regulace pohybů .....	10
3.4. Diurnální vertikální migrace .....	11
3.4.1. DVM jako reakce na vizuálně se orientující predátory .....	11
3.4.2. Reverzní DVM .....	12
3.5. Diurnální horizontální migrace (DHM) .....	12
4. ŽIVOTNÍ STRATEGIE .....	13
4.1. Změny životních strategií .....	13
4.2. Životní strategie v přítomnosti ryb .....	14
4.2.1. Zmenšení primipar .....	14
4.2.2. Zkrácení postembryonálního vývoje .....	14
4.2.3. Regulace velikosti snůšky .....	15
4.3. Životní strategie v přítomnosti bezobratlých predátorů .....	15
4.4. Vliv spolupůsobení kairomonů s dalšími faktory na životní strategie perlooček .....	16
4.5. Diapauza .....	16
5. MORFOLOGICKÉ MECHANISMY .....	17
5.1. Vytváření obranných struktur .....	17
5.1.1. Dorzální zubovité výběžky .....	18
5.1.2. Helmy .....	18
5.1.3. Morfologická reakce na znakoplavky .....	20
5.1.4. <i>Daphnia lumholtzi</i> a její obrana proti rybám .....	20
5.2. Transgenerační indukce morfologických obranných struktur .....	20
5.3. Skryté morfologické obrany .....	21
6. VZÁJEMNÁ (NE)ZÁVISLOST REAKCÍ .....	22
ZÁVĚR .....	23
SEZNAM LITERATURY .....	24

## ÚVOD

Perloočky rodu *Daphnia* (Cladocera), jsou běžnou součástí planktonních společenstev. Obývají rozmanité stojaté sladkovodní ekosystémy na všech světadílech, od malých periodických tůň po jezera. Jsou to filtrátoři živící se především řasami a samy jsou potravou široké škály predátorů, hlavně ryb a vodních larev hmyzu, tvoří tudíž podstatnou složku potravních řetězců a mají význačnou úlohu v dynamice potravních sítí ve sladkovodním prostředí. Díky své ekologické významnosti, klonálnímu rozmnožování, krátkým životním cyklům a snadnosti kultivace se staly modelovými organismy v ekologii, populační genetice i toxikologii.

Nejstarší zmínky o antipredačních mechanismech planktonu jsou ze samého počátku dvacátého století. Avšak poté, co bylo zjištěno, že tyto obranné reakce jsou chemicky indukovatelné (Gilbert 1966), zájem o tuto problematiku rapidně vzrostl a nyní nese ovoce v podobě odhalování mechanismů skrývajících se v pozadí fenoménů známých po celé generace. Od té doby, kdy Larsson a Dodson (1993) shrnuli nejmodernější poznatky o chemické komunikaci mezi planktonními živočichy, se rozvinulo hned několik nových linií výzkumu antipredačních mechanismů planktonu, v nichž jako modelové organismy často figurují z výše již zmíněných důvodů právě perloočky rodu *Daphnia*. Porozumění chemickým signálům mezi organismy a tomu, jak se jedinci vyrovnávají s chemickým “šumem“ od organismů, které je obklopují, je důležité pro pochopení fungování vodních společenstev.

Ve své bakalářské práci jsem se pokusila shrnout dosavadní poznatky o chemicky indukovatelných antipredačních mechanismech rodu *Daphnia* a nabídnout tak komplexnější pohled na celou tuto problematiku. V první kapitole se zabývám chemickými podněty indukujícími tyto obrany, dále pak zmiňuji faktory podporující evoluci indukovatelných obran a také jejich variabilitu. V následujících kapitolách se podrobněji věnuji každému ze tří typů indukovatelných obran, a to behaviorálním mechanismům, změnám v životních strategiích a morfologickým mechanismům. Poté zařazuji stručnou zmínku o kombinacích těchto typů obran. V mé diplomové práci se budu blíže zabývat morfologickými obrannými strukturami perloočky *Daphnia cucullata*, proto jsem se ve své práci bakalářské snažila nejvíce pozornosti věnovat morfologickým antipredačním mechanismům a druhům perlooček, které se vyskytují mj. i na našem území.

# 1. KAIROMONY

## 1.1. Definice

Aby došlo ke vzniku antipredačních mechanismů, je zapotřebí nějakého signálu, prostřednictvím něhož se potencionální kořist dozví o přítomnosti predátora. V případě, kdy jsou kořisti drobné planktonní organismy jde o signál chemický, jmenovitě o látky zvané kairomony.

Kairomony, stejně jako mnohem známější feromony, patří mezi infochemikálie. Avšak narozdíl od feromonů, zprostředkujících interakce mezi organismy téhož druhu, fungují kairomony při přenosu informace mezi jedinci druhů odlišných, proto je řadíme mezi tzv. alelochemikálie. Přesněji jsou kairomony definovány jako látky příslušné určitému organismu, které v kontaktu s jiným druhem vyvolávají u příjemce behaviorální či fyziologické adaptivně výhodné odpovědi (Dicke & Sabelis 1988).

## 1.2. Struktura kairomonů

Přestože role kairomonů v planktonních společenstvech je intenzivně zkoumána již půl století, znalosti o jejich chemické struktuře jsou stále nedostatečné. Gilbert (1966) ve své práci píše, že dravý vířník *Asplanchna* uvolňuje do svého okolí ve vodě rozpustnou látku, na kterou reaguje jeho kořist, vířník *Brachionus calyciflorus*, líhnutím individuí s párem dlouhých pohyblivých trnů, velmi odolných proti predaci. U perlooček podobný mechanismus poprvé zaznamenávají Krueger a Dodson (1981). Ti uvádějí, že látka vylučovaná larvou koretry *Chaoborus americanus* indukuje vytváření rezistentních forem perlooček druhu *Daphnia pulex*.

První pokusy o přesnější určení struktury kairomonů ovlivňujících perloočky byly prováděny na rybích kairomonech<sup>1</sup> v souvislosti s vyvoláním diurnální vertikální migrace (DVM; Kapitola 3.4.). Aktivní složka rybích kairomonů se ukázala být velmi dobře rozpustná ve vodě a netěkavá, s malou molekulární hmotností, neproteinového, středně lipofilního charakteru, stabilní i za extrémních teplot a přes širokou škálu pH (Loose et al. 1993, Tollrian & von Elert 1994, von Elert & Pohnert 2000). Zajímavé je, že všechny zkoumané rybí kairomony vykazovaly shodné chemické vlastnosti a stejnou chromatografickou retenci, ačkoli pocházely z jiných druhů ryb, ba

---

<sup>1</sup> Kairomony nemusí být vylučovány přímo samotnými predátory, viz. následující odstavce kapitoly, a tak je výraz „rybí kairomony“ poněkud nepřesný a zjednodušující, nicméně pro lepší srozumitelnost jsem se rozhodla tento termín ve své práci zachovat. To samé platí i pro kairomony larev koreter.

dokonce z různých čeledí. A nejen to, sledované perloočky vykazovaly DVM i v přítomnosti kairomonu štiky, tato zdánlivě nelogická odpověď na dravou rybu však může být adaptivní, jelikož dravé ryby koexistují s planktonožravými jako svou kořistí (von Elert & Pohnert 2000).

### 1.3. Původci kairomonů

Jak napovídá definice, produkce kairomonů je nevýhodná pro predátora, tudíž by se dala očekávat selekce proti vylučování těchto podnětů. Tato selekce se však nezdá být příliš silná, jelikož produkce kairomonů je ve vodním prostředí velmi rozšířeným fenoménem. Nabízejí se dvě vysvětlení: (1) kairomony jsou pro život predátorů esenciální a nevýhody nepřevyšují přínos z kořisti; (2) kairomony jsou s predátory asociovány, ale nejsou jimi přímo produkovány. A skutečně, u kairomonů sladkovodních ryb se ukázalo, že za jejich produkci jsou zodpovědné populace bakterií nacházející se v rybím slizu (Rigelberg & Van Gool 1998), což bylo demonstrováno tím, že při snížení hustoty bakterií antibiotiky došlo u perlooček k výraznému snížení DVM. Protože nejsou tyto bakterie druhově specifické, šlo by tím vysvětlit, proč kairomony z odlišných druhů ryb vyvolávají u perlooček podobné odpovědi. Nejnovější výsledky (Beklioglu et al. 2006) však naznačují, že ryba a bakterie v jejím slizu při produkci kairomonů interagují.

Zdá se, že planktonní kořist o přítomnosti predátora informují i chemické látky z poraněných jedinců, nebo látky z výkalů predátorů krmících se dotyčnou kořistí. Stirling (1995) uvedl, že v jeho experimentu perloočky r. *Daphnia galeata mentodae* vykazovaly antipredační reakce v přítomnosti ryb pouze, když ryby krmil perloočkami stejného druhu. Chemické signály z poraněných či natrávených jedinců, obzvláště z jedinců stejného druhu jako je sledovaná kořist, tedy mohou taktéž ovlivnit antipredační reakce perlooček. Tyto podněty nejsou v literatuře označovány jako kairomony (nejsou totiž těsně spjaty s predátorem), ale hovoří se o nich jako o výstražných signálech (*alarm signals*) (Pijanowska 1997).

I perloočky vylučují kairomony a indukují obrany u své kořisti, například některé zelené řasy rodu *Scenedesmus* reagují na přítomnost r. *Daphnia* vytvářením mnohobuněčných cenobií (Lampert et al. 1994; von Elert & Franck 1999; Lüring 2003).

I přes určité pokroky zůstává chemická povaha kairomonů stále neodhalena, tudíž není možné měřit jejich koncentraci a výzkum indukovatelných obran je tím znesnadněn.

## 2. INDUKOVATELNÉ ANTIPREDAČNÍ MECHANISMY

### 2.1. Typy antipredačnících mechanismů u planktonních organismů

Ve vodním prostředí je planktonní kořist schopna predátory vycítit prostřednictvím infochemikálií-kairomonů (Kapitola 1.1.) a je na ně schopna reagovat. Takto indukované reakce směřují cíleně ke snížení rizika predace a jsou tudíž adaptivní. Planktonní organismy disponují mnoha chemicky indukovatelnými antipredačními mechanismy, které lze rozdělit do tří skupin na behaviorální odpovědi, morfologické struktury a změny v životních strategiích (*life-history*).

Některé z indukovatelných obran vyžadují energetické výdaje, nebo svého nositele nějak znevýhodňují. Tato znevýhodnění jsou buď přímá, nebo vyplývají z následných interakcí indukovaných vlastností s prostředím (*environmental costs*).

Doba uplynulá mezi iniciací adaptivní odpovědi a získání výhod z ní vyplývajících se různí. Může trvat pouze pár sekund (u jednoduchých behaviorálních reakcí), či překonat délku trvání generační doby, jako v případě změn v morfologii.

Perloočky vytváří efektivní obrany proti rozličným typům predátorů a tyto obrany mohou být v přítomnosti více druhů predátorů kombinovány. Velikost těla kořisti ve spojení s predátorovou velikostní selektivitou je jedním z klíčových faktorů pro evoluci rozdílných typů obranných mechanismů u různých druhů.

Je zajímavé studovat způsoby obrany planktonní kořisti, která nemá mnoho možností, jak vyhledat úkryt před predátory v otevřeném vodním prostoru. Behaviorální odpovědi, morfologické struktury a změny životních strategií možnost jakéhosi útočiště nabízejí. Chemicky indukovatelné antipredační mechanismy byly pozorovány u mnoha planktonních organismů – u řas, nálevníků, vířníků, larev hmyzu a korýšů.

### 2.2. Evoluce indukovatelných obran

Faktory podporující evoluci indukovatelných obran u řádu Cladocera jsou následující (upraveno dle Tollriana & Dodsona 1999):

**(1) Predátor vyvolávající indukovatelné odpovědi má silný, ale sezónně či prostorově variabilní dopad na planktonní společenstva, resp. na populace své kořisti.** Kdyby neměl predátor na kořist výrazný vliv, selekční tlak na vytvoření antipredačního mechanismu by byl patrně příliš malý. Variabilita v působení predátora na populaci kořisti je pak nutná pro vznik indukovatelných obranných mechanismů (v případě stálého působení bude obrana



pravděpodobně fixována trvale). Evoluce v prostředí s proměnlivými predačními režimy podporuje reverzibilní reakce.

**(2) Kořist je schopna vycítit predátora skrze chemické podněty - kairomony.** Tyto chemické podněty by měly být dostatečně specifické pro daného predátora, aby umožnily kořisti bránit se pouze v případě, kdy je riziko predace aktuální. V nepřítomnosti predátora tak kořist ušetří energii, kterou by jinak zbytečně vynaložila na svou obranu. Pokud by kořist neměla žádný signál, který by ji spolehlivě informoval o přítomnosti daného predátora, musela by se bránit stále.

### **2.3. Variabilita indukovaných reakcí**

Indukovatelné obrany perlooček rodu *Daphnia* jsou co se týče typu a rozsahu značně variabilní. Zatímco rané studie indukovatelných obran sledovaly reakce jediného klonu, současné studie porovnávají více klonů i druhů a poskytují důkazy o tom, že ne samotná specifická reakce, ale její variabilita je z ekologického a evolučního hlediska nejdůležitější (např. Weber & Declerck 1997, Boersma et al. 1998). Tuto interklonální variabilitu poprvé zdůraznili ve své práci Larsson & Dodson (1993) a Boersma et al. (1998) pak ukázali, že klony se nemusí lišit jen v síle reakce, ale i v jejím typu.

Další studie již na interklonální variabilitu pohlížejí jako na důsledek adaptace na predační režimy přirozeného prostředí jednotlivých klonů. Například klony pocházející z habitatů obývaných rybami vykazují v pokusech v laboratoři mnohem výraznější odpovědi na působení rybích kairomonů než klony z lokalit, kde se ryby nevyskytují (De Meester 1996, Boersma et al. 1999). V pokusech Boeinga et al. (2006) zase reagovaly perloočky pocházející z lokality obývané larvami koreter vzestupnou migrací na kairomony koreter stejně jako na kairomony ryb, přičemž v přítomnosti ryb se za světla dá očekávat spíše migrace sestupná. Tyto výsledky indikují, že koevoluce perlooček a jejich predátorů má vliv na budoucí reakce perlooček, s čímž je třeba počítat při plánování potencionálních experimentů.

## **3. BEHAVIORÁLNÍ MECHANISMY**

### **3.1. Shlukování**

Shlukování (*swarming*) chrání kořist před predací různými způsoby. Za prvé může hrát roli zmatení predátora velkým množstvím shodně se pohybující kořisti. Další je tzv. efekt zředění

(*dilution effect*) - jednatlivec má menší šanci, že bude dopaden predátorem, pokud je skryt mezi mnoha podobně vypadajícími jedinci. Vysoká hustota hejna a uniformita členů hejna zesiluje oba efekty (Milinski 1977, podle Pijanowska & Kowalczewski 1997).

Jensen et al. (1998) pozorovali, že perloočky v hejnech pod působením rybích kairomonů plavou stejně rychle. V pokusu Younga et al. (1994) byla hejna perlooček z velké většiny tvořena jedinci se stejným genotypem, což vedlo autory k navržení hypotézy, že tvoření hejn může být favorizováno příbuzenským výběrem (kin selekce). Další studie, která nezjistila genetickou uniformitu jedinců v hejnech však tuto hypotézu nepodpořila (Mitchell et al. 1995), genetická uniformita členů hejna není častým jevem.

Tendence k vytváření a udržování hejna byla u perlooček indukována kairomony ryb a bezobratlých predátorů, i homogenátem z jedinců vlastního druhu simulujícím jedince poraněné predátorem (Pijanowska & Kowalczewski 1997). Reagovaly jen perloočky, které pocházely z prostředí obývaného rybami a bezobratlými predátory, u klonů izolovaných z lokalit, kde se ryby nevyskytují, se patně toto chování nevyselektovalo.

### **3.2. Změna citlivosti na mechanické a světelné podněty**

V přítomnosti predátora je vhodné reagovat citlivěji na signály, které přímo informují o jeho přítomnosti – např. mechanické disturbance nebo náhlé změny ve světelné intenzitě. Experimentálně bylo prokázáno, že perloočky skutečně na tento typ podnětů v přítomnosti kairomonů reagují citlivěji a jsou díky této indukované „ostráživosti“ úspěšnější v úniku před predátorem. Ukázala to mj. studie, ve které ryby i bezobratlí predátoři krmení směsí pokusných jedinců vylovili nejprve ty, kteří předtím nebyli vystaveni kairomonům, nebo kteří byli vůči kairomonům nesenzitivní (Pijanowska et al. 2006). Brewer et al. (1999) efektivitu úniku kvantifikovali pomocí rychlosti plavání perlooček, jež se v přítomnosti ryb zvýšila.

### **3.3. Regulace pohybů**

S rozvíjející se záznamovou technikou je možné zaznamenat a analyzovat pohyby perlooček ve vodním sloupci. Tak bylo zjištěno, že rychlost plavání perlooček může být ovlivněna změnami kvality a intenzity světla (Ringelberg 1987, podle Dodona et al. 1997), koncentrací potravy (Porter et al. 1982), pesticidy (Dodson et al. 1995), velikostí těla perlooček a velikostí pokusné nádoby, ve které jsou perloočky umístěny (Dodson et al. 1997) a konečně i kairomony predátorů (Weber & Van Noordwijk 2002).

Nejen rychlost plavání, ale i délka trajektorie (v uvedené studii měřena jako překonaná vzdálenost bez změny směru) mohou být ovlivněny přítomností kairomonů larev koreter i ryb, přičemž míra odpovědi se může mezi jednotlivými klony stejného druhu lišit (Weber & Van Noordwijk 2002). Ryby si vybírají za kořist rychle a nepravidelně se pohybující objekty spíše než méně aktivní jedince (Buskey et al. 1993, podle O'Keefa et al. 1998). Navzdory tomu bylo v přítomnosti ryb u perlooček často pozorováno nečekané zrychlení pohybu (např. Dodson et al. 1997, O'Keefe et al. 1998), takže se zdá, že zrychlené plavání pomocí svižného pohybu tykadel nakonec přitahuje pozornost ryb méně, než klesání či středně rychlý a skákavější pohyb. V reakcích perlooček na kairomony larev koreter nebyl zatím pozorován žádný stálý vzorec v regulaci plavání, jenž by šel zobecnit (Weber & Van Noordwijk 2002, Szulkin et al. 2006), zřejmě je potřeba dalších experimentů k objasnění této problematiky.

### **3.4. Diurnální vertikální migrace**

Z behaviorálních antipredačních strategií perlooček rodu *Daphnia* je největší pozornost zaměřena na diurnální vertikální migraci (DVM).

#### **3.4.1. DVM jako reakce na vizuálně se orientující predátory**

Zooplankton často migruje za svítání do hloubky, aby se přes den vyhnul vizuálně se orientujícím predátorům – rybám – a za soumraku se vrací zpět. To je případ nejběžnějšího migračního chování, které se vyznačuje jediným maximem populační hustoty zooplanktonu v menší hloubce, k němuž dochází v době mezi soumrakem a svítáním (*nocturnal DVM*). Hlavní proximální příčinou tohoto chování je fototaktická reakce na relativní změny světelné intenzity, které jsou největší za svítání a za soumraku (Ringelberg 1999), zatímco redukce predací tlaku je považována za nejvýznamnější ultimátní faktor<sup>2</sup> DVM (Hays 2003).

U perlooček nebyly prokázány energetické výdaje spojené s migračními pohyby, které by vedly ke snížení fitness (Dawidowicz & Loose 1992a), ale další studie ukázaly, že nízká teplota a potravní hustota ve větších hloubkách vedou ke zpomalení populačního růstu (Stich & Lampert 1984, Dawidowicz & Loose 1992a,b) a tak není pro perloočky výhodné setrvávat stále v těchto podmínkách.

Přestože perloočky reagují na změny světelné intenzity i v nepřítomnosti rybích exsudátů

---

<sup>2</sup> V určitých případech existují i jiné ultimátní důvody pro DVM perlooček či jiných planktonních organismů, například vyhýbání se UV záření.

(Ringelberg 1993, podle Lassové & Spaaka 2003), existují experimentální důkazy, že rybí kairomony fototaktickou reakci značně zesilují (např. van Gool & Ringelberg 1998). Migrační amplituda se zvyšuje s rostoucí biomasou ryb, tedy i s vyšší koncentrací kairomonů (van Gool & Ringelberg 2002). V hypolimniu, kde se ryby a tudíž s nimi spojené kairomony nevyskytují nicméně postačí snížení světelné intenzity a nízká dostupnost potravy k indukci vzestupné soumravné migrace. To prokázali van Gool & Ringelberg (2003), v jejichž pokusu nízká dostupnost potravy inhibovala pohyby perlooček při zvýšení intenzity světla, ale zesílila migrační pohyby při snížení intenzity světla simulující soumrak.

### **3.4.2. Reverzní DVM**

Přítomnost bezobratlých predátorů vyvolává u mnoha druhů zooplanktonu tzv. reverzní DVM (*reverse DVM*). Případy, kdy dochází k reverzním migracím zooplanktonu kvůli predátorům vykazujícím normální DVM, jsou dobře dokumentovány zejména v mořských ekosystémech (Ohman et al. 1983). Během dne se někteří bezobratlí predátoři, včetně larev koreter, schovávají ve větších hloubkách před rybami (Dawidowicz et al. 1990). To přinutí zooplankton, který je jejich kořistí, migrovat směrem ke hladině.

Perloočky tedy odpovídají na kairomony larev koreter stoupáním ve vodním sloupci (Dodson 1988, Ramcharan et al. 1992). V pokusech, které prováděli Boeing et al. (2006) vykazovaly všechny perloočky, které pocházely z habitatů obývaných larvami koreter, při působení kairomonů koreter migraci směrem ke hladině. Zajímavé je, že toto chování bylo pozorováno i u klonů, které pocházely z prostředí bez ryb. Sladkovodní prostředí, ve kterých nežijí ryby, jsou obvykle obývána larvami koreter, u nichž se předpokládalo, že v nepřítomnosti svého predátora nebudou migrovat. V jedné ze současných studií se ale larvy koreter zdržovaly u dna i v nepřítomnosti ryb (Young & Riessen 2005) a tak se zdá, že je možné zaznamenat reverzní DVM perlooček i v prostředí, kde se ryby nevyskytují.

### **3.5. Diurnální horizontální migrace (DHM)**

Perloočky mohou vykazovat kromě DVM i diurnální horizontální migraci (DHM; Lauridsen & Buenk 1996), kdy se přes den schovávají do submerzní vegetace litorálu, kde nalézají útočiště před predátory. Horizontální migrace je nejčastější v mělkých nádržích, které kořisti nenabízejí úkryt v hypolimniu a ve kterých tudíž není DVM efektivní antipredační strategií. DHM byla pozorována pouze v eutrofních jezerech, zatímco v mezotrofních a

oligotrofních nikoli, zřejmě proto, že v nich není ponořená vegetace natolik vysoká a hustá, aby poskytla planktonním organismům potřebný úkryt (Lauridsen et al. 1999).

DHM perlooček se zdá být primárně antipredační strategií, ovládanou pelagickými predátory (Burks et al. 2002) jako jsou ryby (Lauridsen & Lodge 1996) a larvy koreter (Kvam & Kleiven 1995). Může být narušena, pokud se malé planktonožravé rybky skrývají v litorálu před dravými rybami (Romare & Hanson 2003). Taktéž kairomony predátorů běžně obývajících litorální makrofyta, jako jsou larvy šidélka rodu *Ischnura* (Zygoptera), způsobí, že se perloočky přesunou z úkrytu mezi vegetací na otevřenou vodu (Van de Meutter et al. 2004).

Konečný efekt, jaký bude mít přítomnost více druhů predátorů na chování kořisti, závisí na míře rizika, kterou jednotliví predátoři představují. Odpověď perlooček na kombinaci predátorů bude nejvíce podobná jejich odpovědi na predátora, kterým jsou v daný moment ohrožovány nejvíce (Wojtal et al. 2003). Například za současné přítomnosti larev koreter a larev šidélek migrují perloočky na otevřenou vodu, volí „menší zlo“ v podobě larev koreter (Van de Meutter et al. 2005).

## 4. ŽIVOTNÍ STRATEGIE

### 4.1. Změny životních strategií

Změny životních strategií byly pozorovány u různých druhů perlooček jako reakce na kairomony bezobratlých predátorů (Weider & Pijanowska 1993, Stibor & Lüning 1994, Weber & Declerck 1997) stejně jako obratlovců (Weider & Pijanowska 1993, Stibor & Lüning 1994, Reede 1997, De Meester & Weider 1999). Upravením alokace zdrojů do růstu a reprodukce může být dopad predace zmírněn a šance zooplanktonu úspěšně se rozmnožit před tím, než je zkonsumován, stoupá.

K závažným změnám v životních strategiích dochází hlavně krátkodobým vystavením působení kairomonů. Vymizení podnětu bezprostředně nesnižuje sílu reakce, spíše ji ještě zvýší. U druhu *Daphnia magna* vymizela antipredační strategie (větší velikost v dospělosti) teprve poté, co perloočky nedetekovaly rybí kairomony po alespoň čtyři instary (Mikulski et al. 2005). To je patrně důsledkem fyziologického mechanismu indukujícího antipredační obranu. Když působí proximální faktor v prostředí permanentně, živočichové si na něj mohou navykhnout a intenzita jejich reakce se snižuje. Pokud se faktory náhle objevují a zase mizí, jsou organismy pod náhlým

stresem a jejich reakce jsou silnější. Toto pozorování podporuje návrh, že molekulární mechanismy podírající reakce perlooček na kairomony jsou podobné reakcím na mnoho dalších stresových faktorů jako jsou teplota a toxiny (Gustafsson & Hansson 2004). To je doloženo i faktem, že se pod působením kairomonů u perlooček r. *Daphnia* exprimují heat-shock proteiny, což je typická stresová reakce (Pijanowska & Kloc 2004)

## **4.2. Životní strategie v přítomnosti ryb**

### **4.2.1. Zmenšení primipar**

Menší velikost primipar rodu *Daphnia* v přítomnosti ryb je známým příkladem adaptivní fenotypické plasticity (Reede 1997). Protože rybí predace selektuje proti větším jedincům (Brooks & Dodson 1965), menší velikost primipar snižuje jejich nápadnost a tím zvyšuje pravděpodobnost jejich přežití do doby narození alespoň prvních mláďat. S tím souvisí i fakt, že větší druhy perlooček vykazují, co se týče velikosti dospělců, signifikantně silnější odpovědi na rybí kairomony než druhy menší (Spaak et al. 2000). Podle Mikulského et al. (2004) může adaptivní modifikace velikosti proběhnout kdykoli od narození až do třetího instaru, dále již nebyly fenotypové změny významné. Jiné výsledky (Mikulski et al. 2005) však ukazují, že velikost v době první reprodukce je určována během prvních čtyř instarů. To naznačuje, že moment, kdy je určována velikost při první reprodukci není spojen s konkrétním instarem, ale spíše je spojen s jednotlivými momenty životního cyklu perlooček (např. jakmile je naakumulována dostatečná energie pro reprodukci, nebo stádium, kdy jsou ovaria dostatečně vyvinutá na to, aby mohla být zahájena vitelogeneze).

### **4.2.2. Zkrácení postembryonálního vývoje**

Zkrácení postembryonálního vývoje (tj. dosažení dospělosti a rozmnožení v nižším věku) může být další adaptací na predaci rybami. Podle Mikulského et al. (2005) dosahovaly pouze samice, vystavené působení kairomonů již od narození, dospělosti rychleji, než kontrolní samice. Samice vystavené působení kairomonů po dobu kratší významně nereagovaly. Z toho autoři vyvodili, že změny v délce postembryonálního vývoje vyžadují relativně dlouhotrvající působení kairomonů. V jiném pokusu Mikulski et al. (2004) demonstrovali, že tato délka závisí na podmínkách prostředí během prvních tří instarů. Věk v době první reprodukce u perlooček je jeden z nejméně předvídatelných parametrů v životních strategiích. V některých případech se dokonce zdá, že nezávisí přímo na predaci (Weider & Pijanowska 1993, de Meester & Weider

1999). Je možné, že zkrácení postembryonálního vývoje je nepřímým důsledkem změny jiných životních strategií, například ve velikosti jedinců, v počtu mláďat apod.

#### 4.2.3. Regulace velikosti snůšky

Hrozba rybí predace může vyvolat změnu v alokaci zdrojů spočívající v redukcii růstu a větší investici do reprodukce (Stibor 1992). Dalo by se předpokládat, že mláďata ve větší snůšce se budou rodit relativně malá, ať už proto, že větší množství energie investované do větší snůšky bývá vykompenzováno menšími mláďaty, nebo zkrátka proto, že menší velikost je pro ně v přítomnosti ryb výhodná. Některé experimenty tento trend zaznamenaly (např. Stibor 1992, Sakwinska 2002). Weider & Pijanowska (1993) ale pozorovali snížení počtu mláďat ve snůšce, což vysvětlovali fyzickým omezením (důsledkem menších plodových komůrek u jedinců s redukováným růstem). Mikulski (2001) sledoval ve svém pokusu snížení počtu mláďat i jejich velikosti v přítomnosti ryb a uvádí, že díky tomu byly samičky rychlejší v uvolňování mláďat z plodových komůrek. Rození mláďat vyžaduje intenzivní pohyb, činící samičku velmi nápadnou. Urychlení tohoto procesu může tedy být dalším antipredačním mechanismem.

#### 4.3. Životní strategie v přítomnosti bezobratlých predátorů

Znakoplavky (Notonectidae), které se zaměřují na větší kořist (Scott & Mudroch 1983), indukují u své kořisti odpovědi podobné reakcím na kairomony ryb (Riessen 1999), zatímco draví zooplanktonní korýši *Leptodora* nebo *Cyclops* vyvolávají odpovědi podobné reakcím na kairomony larev koreter (Laforsch & Tollrian 2004a). Larvy koreter preferují středně velký zooplankton (Riessen 1999), příkladem může být perloočka *Daphnia pulex*, obývající především stojaté vody, ve kterých se vyskytuje málo ryb. Přítomnost koreter indukuje u *D. pulex* vytvoření dorzálních výběžků karapaxu (tzv. neckteeth; Kapitola 5.1.1.). Morfologická odpověď je nicméně obvykle doprovázena také opožděnou reprodukcí (delším trváním jednotlivých instarů) (Riessen & Sprules 1990, Tollrian 1995, Riessen 1999). Opožděná reprodukce byla dříve interpretována jako nepřímý důsledek energeticky nákladné tvorby těchto obranných výrůstků (Walls & Ketola 1989, Riessen & Sprules 1990, Riessen 1992), ale v dnešní době je pokládána spíše za důsledek zvětšení těla, což je adaptivní antipredační strategie v reakci na kairomony larev koreter (Black 1993, Tollrian 1995).

Přestože typickou reakcí perlooček na přítomnost larev koreter je zvětšení velikosti primipary a produkce větších mláďat (Riessen & Sprules 1990, Lüning 1992, Spitze 1992, Walls

et al. 1997), některé studie naopak uvádějí zmenšení těchto rozměrů (např. Boeing et al. 2006). Někdy byly antipredační životní strategie klonů ovlivněny habitaty, ze kterých byly klony odebrány k pokusu (Dodson 1988, Repka & Walls 1998, Boeing et al. 2006). Například Repka & Walls (1998) ukázali, že pouze u klonů odebraných z prostředí obydlených larvami koreter došlo ke zvětšení velikosti mláďat, zatímco ty klony, které s koretrami dříve nekoexistovaly, na jejich kairomony v laboratoři nereagovaly.

#### **4.4. Vliv spolupůsobení kairomonů s dalšími faktory na životní strategie perlooček**

Změny v životních strategiích perlooček indukované predátory mohou být navíc ovlivněny i dalšími faktory, jako jsou dostupnost potravy či teplota. Tyto interakce s prostředím mohou dále zkomplikovat interpretaci experimentálních výsledků. Mnoho životních strategií perlooček se mění při snížení dostupnosti potravy opačným způsobem než při indukcii kairomony (Lynch 1989, Boersma & Vijverberg 1994). Ze studií, které se touto problematikou zabývaly, některé interakce limitace potravou a kairomonů nepotvrdily (Macháček 1991, Doksæter & Vijverberg 2001), zatímco jiné zaznamenaly silnou interakci obou faktorů (Weber 2001, Weetman & Atkinson 2002, Hülsmann et al. 2004).

Je známo, že například okoun říční je během prvních týdnů života limitován při příjmu potravy svou velikostí a živí se pouze malými perloočkami. V pokusu Hülsmanna et al. (2004) kairomony těchto mladých okounů i dospělců ovlivnily životní strategie hybridů *D. galeata* × *hyalina* stejným způsobem (perloočky zmenšily svou velikost) nehledě na odlišnou potravní selekci obou životních stádií ryb. Zmenšení těla v přítomnosti malých rybek perloočky spíše znevýhodňuje, pokusní jedinci však takto reagovaly pouze za velmi dobrých potravních podmínek. Tato kombinace faktorů je nicméně málo pravděpodobná, protože rybí potěr se v přirozených vodách objevuje pozdě na jaře v období čisté vody, během něhož bývají perloočky silně potravně limitovány (Tessier 1986).

#### **4.5. Diapauza**

Diapauza je u zooplanktonu velmi častým mechanismem zajišťujícím přežití populace v nepříznivých podmínkách. Potřeba vytváření dormantních stádií je zvláště výrazná v dočasných vodách, kde se habitat stává v obdobích sucha zcela neobyvatelným (Gyllström & Hansson 2004). I v trvalých vodách však mohou predace, kompetice či další nepříznivé faktory vyvolat u zooplanktonu produkci trvalých vajíček. Trvalá vajíčka zooplanktonu mohou přežít



desetiletí (Hairston et al. 1995). U perlooček jsou trvalá vajíčka uzavřena v modifikované části krunýře samičky, známé jako efípium.

Diapauzu u perlooček lze mimo jiné indukovat působením kairomonů (Ślusarczyk 1995), případně spolupůsobením kairomonů a chemických signálů z rozdrčených jedinců stejného druhu (Ślusarczyk 1999) a v takových případech ji můžeme považovat za antipredační mechanismus. Chemické signály jsou však jen jedním z mnoha faktorů (vyvolání diapauzy u perlooček by mohlo být tématem samostatné rešerše). V pokusech Kleivena et al. (1992) stačily k zahájení sexuálního rozmnožování a následnému vytváření efipií tyto tři podněty: krátký den, vyšší denzita jedinců a nedostatek potravy, což jsou jevy, ke kterým dochází typicky na konci sezóny. Ale i kombinace podmínek typických pro letní měsíce - dlouhého dne, dobrých potravních podmínek, zato velkého množství predátorů - může vést k témuž (Pijanowska & Stolpe 1996). Pod velkým predacním tlakem, kdy mají partenogenetické samičky perlooček malou šanci na přežití, zvyšuje vytváření efipií fitness spíše než okamžitá reprodukce.

Produkce efipií jako odpověď na predaci nebyla demonstrována ve studii na 16 klonech *D. magna* (Boersma et al. 1998) ani v experimentu s 20 klony z komplexu *D. galeata* (Spaak & Boersma 2001). Vysvětlení je více. Odlišná reakce mohla být způsobena krměním ryb v pokusech jinou potravou (látky z určitého typu požírané potravy mohou fungovat jako podnět, viz. předchozí odstavec), rozdílným genetickým původem (předchozí studie mohly být prováděny s klony, které byly na kairomony predátorů obzvláště citlivé) či odlišnou ekologií druhů (*D. magna* se častěji vyskytuje spíše v tůních nebo jiných mělčích habitatech, druhy z komplexu *D. galeata* naopak v jezerech, kde jsou stabilnější podmínky, možnost úniku vertikální migrací a efipiální samičky jsou pro predátory nápadnější). Každopádně diapauza indukovaná kairomony pravděpodobně není u většiny perlooček rodu *Daphnia* příliš významným fenoménem.

## 5. MORFOLOGICKÉ MECHANISMY

### 5.1. Vytváření obranných struktur

U mnoha druhů perlooček můžeme během roku pozorovat, jak vytváří na svém těle morfologické struktury, které zvyšují jejich šance na přežití pod predacním tlakem. Dříve byly

dokonce takovéto adaptované formy některých druhů popsány jako druhy odlišné (např. Krueger & Dodson 1981).

### 5.1.1. Dorzální zubovité výběžky

Perloočky ze skupiny *Daphnia pulex*, ale i řada dalších druhů umí vytvořit na dorzální straně své hlavy zubovité výběžky, tzv. *neckteeth*. Tyto výstupky karapaxu poprvé spojili s obrannou funkcí Krueger & Dodson (1981), kteří prokázali, že jejich tvorbu indukují kairomony larvy koretry *Chaoborus americanus*. Indukce se později podařila i evropským druhem *Chaoborus crystallinus* (Vuorinen et al. 1989). Postupně se ukázalo, že larvy koreter jsou společným jmenovatelem řady morfologických obran perlooček rodu *Daphnia*.

Existuje rozmezí velikostí, při kterých *D. pulex* vytváří nejzřetelnější a největší výrůstky. To se velmi dobře shoduje s rozmezím rozevření čelistí toho instaru koretry, kterým jsou perloočky v dané chvíli nejvíce ohroženy (Sell 2000).

V pokusech Sellové (2000) byly larvy koretry *Chaoborus obscuripes* příčinou vysoké mortality u perlooček *D. pulex* a *D. dentifera*, přestože oba druhy zvětšily svou velikost a vytvářely dorzální výběžky. Mortalita byla nižší u *D. pulex*, což vedlo k dominanci tohoto druhu. Autorka nižší mortalitu u *D. pulex* připisuje déletrvající přítomnosti dorzálních výběžků a celkové větší velikosti jedinců. Mohla být však také zapříčiněna indukovaným zesílením karapaxu, které u *D. pulex* objevili Laforsch et al. (2004) (Kapitola 5.3.). V této studii byly podle slov autorky indukovatelné morfologické změny perlooček poprvé vyšetřovány *in situ*.

Přítomnost jednoho až dvou výrůstků byla zjištěna také u druhu *Daphnia longispina* (Boronat & Miracle 1997), navíc umí *D. longispina* na svou obranu vytvořit helmu a prodloužit spinu. Brancelj et al. (1996) indukovali působením kairomonů larev koretry *Chaoborus flavicans* tvorbu zubovitých výběžků, změnu tvaru hlavy a prodloužení spinu u pelagické formy *D. longispina* (*D. hyalina*).

### 5.1.2. Helmy

Jedinci některých druhů rodu *Daphnia* (např. *D. cucullata*) začínají začátkem léta na svých hlavách vytvářet prodloužením krunýře vysoké helmy, které dosahují největší velikosti v letních populacích a poté se pozvolna zmenšují, až u zimních a jarních populací znovu vymizí. Takovéto přechodné sezónní změny v morfologii organismů se obecně nazývají cyklomorfóza (Black & Slobodkin 1987, podle Black 1993). Helmy jsou multifunkční obrannou strukturou

proti řadě bezobratlých predátorů (Dodson 1974, Laforsch & Tollrian 2004a). Chrání mladé perloočky zpočátku proti drobnějším predátorům, například proti klanonožcům a v pozdějších instarech proti větším bezobratlým predátorům, jako jsou *Leptodora kindtii* nebo larvy koreter.

Typickým příkladem pro studium cyklomorfózy je druh *Daphnia cucullata*. Sezónní změny v morfologii *D. cucullaty* jsou experimentálně sledovány po více než 100 let (Ostwald 1904, podle Tollriana & Laforsche 2006). Vytváření helem je indukováno kairomony (Tollrian 1990), ale Laforsch & Tollrian (2004 b), vracející se ke studiím Brookse (1947) a Hrbáčka (1959), ověřili, že helmy mohou být indukovány také slabým náhodným prouděním (turbulencí). Mnohé planktonní organismy svým pohybem vytváří turbulenci (Gries et al. 1999, Visser 2001, Titelman & Kjørboe 2003) a schopnost tuto turbulenci vycítit může být dalším způsobem detekce predátora. Indukci helem napomáhají i chemické látky vyluhované z rozdrčených perlooček (simulující poranění při konzumaci predátorem). Sledování jedinci dokonce indukovali větší helmy v reakci na látky příslušníků svého druhu než na jiný druh perlooček (Laforsch et al. 2006). Tyto chemické podněty spolu s turbulencí a kairomony jednají synergicky, ačkoli největší podíl na indukci helem stále zůstává kairomonům (Tollrian & Laforsch 2006).

Vytváření helem a prodloužení spiny u původně amerického invazního druhu *Daphnia ambigua*, dnes přítomného i v našich stojatých vodách (Žofková et al. 2002), zaznamenal poprvé Brooks (1946), který tyto helmy dokázal indukovat turbulencí. Totéž se podařilo u druhů *D. galeata* a *D. retrocurva* (Brooks 1947, Jacobs 1961, podle Hebert & Grewe 1985), i když helmy nebyly zdaleka tak velké jako v přírodě. Že tento jev vyvolávají také kairomony larev koreter zjistili až Hebert & Grewe (1985). Frekvence jedinců s helmami i velikost helem se zvyšovala s rostoucí koncentrací extraktu z *Chaoborus flavicans* přidaného v laboratoři k perloočkám *D. ambigua* (Hanazato & Ooi 1992, podle Hanazata 1995). Tutéž situaci lze pozorovat i v našich vodách v letních měsících, kdy jsou larvy koreter nejpočetnější a nejaktivnější (ale také je teplejší voda, která má menší viskozitu a turbulence mohou být silnější).

Tendence zvyšovat počet indukovaných jedinců s rostoucí denzitou predátorů byla potvrzena u již zmiňované *D. pulex* (Parejko & Dodson 1991). Indukci helem může ovlivnit kromě množství predátorů zřejmě mnoho dalších faktorů, například teplota či dostupnost potravy. V pokusech s druhem *D. ambigua* byly helmy nejvyšší při 23°C a s klesající teplotou se jejich velikost zmenšovala, pod 10°C se neobjevily vůbec, přestože byly koretry přítomny (Hanazato

1991a). Také se snižující se koncentrací potravy klesá velikost helem, což u druhů *D. retrocurva* a *D. ambigua* demonstrovali Dodson (1989) a Hanazato (1991, podle Hanazata 1995).

### 5.1.3. Morfologická reakce na znakoplavky

Dalšími z bezobratlých predátorů, kteří indukují u perlooček r. *Daphnia* morfologické obrany, jsou znakoplavky (Notonectidae). Některé druhy australských perlooček (např. *Daphnia longicephala*) dokáží zvětšit krunýř na hlavě do rozměrů, které znakoplavkám znemožní jejich pevné uchopení a tím výrazně sníží úspěšnost při lovu (Grant & Bayly 1981). *D. longicephala* takovouto velkou helmou disponuje po většinu roku a v přítomnosti kteréhokoli z druhů znakoplavek, jiné australské druhy (např. *Daphnia carinata*) takto reagují jen na znakoplavky určitých velikostí a spíše se brání změnami v životních strategiích (Barry 2000).

### 5.1.4. *Daphnia lumholtzi* a její obrana proti rybám

*Daphnia lumholtzi* je běžný druh tropických a subtropických jezer v Austrálii, Asii, severní a východní Africe, její areál zasahuje v Pontokaspické oblasti i na území Evropy a v současné době přitahuje pozornost svou invazí do severoamerických jezer (Dzialowski et al. 2003, Havel & Medley 2006). Tato perloočka umí vytvořit velmi dlouhou a špičatou helmu a výrazně prodloužit spinu. *D. lumholtzi* je jako jediná adaptována na koexistenci s rybami. Vyskytuje se na lokalitách spolu s rybami, přestože nevykonává diurnální vertikální migraci (Worthington 1931, podle Tollriana 1994) a to díky tomu, že proti rybám vytváří jako jediná z perlooček morfologickou obranu. Helma a spina jsou tak špičaté, že si ryby raději najdou jinou kořist. To *D. lumholtzi* velmi zvýhodňuje v mezidruhové kompetici (Swaffar & O'Brien 1996). Je to skutečně zatím jediný druh, u kterého se podařilo indukovat takovéto výrazné změny v morfologii působením rybích kairomonů (Tollrian 1994), i když v laboratorních podmínkách nebyly tyto změny zdaleka tak velké, jako je tomu běžně v přírodě.

## 5.2. Transgenerační indukce morfologických obranných struktur

Pokud je *Daphnia cucullata* vystavena působení kairomonů, začne produkovat potomstvo, které se rodí již s utvořenými helmami a je tak od samého počátku svého života mnohem lépe chráněno před predací, než potomstvo perlooček nevystavených působení kairomonů a dokonce lépe než sama matka (Agrawal et al. 1999). Jde o příklad transgeneračně indukovaných obran, kdy matka na základě podnětů z prostředí, ve kterém žije, produkuje potomky s fenotypem, který by jim měl zajistit zvýšení fitness. Zodpovědné geny jsou tu

aktivovány v mateřské generaci, zatímco fenotypy, na kterých může působit evoluční selekce, jsou vyjádřeny až u potomků. Takto opožděné spojení mezi životním prostředím rodiče a fenotypem potomstva může zesílit nebo zmírnit odpovědi na přírodní selekci. Většina výše uvedených morfologických obran je zřejmě indukována transgeneračně<sup>3</sup>.

Transgenerační (maternální) efekty poskytují možnost překonání evolučních omezení. Například není možné, aby původně krátkohlavé dospělé perloočky vytvořily během svého života helmy maximálních velikostí, ale díky transgeneračnímu efektu jejich nově narození potomci již helmu mají a mohou ji dále zvětšovat. Indukované obrany nejsou organismu k dispozici ihned, ale s určitým zpožděním po zaznamenání indukujícího faktoru. Tomuto nevýhodnému zpoždění se perloočky narozené s maternálně indukovanými obranami vyhnou.

Laboratorní pokusy o indukcii morfologických změn stejně výrazných jako ty, které můžeme pozorovat v přírodních populacích, často selhávají (např. Tollrian 1994). Na stejně silnou odpověď je třeba aditivní působení kairomonů a několika dalších faktorů (Laforsch & Tollrian 2004b), nebo vystavení sledovaných jedinců indukujícímu faktorů po více generací, aby došlo k zesílení transgeneračního efektu (Tanner & Branstrator 2006). To u mnoha experimentálních studií může vysvětlit slabší odpověď studovaných klonů, v pokusech často sledovaný faktor působil pouze během jediné generace (např. Herbert & Grewe 1985, Boersma et al. 1998).

### 5.3. Skryté morfologické obrany

Byly pozorovány i případy, kdy zdánlivě nechráněné perloočky vykazovaly zmenšující se náchylnost k predaci, což bylo připisováno existenci neznámé behaviorální obrany (Dodson 1984; Lüning 1995). Tento paradox může být vysvětlen nedávným odhalením skryté morfologické obrany, kdy bylo pomocí kombinace akustické a elektronové mikroskopie zjištěno, že působením kairomonů larvy *Chaoborus flavicans* se zvyšuje stabilita karapaxu u druhů *D. pulex* a *D. cucullata* až o 350% (Laforsch et al. 2004). Karapax perlooček se skládá ze dvou epidermálních vrstev, spojených drobnými „sloupky“. Průměr těchto sloupků se u druhu *D. cucullata* po vystavení kairomonům zvětšil dvakrát. Toto rozšíření sloupků zesílilo mechanickou stabilitu celého karapaxu, přestože zůstala zachována jeho lehkost. Vznikla tak efektivní obrana

---

<sup>3</sup> Transgenerační (maternální) efekty mohou mít u perlooček vliv na spoustu dalších jevů. Mohou ovlivnit například produkci efiipií, somatický růst potomstva, velikost snůšky a mnoho dalších faktorů (La Montagne & Mc Cauley 2001, Alekseev & Lampert 2001, Alekseev & Lampert 2004).

s minimálními investicemi do materiálu. Přestože byly tyto testy prováděny jen se dvěma druhy perlooček, dá se předpokládat, že tato skrytá morfologická plasticita bude běžná i u jiných druhů ohrožovaných malými bezobratlými predátory. Zdá se, že okem viditelné morfologické změny jsou jen přísloušnou špičkou ledovce v obranných mechanismech.

## 6. VZÁJEMNÁ (NE)ZÁVISLOST REAKCÍ

Dříve se mělo za to, že perloočky ohrožené predací kombinují všechny možné reakce, kterými jsou schopny se predátorovi bránit, nicméně později se objevily argumenty, že by takové chování nebylo adaptivní (De Meester & Pijanowska 1996, podle Lassové & Spaaka 2003). Když už je jedna skupina antipredačních odpovědí efektivní, není třeba vykazovat reakci navíc, jak dokázali Boersma et al. (1998) ve své studii, v níž všechny klony vykazovaly signifikantní reakci na rybí kairomony přinejmenším v jednom znaku, ale žádný z klonů ve studii neměnil najednou všechny sledované znaky naráz.

Přestože DVM i menší velikost těla snižují riziko rybí predace, kombinace obou může být nevýhodná. Není výhodné zmenšit velikost těla v době vertikální migrace, protože potrava je ve větších hloubkách méně dostupná a velké perloočky se umí lépe vypořádat s nedostatkem potravy než ty malé. Také proto jsou nemigrující klony celkově menší v porovnání s těmi, které migrují (De Meester & Weider 1999). Experiment se třemi velikostně odlišnými klony *Daphnia galeata* × *hyalina* ukázal, že různé kombinace DVM a životních strategií vedou ve výsledku k podobným hodnotám fitness (De Meester et al. 1995).

Některé indukovatelné obrany spolu byly spojovány, protože se předpokládalo, že jedna reakce představuje náklady spojené s indukcí reakce druhé. Například zpomalení růstu a snížení plodnosti v přítomnosti larev koreter bylo dříve interpretováno jako cena za vytvoření morfologických obranných struktur (Walls & Ketola 1989, Black & Dodson 1990, Riessen & Sprules 1990). Pozdější studie však prokázaly, že jsou tyto reakce na sobě nezávislé a že se někdy ani společně neobjevují (Spitze 1992, Lüning 1994). Boersma et al. (1998) ve své práci říká: „Změny v životních strategiích jsou adaptivními odpověďmi samy o sobě spíše než výsledkem omezení daných vyvinutím jiných obran.“

## ZÁVĚR

Studie, které zmiňuji ve své bakalářské práci ukazují, že morfologické obrany, různé behaviorální mechanismy a změny v životních strategiích skutečně snižují riziko predace a zvyšují fitness kořisti v přítomnosti potencionálního predátora. Kairomony tedy ovlivňují efektivitu predace a tím pádem jistě ovlivní i trofickou strukturu ekosystémů. Dosud se nejvíce studií zabývalo antipredačními strategiemi z hlediska důsledků pro individuální kořist a studií, které by braly v úvahu vyšší ekologické úrovně, je mnohem méně. K lepšímu porozumění ekologicky významné chemické komunikace v systému predátor-kořist by přispěla charakterizace chemické struktury kairomonů a spojení laboratorních výsledků s výsledky z terénu.

Tato bakalářská práce je stručným souhrnem současných poznatků o chemicky indukovatelných antipredačních mechanismech perlooček rodu *Daphnia*, který má sloužit jako podkladový materiál pro mou budoucí diplomovou práci. V diplomové práci se budu zabývat indukovatelnými morfologickými obranami perlooček *Daphnia cucullata* ve vybraných tůních v okolí Čelákovic. V těchto tůních byl pozorován fenomén, kdy *D. cucullata* koexistuje se svými predátory - larvami koreter, ale netvoří typické obranné struktury - helmy. Pracovní hypotézou je, že v prostředí se slabými turbulencemi u *D. cucullata* helmy nemusejí vznikat, ale přesto se indukuje skrytý mechanismus morfologické obrany - zesílení karapaxu. Alternativní hypotéza vysvětlující tento jev je prostorové oddělení predátora a kořisti. Na daných stanovištích proto budu provádět sezónní sledování prostorové distribuce zooplanktonu a kvantifikovat morfologickou variabilitu *D. cucullata*. Součástí mé diplomové práce by pak měla být experimentální indukce helem u klonů *D. cucullata* z polabských tůní a zjišťování tloušťky karapaxu pomocí akustické mikroskopie.

## SEZNAM LITERATURY

- Agrawal A.A., Laforsch C. & Tollrian R. (1999) Transgenerational induction of defences in animals and plants *Nature*, 401, 60-63
- Alekseev V. & Lampert W. (2001) Maternal control of resting-egg production in *Daphnia* *Nature*, 414, 899-901
- Alekseev V. & Lampert W. (2004) Maternal effects of photoperiod and food level on life history characteristics of the cladoceran *Daphnia pulex* *Hydrobiologia*, 526, 225-230
- Barry M.J. (2000) Inducible defences in *Daphnia*: responses to two closely related predator species. *Oecologia*, 124, 396-401
- Beklioglu M., Telli M. & Gozen A.G. (2006) Fish and mucus-dwelling bacteria interact to produce a kairomone that induces diel vertical migration in *Daphnia*. *Freshwater Biology*, 51, 2200-2203
- Black A.R. (1993) Predator-induced phenotypic plasticity in *Daphnia pulex*: Life history and morphological responses to *Notonecta* and *Chaoborus*. *Limnology and Oceanography*, 38, 986-996
- Black A.R. & Dodson S.I. (1990) Demographic costs of *Chaoborus*-induced phenotypic plasticity in *Daphnia pulex*. *Oecologia*, 83, 117-122
- Boeing W.J., Ramcharan C.W. & Riessen H.P. (2006) Multiple predator defence strategies in *Daphnia pulex* and their relation to native habitat *Journal of Plankton Research*, 28, 571-584
- Boersma M., De Meester L. & Spaak P. (1999) Environmental stress and local adaptation in *Daphnia magna*. *Limnology and Oceanography*, 44, 393-402
- Boersma M., Spaak P. & De Meester L. (1998) Predator-mediated plasticity in morphology, life history, and behavior of *Daphnia*: the uncoupling of responses. *The American Naturalist*, 152, 237-248
- Boersma M. & Vijverberg J. (1994) Resource depression in *Daphnia galeata*, *Daphnia cucullata* and their interspecific hybrid - life-history consequences. *Journal of Plankton Research*, 16, 1741-1758
- Boronat M.D. & Miracle M.R. (1997) Size distribution of *Daphnia longispina* in the vertical profile. *Hydrobiologia*, 360, 187-196
- Brancelj A., Celhar T. & Sisko M. (1996) Four different head shapes in *Daphnia hyalina* (Leydig) induced by the presence of larvae of *Chaoborus flavicans* (Meigen) *Hydrobiologia*, 339, 37-45
- Brewer M.C., Dawidowicz P. & Dodson S.I. (1999) Interactive effects of fish kairomone and light on *Daphnia* escape behavior *Journal of Plankton Research*, 21, 1317-1335
- Brooks J.L. (1946) Cyclomorphosis in *Daphnia*: I. An analysis of *D. retrocurva* and *D. galeata*. *Ecological Monographs*, 16, 409-447
- Brooks J.L. (1947) Turbulence as an environmental determinant of relative growth in *Daphnia*. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 33, 141-148
- Brooks J.L. & Dodson S.I. (1965) Predation body size and composition of plankton. *Science*, 150, 28-35
- Burks R.L., Lodge D.M., Jeppesen E. & Lauridsen T.L. (2002) Diel horizontal migration of zooplankton: costs and benefits of inhabiting the littoral *Freshwater Biology*, 47, 343-365
- Dawidowicz P. & Loose C.J. (1992a) Cost of swimming by *Daphnia* during diel vertical migration. *Limnology and Oceanography*, 37, 665-669
- Dawidowicz P. & Loose C.J. (1992b) Metabolic costs during predator-induced diel vertical migration in *Daphnia*. *Limnology and Oceanography*, 37, 1589-1595
- Dawidowicz P., Pijanowska J. & Ciechomski K. (1990) Vertical migration of *Chaoborus* larvae is induced by the presence of fish. *Limnology and Oceanography*, 35, 1631-1637
- De Meester L. (1996) Evolutionary potential and local genetic differentiation in a phenotypically plastic trait of a cyclical parthenogen, *Daphnia magna*. *Evolution*, 50, 1293-1298
- De Meester L. & Weider L.J. (1999) Depth selection behavior, fish kairomones, and the life histories of *Daphnia hyalina* x *galeata* hybrid clones. *Limnology and Oceanography*, 44, 1248-1258
- De Meester L., Weider L.J. & Tollrian R. (1995) Alternative antipredator defences and genetic polymorphism in a pelagic predator-prey system. *Nature*, 378, 483-485
- Dicke M. & Sabelis M.W. (1988) Infochemical terminology: based on cost-benefit analysis rather than origin of compounds? *Functional Ecology*, 2, 131-139
- Dodson S. (1989) The ecological role of chemical stimuli for the zooplankton: Predator-avoidance behavior in *Daphnia*. *Limnology and Oceanography*, 33, 1431-1439
- Dodson S.I. (1974) Adaptive change in plankton morphology in response to size-selective predation: A new hypothesis of cyclomorphosis. *Limnology and Oceanography*, 19, 721-729
- Dodson S.I., Hanazato T. & Gorski P.R. (1995) Behavioral response of *Daphnia pulex* exposed to carbaryl and *Chaoborus* kairomone. *Environmental Toxicology and Chemistry*, 14, 43-50



- Dodson S.I., Ryan, S., Tollrian, R. & Lampert, W. (1997) Individual swimming behavior of *Daphnia*: effects of food, light and container size in four clones *Journal of Plankton Research*, 19, 1537-1552
- Doksæter A. & Vijverberg J. (2001) The effects of food and temperature regimes on life-history responses to fish kairomones in *Daphnia hyalina* x *galeata*. *Hydrobiologia*, 442, 207-214
- Dzialowski A.R., Lennon J.T., O'Brien W.J. & Smith V.H. (2003) Predator-induced phenotypic plasticity in the exotic cladoceran *Daphnia lumholtzi* *Freshwater Biology*, 48, 1593-1602
- Gilbert J.J. (1966) Rotifer ecology and embryological induction. *Science*, 151, 1234-1237
- Grant J.W.G. & Bayly I.A.E. (1981) Predator induction of crest in morphs of the *Daphnia carinata* complex. *Limnology and Oceanography*, 26, 201-218
- Gries T., Johnk K., Fields D. & Strickler J.R. (1999) Size and structure of 'footprints' produced by *Daphnia*: impact of animal size and density gradients *Journal of Plankton Research*, 21, 509-523
- Gustafsson S. & Hansson L.A. (2004) Development of tolerance against toxic cyanobacteria in *Daphnia Aquatic Ecology*, 38, 37-44
- Gyllström M. & Hansson L.A. (2004) Dormancy in freshwater zooplankton: Induction, termination and the importance of benthic-pelagic coupling. *Aquatic Sciences*, 66, 274-295
- Hairston N.G., Van Brunt R.A., Kearns C.M. & Engstrom D.R. (1995) Age and survivorship of diapausing eggs in a sediment egg bank. *Ecology*, 76, 1706-1711
- Hanazato T. (1995) Combined effect of the insecticide carbaryl and the *Chaoborus* kairomone on helmet development in *Daphnia ambigua*. *Hydrobiologia*, 310, 95-100
- Havel J.E. & Medley K.A. (2006) Biological invasions across spatial scales: Intercontinental, regional, and local dispersal of cladoceran zooplankton *Biological Invasions*, 8, 459-473
- Hays G.C. (2003) A review of the adaptive significance and ecosystem consequences of zooplankton diel vertical migrations *Hydrobiologia*, 503, 163-170
- Hebert P.D.N. & Grewe P.M. (1985) *Chaoborus*-induced shifts in the morphology of *Daphnia ambigua* *Limnology and Oceanography*, 30, 1291-1297
- Hrbáček J. (1959) Circulation of water as main factor influencing the development of helmets in *Daphnia cucullata* Sars. *Hydrobiologia*, 13, 170-185
- Hülsmann S., Vijverberg J., Boersma M. & Mooij W.M. (2004) Effects of infochemicals released by gape-limited fish on life history traits of *Daphnia*: a maladaptive response? . *Journal of Plankton Research*, 26, 535-543
- Jensen K.H., Jakobsen P.J. & Kleiven O.T. (1998) Fish kairomone regulation of internal swarm structure in *Daphnia pulex* (Cladocera : Crustacea). *Hydrobiologia*, 368, 123-127
- Kleiven O.T., Larsson P. & Hobæk A. (1992) Sexual reproduction in *Daphnia magna* requires three stimuli. *Oikos*, 65, 197-206
- Krueger D.A. & Dodson S.I. (1981) Embryological induction and predation ecology in *Daphnia pulex*. *Limnology and Oceanography*, 26, 219-223
- Kvam O.V. & Kleiven O.T. (1995) Diel horizontal migration and swarm formation in *Daphnia* in response to *Chaoborus*. *Hydrobiologia*, 307, 177-184
- Laforsch C., Beccara L. & Tollrian R. (2006) Inducible defenses: The relevance of chemical alarm cues in *Daphnia*. *Limnology and Oceanography*, 51, 1466-1472
- Laforsch C. & Tollrian R. (2004a) Inducible defenses in multipredator environments: Cyclomorphosis in *Daphnia cucullata*. *Ecology*, 85, 2302-2311
- Laforsch C. & Tollrian R. (2004b) Extreme helmet formation in *Daphnia cucullata* induced by small-scale turbulence. *Journal of Plankton Research*, 26, 81-87
- LaMontagne J.M. & McCauley E. (2001) Maternal effects in *Daphnia*: what mothers are telling their offspring and do they listen? *Ecology Letters*, 4, 64-71
- Lampert W., Rothhaupt K.O. & von Elert E. (1994) Chemical induction of colony formation in a green alga (*Scenedesmus acutus*) by grazers (*Daphnia*). *Limnology and Oceanography*, 39, 1543-1550
- Larsson P. & Dodson S. (1993) Chemical communication in planktonic animals. *Archiv für Hydrobiologie*, 129, 129-155
- Lass S. & Spaak P. (2003) Chemically induced anti-predator defences in plankton: a review *Hydrobiologia*, 491, 221-239
- Lauridsen T.L. & Buenk I. (1996) Diel changes in the horizontal distribution of zooplankton in the littoral zone of two shallow eutrophic lakes *Archiv für Hydrobiologie*, 137, 161-176
- Lauridsen T.L., Jeppesen E., Mitchell S.F., Lodge D.M. & Burks R.L. (1999) Diel variation in horizontal distribution of *Daphnia* and *Ceriodaphnia* in oligotrophic and mesotrophic lakes with contrasting fish densities *Hydrobiologia*, 408, 241-250
- Lauridsen T.L. & Lodge D.M. (1996) Avoidance by *Daphnia magna* of fish and macrophytes: Chemical cues and predator-mediated use of macrophyte habitat *Limnology and Oceanography*, 41, 794-798

- Loose C.J., von Elert E. & Dawidowicz P. (1993) Chemically-induced diel vertical migration in *Daphnia* : A new bioassay for kairomones exuded by fish. *Archiv für Hydrobiologie*, 126, 329-337
- Lüning J. (1992) Phenotypic plasticity of *Daphnia pulex* in the presence of invertebrate predators: morphological and life history responses. *Oecologia*, 92, 383-390
- Lüning J. (1994) Anti-predator defenses in *Daphnia*: are life-history changes always linked to induced neck spines? *Oikos*, 69, 427-436
- Lürling M. (2003) The effect of substances from different zooplankton species and fish on the induction of defensive morphology in the green alga *Scenedesmus obliquus* *Journal of Plankton Research*, 25, 979-989
- Lynch M. (1989) The life history consequences of resource depression in *Daphnia pulex*. *Ecology*, 70, 246-256
- Macháček J. (1991) Indirect effects of planktivorous fish on the growth and reproduction of *Daphnia galeata*. *Hydrobiologia*, 225, 193-197
- Mikulski A. (2001) The presence of fish induces the quick release of offspring by *Daphnia* *Hydrobiologia*, 442, 195-198
- Mikulski A., Czernik M. & Pijanowska J. (2005) Induction time and reversibility of changes in *Daphnia* life history caused by the presence of fish *Journal of Plankton Research*, 27, 757-762
- Mikulski A., Lipowska D. & Pijanowska J. (2004) Ontogenetic changes in *Daphnia* responsiveness to fish kairomone. *Hydrobiologia*, 526, 219-224
- Mitchell S.E., De Meester L., Weider L.J. & Carvalho G.R. (1995) No evidence for kin-preferential swarming in *Daphnia magna* population coexisting with fish. *Journal of Animal Ecology*, 64, 777-779
- O'Keefe T.C., Brewer M.C. & Dodson S.I. (1998) Swimming behavior of *Daphnia*: its role in determining predation risk *Journal of Plankton Research*, 20, 973-984
- Ohman M.D., Frost B.W. & Cohen E.B. (1983) Reverse diel vertical migration: an escape from invertebrate predators. *Science*, 220, 1404-1407
- Parejko K. & Dodson S.I. (1991) The evolutionary ecology of an antipredator reaction norm: *Daphnia pulex* and *Chaoborus americanus*. *Evolution*, 45, 1665-1674
- Pijanowska J. (1997) Alarm signals in *Daphnia*? *Oecologia*, 112, 12-16
- Pijanowska J., Dawidowicz P. & Weider L.J. (2006) Predator-induced escape response in *Daphnia* *Archiv für Hydrobiologie*, 197, 77-87
- Pijanowska J. & Kloc M. (2004) *Daphnia* response to predation threat involves heat-shock proteins and the actin and tubulin cytoskeleton *Genesis*, 38, 81-86
- Pijanowska J. & Kowalczewski A. (1997) Predators can induce swarming behaviour and locomotory responses in *Daphnia* *Freshwater Biology*, 37, 649-656
- Pijanowska J. & Stolpe G. (1996) Summer diapause in *Daphnia* as a reaction to the presence of fish. *Journal of Plankton Research*, 18, 1407-1412
- Porter K.G., Gerritsen J. & Orcutt J.D. (1982) The effect of food concentration on swimming patterns, feeding behavior, ingestion, assimilation, and respiration by *Daphnia*. *Limnology and Oceanography*, 27, 935-949
- Ramcharan C.W., Dodson S.I. & Lee J. (1992) Predation risk, prey behaviour, and feeding rate in *Daphnia pulex*. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 49, 159-165
- Reede T. (1997) Effects of neonate size and food concentration on the life history responses of a clone of the hybrid *Daphnia hyalina* x *galeata* to fish kairomones *Freshwater Biology*, 37, 389-396
- Repka S. & Walls M. (1998) Variation in the neonate size of *Daphnia pulex*: the effects of predator exposure and clonal origin. *Aquatic Ecology*, 32, 203-209
- Riessen H.P. (1992) Cost-benefit model for the induction of an antipredator defense. *The American Naturalist*, 140, 349-362
- Riessen H.P. (1999) *Chaoborus* predation and delayed reproduction in *Daphnia*: a demographic modeling approach *Evolutionary Ecology*, 13, 339-393
- Riessen H.P. & Sprules W.G. (1990) Demographic costs of antipredator defenses in *Daphnia Pulex*. *Ecology*, 71, 1536-1546
- Ringelberg J. (1999) The photobehaviour of *Daphnia* spp. as a model to explain diel vertical migration in zooplankton *Biological Reviews*, 74, 397-423
- Ringelberg J. & Van Gool E. (1998) Do bacteria, not fish, produce 'fish kairomone'? *Journal of Plankton Research*, 20, 1847-1852
- Romare P. & Hansson L.A. (2003) A behavioral cascade: Top-predator induced behavioral shifts in planktivorous fish and zooplankton *Limnology and Oceanography*, 48, 1956-1964
- Sakwinska O. (2002) Response to fish kairomone in *Daphnia galeata* life history traits relies on shift to earlier instar at maturation *Oecologia*, 131, 409-417
- Scott M.A. & Murdoch W.W. (1983) Selective predation by the backswimmer, *Notonecta*. *Limnology and Oceanography*, 28, 352-366

- Sell A.F. (2000) Morphological defenses induced *in situ* by the invertebrate predator *Chaoborus*: comparison of responses between *Daphnia pulex* and *D. rosea* *Oecologia*, 125, 150-160
- Ślusarczyk M. (1995) Predator-induced diapause in *Daphnia*. *Ecology*, 76, 1008-1013
- Ślusarczyk M. (1999) Predator-induced diapause in *Daphnia magna* may require two chemical cues. *Oecologia*, 119, 159-165
- Spaak P. & Boersma M. (2001) The influence of fish kairomones on the induction and vertical distribution of sexual individuals of the *Daphnia galeata* species complex *Hydrobiologia*, 442, 185-193
- Spaak P., Vanoverbeke J. & Boersma M. (2000) Predator-induced life-history changes and the coexistence of five taxa in a *Daphnia* species complex *Oikos*, 89, 164-174
- Spitze K. (1992) Predator-mediated plasticity of prey life history and morphology: *Chaoborus americanus* predation on *Daphnia pulex*. *The American Naturalist*, 139, 229-247
- Stibor H. (1992) Predator induced life-history shifts in a freshwater cladoceran. *Oecologia*, 92, 162-165
- Stibor H. & Lüning J. (1994) Predator-induced phenotypic variation in the pattern of growth and reproduction in *Daphnia hyalina* (Crustacea: Cladocera). *Functional Ecology*, 8, 97-101
- Stich H.B. & Lampert W. (1984) Growth and reproduction of migrating and non-migrating *Daphnia* species under simulated food and temperature conditions of diurnal vertical migration. *Oecologia*, 61, 192-196
- Stirling G. (1995) *Daphnia* behaviour as a bioassay of fish presence or predation. *Functional Ecology*, 9, 778-784
- Swaffar S.M. & O'Brien W.J. (1996) Spines of *Daphnia lumholtzi* create feeding difficulties for juvenile bluegill sunfish (*Lepomis macrochirus*) *Journal of Plankton Research*, 18, 1055-1061
- Szulkun M., Dawidowicz P. & Dodson S.I. (2006) Behavioural uniformity as a response to cues of predation risk. *Animal Behaviour*, 71, 1013-1019
- Tanner C.J. & Branstrator D.K. (2006) Generational and dual-species exposures to invertebrate predators influence relative head size in *Daphnia mendotae*. *Journal of Plankton Research*, 28, 793-802
- Tessier A.J. (1986) Comparative population regulation of two planktonic Cladocera (*Holopedium gibberum* and *Daphnia catawba*). *Ecology*, 67, 285-302
- Titelman J. & Kiørboe T. (2003) Motility of copepod nauplii and implications for food encounter *Marine Ecology Progress Series*, 247, 123-135
- Tollrian R. (1990) Predator-induced helmet formation in *Daphnia cucullata* (Sars). *Archiv für Hydrobiologie*, 119, 191-196
- Tollrian R. (1994) Fish-kairomone induced morphological changes in *Daphnia lumholtzi* (Sars) *Archiv für Hydrobiologie*, 130, 69-75
- Tollrian R. (1995) Predator-induced morphological defenses: costs, life history shifts, and maternal effects in *Daphnia pulex*. *Ecology*, 76, 1691-1705
- Tollrian R. & Dodson S. (1999) Inducible defenses in Cladocera: constraints, costs, and multipredator environments. In Harvell, C. D. & Tollrian, R. (eds), *Ecology and Evolution of Inducible Defenses*. Princeton University Press, Princeton, U.S.A., 177-202
- Tollrian R. & Laforsch C. (2006) Linking predator kairomones and turbulence: synergistic effects and ultimate reasons for phenotypic plasticity in *Daphnia cucullata*. *Archiv für Hydrobiologie*, 167, 135-146
- Tollrian R. & von Elert E. (1994) Enrichment and purification of *Chaoborus* kairomone from water: further steps toward its chemical characterization. *Limnology and Oceanography*, 39, 788-796
- Van de Meutter F., Stoks R. & De Meester L. (2004) Behavioral linkage of pelagic prey and littoral predators: microhabitat selection by *Daphnia* induced by damselfly larvae. *Oikos*, 107, 265-272
- Van de Meutter F., Stoks, R. & De Meester, L. (2005) Spatial avoidance of littoral and pelagic invertebrate predators by *Daphnia* *Oecologia*, 142, 489-499
- van Gool E. & Ringelberg J. (1998) Light-induced migration behaviour of *Daphnia* modified by food and predator kairamones. *Animal Behaviour*, 56, 741-747
- van Gool E. & Ringelberg J. (2002) Relationship between fish kairomone concentration in a lake and phototactic swimming by *Daphnia* *Journal of Plankton Research*, 24, 713-721
- van Gool E. & Ringelberg J. (2003) What goes down must come up: symmetry in light-induced migration behaviour of *Daphnia* *Hydrobiologia*, 491, 301-307
- Visser A.W. (2001) Hydromechanical signals in the plankton *Marine Ecology Progress Series*, 222, 1-24
- von Elert E. & Franck A. (1999) Colony formation in *Scenedesmus*: grazer-mediated release and chemical features of the infochemical *Journal of Plankton Research*, 21, 789-804
- von Elert E. & Pohnert G. (2000) Predator specificity of kairomones in diel vertical migration of *Daphnia*: a chemical approach *Oikos*, 88, 119-128
- Vuorinen I., Ketola M. & Walls M. (1989) Defensive spine formation in *Daphnia pulex* Leydig and induction by *Chaoborus crystallinus* De Geer. *Limnology and Oceanography*, 34, 245-248
- Walls M. & Ketola M. (1989) Effects of Predator-Induced Spines on Individual Fitness in *Daphnia pulex*. *Limnology and Oceanography*, 34, 390-396

- Walls M., LaurenMaatta C., Ketola M., OhraAho P., Reinikainen M. & Repka S. (1997) Phenotypic plasticity of *Daphnia* life history traits: the roles of predation, food level and toxic cyanobacteria *Freshwater Biology*, 38, 353-364
- Weber A. (2001) Interactions between predator kairomone and food level complicate the ecological interpretation of *Daphnia* laboratory results *Journal of Plankton Research*, 23, 41-46
- Weber A. & Declerck S. (1997) Phenotypic plasticity of *Daphnia* life history traits in response to predator kairomones: genetic variability and evolutionary potential. *Hydrobiologia*, 360, 89-99
- Weber A. & Van Noordwijk A. (2002) Swimming behaviour of *Daphnia* clones: differentiation through predator infochemicals *Journal of Plankton Research*, 24, 1335-1349
- Weetman D. & Atkinson D. (2002) Antipredator reaction norms for life history traits in *Daphnia pulex*: dependence on temperature and food *Oikos*, 98, 299-307
- Weider L.J. & Pijanowska J. (1993) Plasticity of *Daphnia* life histories in response to chemical cues from predators *Oikos*, 97, 385-392
- Wojtal A., Frankiewicz P., Izydorczyk K. & Zalewski M. (2003) Horizontal migration of zooplankton in a littoral zone of the lowland Sulejow Reservoir (Central Poland). *Hydrobiologia*, 506, 339-346
- Young J.D. & Riessen H.P. (2005) The interaction of *Chaoborus* size and vertical distribution determines predation effects on *Daphnia* *Freshwater Biology*, 50, 993-1006
- Young S., Watt P.J., Grover J.P. & Thomas D. (1994) The unselfish swarm? *Journal of Animal Ecology*, 63, 611-618
- Žofková M., Kořínek V. & Černý M. (2002) Two recent immigrants into Czech aquatic habitats: *Daphnia ambigua* and *D. parvula* (Crustacea: Cladocera). *Acta Soc.Zool.Bohem.*, 66, 212-230

## Převzaté citace

- Black R.W. & Slobodkin L.B. (1987) What is cyclomorphosis? *Freshwater Biology*, 18, 373-378
- Buskey E.J., Coulter C. & Strom S. (1993) Locomotory patterns of microzooplankton: potential effects of food selectivity of larval fish. *Bull. Mar. ScL.*, S3, 29-43
- De Meester L. & Pijanowska J. (1996) On the trait-specificity of the response of *Daphnia* genotypes to the chemical presence of a predator. In Lenz, P. H., Hartline, D. K., Purcell, J. E. & Macmillian (eds), *Zooplankton: Sensory Ecology and Physiology*. Gordon and Breach, Amsterdam, The Netherlands. 407-411
- Hanazato T. & Ooi T. (1992) Morphological responses of *Daphnia ambigua* to different concentrations of a chemical extract from *Chaoborus flavicans*. *Freshwater Biology*, 27, 379-385
- Jacobs J. (1961) Cyclomorphosis in *Daphnia galeata mendotae* Birge, a case of environmentally controlled allometry. *Arch. Hydrobiol.*, 58, 7-71
- Milinski M. (1977) Do all members of a swarm suffer the same predation? *Zeitschrift für Tierpsychologie*, 45, 373-388
- Ostwald W. (1904) Experimentelle Untersuchungen über den Saisonpolymorphismus bei Daphniiden. *Arch. Entw. Mech.*, 18, 1-39
- Ringelberg J. (1987) Induced behaviour in *Daphnia*. In Peters, R. H. & De Bernardi, R. (eds). '*Daphnia*'. Pallanza, Italy. *Mem. Inst. Ital. Idrobiol.*, 45, 285-323
- Ringelberg J. (1993) Phototaxis as a behavioural component of diel vertical migration in a pelagic *Daphnia*. *Arch. Hydrobiol. Beih. Ergebn. Limnol.*, 39, 45-55
- Worthington E.B. (1931) Vertical movements of freshwater microplankton. *Int. Rev. Hydrobiol. Hydrogr.*, 25, 394-436