

**Univerzita Karlova**

**Přírodovědecká fakulta**

Studijní program: Biologie

Studijní obor: Ekologická a evoluční biologie



**Adéla Šliková**

Tvorba odolných životních stádií a mechanismy pasivní disperse sladkovodních klanonožců

Development of resistant life stages and mechanisms of passive dispersal of freshwater copepods

Bakalářská práce

Školitel: Mgr. Petr Jan Juračka, Ph.D.

Konzultant: prof. RNDr. Adam Petrusek, PhD.

Praha, 2018

## **Prohlášení**

Prohlašuji, že jsem tuto bakalářskou práci vypracovala samostatně a že jsem uvedla všechny použité informační zdroje a literaturu. Tato práce ani její podstatná část nebyla předložena k získání jiného nebo stejného akademického titulu.

V Praze, dne 23. 7. 2018

Adéla Šliková

## **Poděkování**

Ráda bych poděkovala svému školiteli, Petru Janu Juračkovi, za vedení této práce a za cenné zkušenosti, které jsem v rámci spolupráce s ním získala. Na závěr děkuji svému příteli za pomoc s úpravou obrázků a za připomínky při čtení textu.

## **Abstrakt**

Klanonožci jsou významnou součástí společenstev ekosystémů sladkých i slaných vod. Sladkovodní zástupci se vyskytují na všech kontinentech a nalézt je můžeme téměř v každém vodním habitatu. Jsou to živočichové, kteří se nedokáží aktivně pohybovat mezi jednotlivými habitaty a do jiných vodních zdrojů se proto mohou dostat pouze pomocí cizích vektorů pasivního šíření. Jelikož klanonožci během svého života tvoří diapauzující stádia, jsou tímto způsobem schopni překonávat zhoršené životní podmínky, které nastanou v již obývaném habitatu. Během vývoje od vajíčka po dospělé projde klanonožec ještě stádiem naupliové larvy a kopepoditovým stádiem, přičemž si každá skupina klanonožců osvojila schopnost diapauzy v jiném stádiu vývoje, tudíž můžeme nalézt diapauzující vajíčka, ale i diapauzujícího dospělého. Tato diapauzující stádia pomáhají klanonožcům v přežití i při následném pasivním transportu mezi různými vodními zdroji. Může se jednat o přenos větrem, záplavami, na srsti či trávícím traktem živočichů, ale také s lidskou rekreační a průmyslovou činností. Tato práce shrnuje základní poznatky o mechanismech tvorby diapauzujících stádií u klanonožců a o jejich pasivní disperzi.

**Klíčová slova:** pasivní disperze, sladkovodní klanonožci, diapauza

## **Abstract**

Copepods are an important part of metacommunities in freshwater and marine ecosystems. Freshwater copepods occur at all continents and are found in almost every water habitat. These small invertebrates cannot actively disperse among habitats and therefore have to rely on vectors of passive dispersal. Copepods can produce diapause life forms and are therefore able to survive unfavorable conditions during the transport. Throughout the ontogenetic development from an egg to adult stage, they have to pass naupliar and copepodit life stages. Various evolutionary lineages of copepods developed diapause phase at different life stage. Hence it is possible to observe both diapausing eggs as well as diapausing adults. Discussed vectors of passive dispersal are wind, floods, animal fur, animal gut, but also human recreational and industrial activity. This work summarizes basic knowledge about the mechanisms of development of copepods diapausing life stages and about their passive dispersal.

**Key words:** passive dispersal, freshwater copepods, diapause

## Obsah

1	Úvod .....	1
2	Ekologie klanonožců .....	2
3	Životní cyklus klanonožců.....	5
3.1	Rozmnožování a ontogeneze .....	5
3.2	Diapauza .....	6
3.2.1	Diapauza u vznášivek.....	7
3.2.2	Diapauza u buchanek .....	9
3.3	Vliv prostředí na odolnost trvalých vajíček .....	11
4	Mechanismy pasivního přenosu sladkovodních klanonožců .....	12
4.1	Pasivní přenos klanonožců zvířecími vektory.....	12
4.2	Pasivní přenos klanonožců větrem .....	15
4.3	Pasivní přenos klanonožců vodou .....	16
4.4	Pasivní přenos klanonožců lidskými vektory.....	17
4.5	Důsledky pasivního přenosu klanonožců .....	18
5	Závěr .....	20
6	Seznam literatury .....	21

# 1 Úvod

Volně žijící klanonožci (Crustacea: Copepoda) patří spolu s perloočkami, vířníky a dalšími drobnými bezobratlými mezi skupinu sladkovodních živočichů, kteří se obvykle nemohou vlastními silami přemísťovat mezi oddělenými habitaty. Překážku v podobě terestrických podmínek překonávají zejména díky abiotickým faktorům jako jsou vítr, vodní toky, nebo pomocí zvířecích vektorů (shrnutí v Havel and Shurin, 2004; Incagnone et al., 2015).

Za nepříznivých podmínek tvoří klanonožci, stejně jako mnozí jiní vodní bezobratlí živočichové, diapauzující stádia (Hairston and Olds, 1984; Hairston et al., 1990; Bruno et al., 2002). Díky těmto stádiím dokáží nejen odolat nepříznivým vnějším vlivům, jakými jsou například vyschnutí habitatu nebo přítomnost predátora (Gliwicz and Rowan, 1984; Frisch et al., 2005), ale mohou se také pasivně šířit pomocí cizích vektorů (Havel and Shurin, 2004; Incagnone et al., 2015), případně po pozření přežít i průchod trávicím traktem živočichů (Gliwicz and Rowan, 1984; Saint-Jean and Pagano, 1995; Bartholmé et al., 2005). Není však vyloučeno, že pasivní transport přežije i jedinec, který se zrovna nenachází v diapauzujícím stádiu (Vanschoenwinkel et al., 2008a).

Způsob tvorby diapauzujících stádií se liší v rámci celé skupiny sladkovodních klanonožců. Některé skupiny tvoří diapauzující vajíčka (Havel et al., 2000; Brendonck and De Meester, 2003; Gomes and Maria, 2008), jiné zase tvoří diapauzy během postembryonálního vývoje (Elgmork, 1962; Wyngaard et al., 1991; Gyllström and Hansson, 2004). To, v jaké fázi života tvoří klanonožci diapauzují stádia, následně ovlivňuje šance na přežití po pozření jinými živočichy (Bartholmé et al., 2005; Frisch and Green, 2007; Vanschoenwinkel et al., 2008b), či šance na dlouhodobé přežití v sedimentu (Hairstone and De Stasio, 1988; Hairstone et al., 1995).

## 2 Ekologie klanonožců

Klanonožci jsou původem mořští živočichové, ale v dnešní době se jedná i o významné zástupce v planktonních, bentických a podzemních sladkovodních ekosystémech. Počet druhů klanonožců nacházejících se ve sladkých vodách je výrazně nižší než počet druhů, kteří obývají slané vody. Ve sladkovodních habitatech nalezneme přes 2 800 druhů, zatímco v moři se jedná o přibližně 13 000 druhů (Boxshall and Defaye, 2008). Mezi sladkovodními druhy bylo rozpoznáno nejméně 22 linií, které nezávisle na sobě osídlily sladké vody (Boxshall and Jaume, 2000) a ve sladkých vodách se tak vyskytuje pět z celkového počtu deseti řádů klanonožců (Boxshall and Defaye, 2008; Khodami et al., 2017). Ve vnitrozemských vodách se klanonožci vyskytují ve velmi rozmanitých habitatech, v tůních i velkých jezerech, v podzemních i hypersalinních vodách. Vhodné jsou pro ně i velmi drobné habitaty s malým množstvím vody, včetně opadaného listí (Boxshall and Jaume, 2000; Boxshall and Defaye, 2008). Ze všech sladkovodních druhů klanonožců se jich přibližně 1 000 vyskytuje v podzemních vodách (Galassi et al., 2009). Klanonožci dokázali kolonizovat dokonce i tak extrémní habitaty, jako například horké prameny či ledovcové vody (Boxshall and Jaume, 2000). Sladkovodním klanonožcům dominují tři řády: vznášivky (Calanoida), buchanky (Cyclopoida) a plazivky (Harpacticoida) (Obr. 1) (Dussart and Defaye 2001 – podle Marten and Reid, 2007). Dalšími řády vyskytující se ve sladkovodních ekosystémech jsou Siphonostomatoida a Gelyelloida (Boxshall and Defaye, 2008).

Necelá polovina všech druhů se nachází v Palearktické zoogeografické oblasti. Oblastmi s nejvyšší druhovou diverzitou jsou jezera Bajkal, ve kterém je většina z přibližně 120 druhů endemických (Boxshall and Evstigneeva, 1994 - podle Boxshall and Defaye, 2008), a jezero Tanganika, ve kterém je endemických 34 z celkového počtu 68 druhů. V jednotlivých zoogeografických oblastech s výjimkou Antarktidy je až 90 % druhů klanonožců endemických (Boxshall and Strong, 2006). Diverzita a stupeň endemismu klanonožců v jezerech závisí na stáří a míře izolace těchto habitatů, podmínkách okolí a kolonizační historii (Boxshall and Jaume, 2000).

Ve 20. století byla v Severní Americe, Evropě a Asii několikrát nezávisle na sobě pozorována kolonizace kontinentálních vod druhem *Eurytemora affinis*. K této kolonizaci došlo pravděpodobně v každém areálu výskytu pouze jednou a následně se druh šířil z

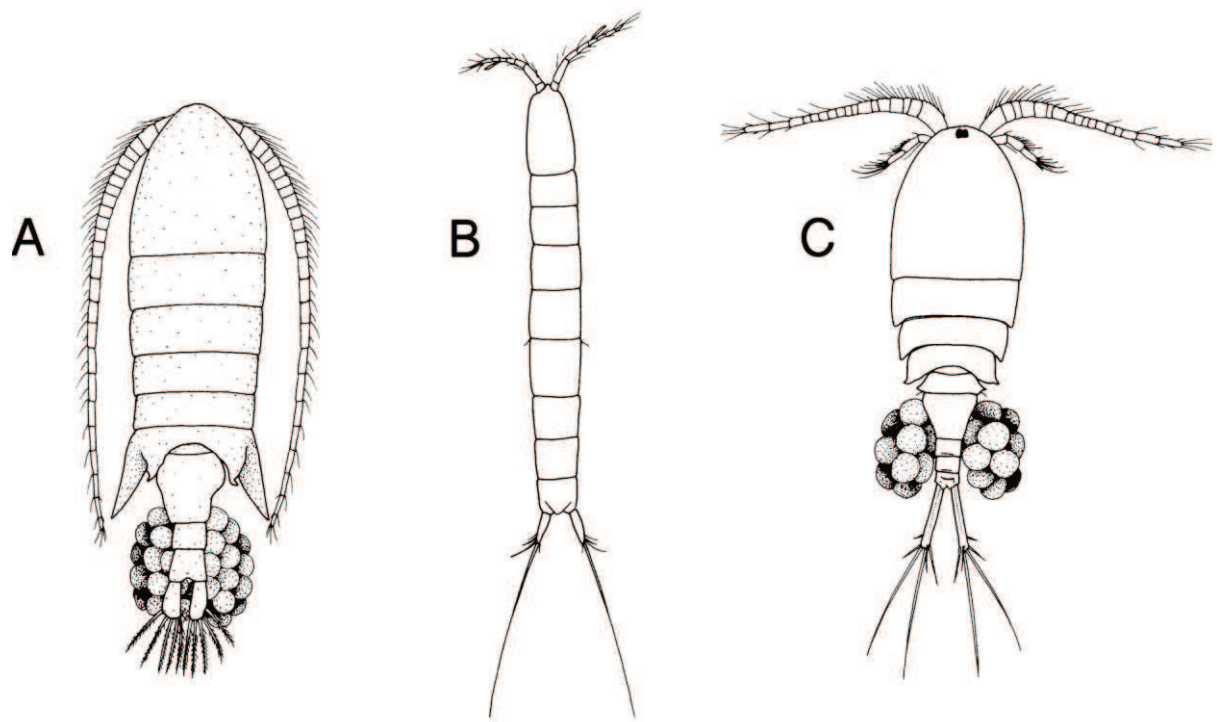


jednoho místa dále do vnitrozemí (Lee, 1999).

Většina druhů sladkovodních klanonožců žije volně, ale přibližně 330 druhů si osvojilo i parazitický způsob života. Jedná se především o parazity ryb, ale mohou parazitovat také například na měkkýších (Boxshall and Defaye, 2008). Parazitický způsob života patrně umožnil některým druhům kolonizovat sladkovodní ekosystémy. Parazitický zástupce z řádu Siphonostomatoida, druh *Dichelesthium oblongum*, se do sladkých vod dostal pravděpodobně pasivně se svým hostitelem (Boxshall and Jaume, 2000). Některé druhy také žijí jako epibionti na tělech jiných bezobratlých živočichů, například na racích či medúzách (Boxshall and Defaye, 2008).

Plazivky se vyskytují ve stojatých i tekoucích vodách a málokdy se dají nalézt mezi planktonními živočichy (Dole-Olivier et al., 2000). Naopak vznášivky jsou typickým zástupcem pelagiálu sladkovodních ekosystémů (Santer, 1998). Buchanky jsou nejčastěji litorální a bentické, ve volné vodě se však běžně vyskytují také. Vznášivky a buchanky se často vyskytují ve stejných habitatech (Gilbert, 1983). Zástupci řádu Siphonostomatoida jsou pouze parazité ryb. Jediní dva sladkovodní zástupci z řádu Gelyelloida, *Gelyella droguei* a *Gelyella monardi*, žijí v podzemních vodách severozápadní Evropy (Boxshall and Jaume, 2000).

Způsob získávání potravy se liší u dospělých jedinců všech tří hlavních sladkovodních skupin. Zatímco dospělé vznášivky jsou převážně herbivorní, plazivky jsou omnivorní (Marten and Reid, 2007). Několik velkých druhů buchanek se živí predací. Živí se především vířníky, máloštětinatými červy, případně larvami pakomárů a dalšími drobnými korýši. Tento způsob získávání potravy není ovšem jediný, i v dospělosti jim za potravu mohou posloužit například řasy (Fryer, 1957; Fryer, 1993; Brandl, 1998;). Dravé buchanky rodu *Mesocyclops*, mohou být dokonce využívány v rámci biologické kontroly proti larvám komárů (Marten and Reid, 2007; Boxshall and Defaye, 2008). Predace se sporadicky může vyskytovat i u sladkovodních plazivek (Lehman and Reid, 1993) či u vznášivek (Brandl, 2005).



**Obr. 1** – příklad morfologie tří nejběžnějších řádů sladkovodních klanonožců. A – vznášivka *Boeckella triarticulata*; B – plazivka *Noodcaris roettgeri*; C – buchanka *Cyclops abyssorum*. Převzato a upraveno z Boxshall and Defaye (2008).

### 3 Životní cyklus klanonožců

#### 3.1 Rozmnožování a ontogeneze

Klanonožci jsou živočichové, kteří se primárně rozmnožují sexuálně (na rozdíl od perlooček či vírníků), přestože u plazivky *Canthocamptus staphylinus* ve Finsku a v Bodamském jezeře bylo prokázáno partenogenetické rozmnožování (Sarvala, 1979; Frenzel, 1980). K partenogenetickému rozmnožování dochází pravděpodobně zejména v období, kdy je v populaci málo samců (Sarvala, 1979). Kopulace probíhá aktivním stykem samce a samice. Samec umístí vak se spermii na abdominální článek samičky. Po kopulaci jsou spermie uskladněny v receptakulu seminis, ze kterého jsou následně oplodněna vajíčka. Periodicita kopulací a počet potomků se liší mezi jednotlivými druhy, ale i mezi jedinci stejného druhu, kteří se nacházejí v rozdílných habitatech (Dole-Olivier et al., 2000).

Samice a samci klanonožců jsou pohlavně dimorfičtí. Těla samic jsou většinou větší než těla samců (Dole-Olivier et al., 2000). V období, kdy samička tvoří vajíčka, ze kterých se rovnou líhnou naupliové larvy (takzvaná subitánní vajíčka), nosí je před vylíhnutím v jednom či ve dvou váčcích připevněných na těle. U vznášivek a plazivek vzniká jeden shluk vajíček, zatímco u buchanek jde o dva shluky, kdy každý shluk vajíček je umístěn z jedné strany těla samičky (Marten and Reid, 2007).

Sexuálně se rozmnožující živočichové, jako jsou klanonožci, jsou znevýhodněni nutností hledání vhodného partnera pro kopulaci při vytváření nové populace, ať se jedná o tvorbu nové populace při osídlení nové vodní nádrže, při obnově populace po zatopení vyschlé nádrže, nebo po vymizení ryb z nádrže (Knapp and Sarnelle, 2008). Partenogeneticky rozmnožující se organismy oproti tomu mohou úspěšně kolonizovat nový habitat i s velmi malým počtem jedinců (Santer, 1998).

Během vývoje procházejí klanonožci pěti až šesti naupliovými stádii (N1-N6) a pěti kopepoditovými stádii (C1-C5), než jsou schopni se sexuálně rozmnožovat (Gyllström and Hansson, 2004). Vývoj z vajíčka do naupliového stádia trvá nejčastěji v rozmezí jednoho až několika týdnů. Generační doba většiny planktonních klanonožců je dlouhá od jednoho měsíce do jednoho roku (Gilbert, 1983). Naupliová stádia klanonožců byla při pokusech schopna přežít i několik hodin mimo vodu (Schlichting and Sides, 1969).

### 3.2 Diapauza

Organismy, které žijí v nestálých podmínkách, musí během svého života vytvářet taková životní stádia, která jim toto nepříznivé období umožní přežít. Během vývoje mohou klanonožci vytvářet takzvaná diapauzující stádia. Diapauza je společná pro více taxonomických skupin sladkovodních živočichů jako strategie pro překonání nevhodných podmínek pro život a tímto způsobem mohou tyto organismy osidlovat i místa, kde by za normálních podmínek nemohli přežít (Dahms, 1995; Gyllström and Hansson, 2004). U sladkovodních klanonožců je diapauza známá výhradně u volně žijících vznášivek, buchanek a plazivek. Vzhledem k parazitickému a podzemnímu způsobu života není znám žádný případ diapauzy u řádů Siphonostomatoidea a Gelyelloidea (Dahms, 1995). Schopnost zooplanktonu tvořit diapauzující stádia úzce souvisí se schopností těchto organismů pasivně se šířit, stejně tak se schopností přežít v již osídlené lokalitě (Dahms, 1995; Havel et al., 2000). Zatímco u jiných korýšů je přítomnost diapauzy známá již dlouho, u klanonožců byla poprvé pozorována až na začátku 20. století (Birge and Juday, 1908; Wolf, 1905).

Ve stálých a relativně mělkých habitatech hraje nejdůležitější roli pro spuštění a ukončení diapauzy změna teploty, která může habitaty úplně zničit a to například zamrznutím či vyschnutím (Santer, 1998) a změna fotoperiody (Brendonck and De Meester, 2003). Živočichové se na zhoršené podmínky formou diapauzy připraví již předtím, než tyto nepříznivé podmínky vůbec nastanou. (Hairston and Munns, 1984; Santer, 1998). Na tyto změny podmínek dokáží klanonožci dobře reagovat a někteří jsou známi tím, že dokáží přežít i dlouhou dobu po vyschnutí habitatu a po jeho opětovném zatopení jsou rychle znovu aktivní a to hlavně díky rychlému vývoji, či schopnosti některých druhů buchanek uchovávat vajíčka se spermii na svém těle (Frisch and Green, 2007).

U klanonožců dochází ke dvěma různým způsobům tvoření diapauzy. Jedním způsobem je tvorba trvalých vajíček, zatímco druhým způsobem je tvorba diapauzy během postembryonálního vývoje (Gyllström and Hansson, 2004). Trvalá vajíčka se vyskytují u klanonožců ze skupiny vznášivek a jednoho druhu plazivek (Fryer, 1996). Ve skutečnosti se nejedná o vajíčka, ale o oplozená vajíčka či zygoty, ačkoliv ve většině odborných publikacích jsou vajíčky nazývány (Dahms, 1995). Buchanky tvoří diapauzu v jednom z pozdních kopepoditových stádií a plazivky diapauzují jako dospělci (Gyllström and Hansson, 2004).

Výjimečně mohou v dospělosti diapauzovat i některé druhy vznášivek (Pasternak and Arashkevich, 1999; Santer et al., 2000).

**Tab. 1** – přehled diapauzujících stádií u jednotlivých řádů klanonožců

	PLAZIVKY	BUCHANKY	VZNÁŠIVKY
Trvalá vajíčka	jeden druh <sup>1</sup>	<i>není známo</i>	více druhů <sup>2</sup>
Encystované kopepoditové stádium	více druhů <sup>2</sup>	více druhů <sup>2</sup>	<i>není známo</i>
Neencystované kopepoditové stádium	<i>není známo</i>	více druhů <sup>2</sup>	<i>není známo</i>
Diapauzující dospělec	<i>Canthocamptus staphylinus</i> <sup>3</sup>	<i>Cyclops strennus</i> <sup>4</sup>	<i>Eudiaptomus graciloides</i> <sup>5,6</sup>

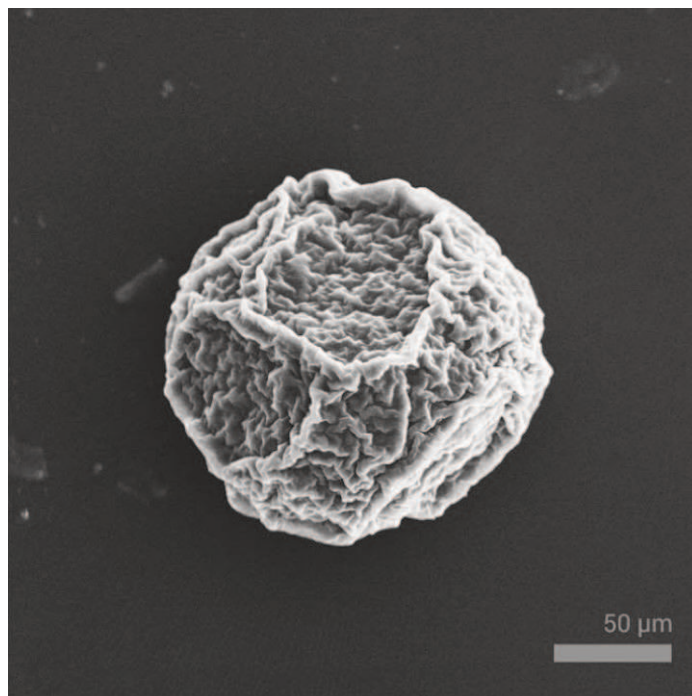
Zdroje: 1 – Fryer (1996); 2 – Dahms (1995); 3 – Fryer and Smyly (1954), 4 - Næss and Nilssen (1991); 5 - Pasternak and Arashkevich (1999); 6 - Santer et al. (2000).

### 3.2.1 Diapauza u vznášivek

Pro krátkodobě žijící organismy, jako jsou klanonožci, je důležitá tvorba trvalých vajíček. (Hairston et al., 1995; Katajisto, 1996). Trvalá vajíčka se od subitánních vajíček liší tlustější stěnou a jsou vícevrstevné. Proto mohou odolat teplu, chladu a vyschnutí (Brewer, 1964). Trvalá vajíčka sladkovodních klanonožců mohou zůstat životaschopná i po několik desítek let (Hairston et al., 1995; Katajisto, 1996). Trvalá vajíčka vznášivek mohou přežít nejméně 3 roky, ale jejich životaschopnost může být pravděpodobně delší než 15 let (Hairstone and De Stasio 1988). Při zjišťování stáří trvalých vajíček druhu *Diaptomus sanguineus* v Severní Americe bylo zjištěno, že průměrné stáří vajíček tohoto druhu je přibližně 40 let, ale našlo se i životaschopné vajíčko, které bylo staré přibližně 330 let (Hairston et al., 1995).

Načasování diapauzy u klanonožců může být ovlivněno nejen počasím a fotoperiodou, ale také přítomností přirozených predátorů v habitatu. Pokud je kolísání množství potravy a přítomnosti predátora mírné, ukázalo se, že výhodnější je mít více generací potomků, než tvořit diapauzující stádia (Santer, 1998). Rozdíly v načasování vstupu do diapauzy jsou pozorovány nejenom v rámci různých druhů, ale i v rámci jednoho druhu, jehož jedinci se vyskytují v habitatech, které se od sebe liší například přítomností predátora, nebo dobou, kdy

vodní nádrž vysychá (Santer, 1998). U stejných druhů ve dvou blízkých habitatech, může být rozdíl v načasování diapauzy i měsíc, v závislosti na přítomnosti predátora. V době, kdy se v habitatu začne vyskytovat přirozený predátor, samičky přestanou produkovat subitánní vajíčka a začnou tvořit trvalá vajíčka, která mohou přežít průchod trávicím traktem predátora. Pokud se predátor v jednom roce v habitatu nevyskytuje, diapauza nastává později. K rozdílu v načasování začátku diapauzy dochází již v rámci jedné generace (Hairston and Walton, 1986). Klanonožci začnou tvořit trvalá vajíčka namísto subitánních vajíček přibližně jednu generaci předtím, než se objeví jejich predátor (Hairston and Munns, 1984).



**Obr. 2** – trvalé vajíčko vznášivky *Occidodiptomus gurneyi*. Převzato a upraveno z Incagnone et al. (2015).

U trvalých vajíček vznášivek druhu *Diaptomus stagnalis* byla pozorována korelace mezi začátkem líhnutí a snížením obsahu kyslíku v sedimentu. Spouštěčem líhnutí těchto vajíček ze dna vodních nádrží může být pravděpodobně aktivita kyslík-redukujících bakterií, které se v sedimentu vyskytují. Snížení obsahu kyslíku je tedy pravděpodobně signálem pro vajíčka, že nastal vhodný čas pro vylíhnutí se (Brewer, 1964).

U vznášivek se může výjimečně vyskytovat diapauza i v kopepoditovém či dospělém stádiu. U druhu *Eudiptomus graciloides* byla pozorována diapauza v několika rozdílných

vývojových stádiích. Diapauzující vajíčka tento druh produkuje na podzim, do diapauzy v kopepoditovém stádiu C4 nebo C5 vstupuje uprostřed léta a jako dospělec tvoří diapauzu v zimě (Pasternak and Arashkevich, 1999; Santer et al., 2000).

### 3.2.2 Diapauza u buchanek

Buchanky a plazivky, tedy skupiny klanonožců, které tvoří diapauzu v jiném vývojovém stádiu než ve stádiu vajíčka, byly prvně pozorovány na začátku 20. století. Diapuzující buchanku poprvé popsali Birge a Juday (1908), plazivka byla popsána Wolfem (1905). Buchanky tvoří diapauzující stádia v jednom z pozdních kopepoditových stádií (Wyngaard et al., 1991). Nejčastěji vstupují do diapauzy v kopepoditovém stádiu C4 a C5 (Frisch, 2002; Elgmork, 1980 - podle Gyllström and Hansson, 2004; Frisch et al., 2005), občas i ve stádiu C2 a C3 (Elgmork, 1981). Klanonožci, kteří vstupují do diapauzy v kopepoditovém či dospělém stádiu, se na rozdíl od trvalých vajíček mohou před vstupem do diapauzy aktivně zahrabat do substrátu. Mortalita kopepoditových stádií je ovšem vyšší než mortalita trvalých vajíček (Hairston et al., 1995). Diapauza v kopepoditovém stádiu u buchanek a plazivek je až na jedinou výjimku známa pouze ze sladkovodních ekosystémů (Dahms, 1995). Některé druhy buchanek stráví diapauzu encystované, zatímco jiné druhy žádný obal nevytvářejí (Fryer and Smyly, 1954). Kopepoditová stádia C4 a C5 buchanek *Mesocyclops leuckarti* a *Cyclops scutifer* byla nalezena v hloubce 20-30 centimetrů v sedimentu, což značí aktivní zahrabání před zahájením diapauzy (Elgmork et al., 1990). Aktivní výběr polohy v sedimentu u diapauzujících kopepoditů může mít efekt pro jejich následné prostorové šíření, ať se jedná o šíření v rámci již obývané vodní plochy či pasivní disperze mezi jinými vodními plochami (Gyllström and Hansson, 2004).

Buchanky mohou mít rychlý vývoj a dospět do diauapauzující fáze, i když je vodní perioda krátká. Například buchanky druhů *Diacyclops crassicaudius brachycercus* a *Diacyclops haueri* jsou schopny vytvořit novou generaci během necelého jednoho měsíce (Wyngaard et al., 1991). Diapauzující stádia buchanek byla pozorována během celého roku, ovšem nejčastěji tvoří diapauzu v létě, kdy se diapauzujícím stádiem chrání před vyschnutím občasných tůní, vysokým teplotám vody či nízké koncentraci kyslíku (Dahms, 1995). V místech, kde k žádným výraznějším změnám podmínek nedochází, jako je tomu například v tropických oblastech, netvoří buchanky během celého roku žádná diapauzující stádia (Burgis - osobní

sdělení v Nilssen, 1980). Rapidní změny fyzikálních a chemických faktorů v habitatu, spolu se změnou teploty, pravděpodobně udávají podnět pro probuzení a buchanky opět obnovují svoji aktivitu (Fryer and Smyly, 1954).

Během klidového stádia se v těle buchanek nenachází žádná potrava. Pro svoji výživu mají na těle umístěny lipidové globule, které slouží jako zásobárna živin (Nelson, 1925; Fryer and Smyly, 1954; Elgmork, 1962). V průběhu diapauzy se sníží produkce trávicích enzymů a zvýší se produkce lipidových globulí v těle (Næss and Nilssen, 1991; Dahms, 1995).

Diapauza trvá u buchanek nejčastěji v rozmezí dvou až deseti měsíců. Velké rozdíly v délce trvání diapauzy u stejného druhu ukazují na to, že velmi záleží na okolních faktorech prostředí, ve kterém se druh vyskytuje (Elgmork, 1955). Pokud nepříznivé podmínky trvají delší dobu, jsou buchanky schopny přežít v diapauzujícím stádiu i dva až tři roky (Rylov, 1963 - podle Hairstone and Cáceres, 1996; Elgmork and Eie, 1989). Rychlost opětovného spuštění normálního fungování po ukončení diapauzy závisí na podmínkách, ve kterých jedinec toto období přečkává. Pokud je jedinec v diapauze během vyschnutí habitatu, po opětovném zatopení se jeho aktivita obnovuje pomaleji, než pokud byl v diapauzujícím stádiu v sedimentu habitatu, ve kterém se vyskytovala voda (Elgmork, 1955). Buchanky mohou v některých případech tvořit diapauzující stádia i vícekrát během svého života a tímto způsobem mohou přežít i několik nepříznivých období v rámci více let. *Cyclops scutifer* v Norsku vstupuje do diapauzy v brzkém kopepoditovém stádiu v prvním roce života a v pozdním kopepoditovém stádiu ve druhém roce života. Vývoj tohoto druhu tedy trvá až tři roky (Elgmork, 1981). Generační vývoj, který trvá déle než jen jeden rok se zpravidla objevuje tam, kde je dlouhodobá pokrývka ledu (Elgmork and Eie, 1989).

Samičky některých druhů buchanek, jako je například *Cyclops strennus*, mohou do diapauzy vstupovat v pátém kopepoditovém stádiu, nebo dokonce i v dospělém stádiu. Před diapauzou již na svém těle schraňují vajíčka se samčími spermii. Po probuzení z diapauzy jsou tak schopny reprodukce, i když je samců v populaci málo. Diapauza těchto samic ve Skandinávii měla délku trvání i šest až sedm měsíců, což znamená, že spermie samečků tohoto druhu jsou schopny přežít déle než půl roku (Næss and Nilssen, 1991). V dospělé fázi vývoje diapauzují také někteří zástupci plazivek (Brendonck et al., 2017), například *Canthocamptus staphylinus* (Fryer and Smyly, 1954).



Jelikož se vyskytuje spousta různých způsobů spuštění diapauzy a liší se i její délka a četnost během vývoje jedince, tak každá diapauzující populace může pomoci odhalit různé mechanismy, které vedly k vývoji tohoto fenoménu (Dahms, 1995).

### 3.3 Vliv prostředí na odolnost trvalých vajíček

Schopnost vajíček přežít, určuje mimo jiné charakter krajiny. V zemědělsky obhospodařovaných oblastech je abundance vylíhnutých vajíček a druhová diverzita planktonních živočichů nižší než v kontrolních oblastech, která nejsou upravená pro zemědělskou činnost, kvůli které půda často obsahuje více soli. V národním parku Doñana na jihu Španělska byla ovšem buchanka rodu *Metacyclops minutus* jediným druhem, který se ve vodní nádrži v zemědělsky obhospodařované oblasti vyskytoval ve větší hustotě, než v kontrolních přirozených oblastech (Frisch et al., 2009).

Fyzikálním faktorem, který má na úspěšné líhnutí vajíček klanonožců vliv, může být konduktivita. Při pokusech s líhnutím klanonožců v národním parku Doñana v jižním Španělsku se ukázalo, že konduktivita negativně koreluje se schopností vajíček se líhnout. Ve vodní nádrži, kde byla hodnota konduktivity vysoká, byla abundance vylíhnutých klanonožců nižší, než abundance klanonožců v nádrži s nižší konduktivitou (Frisch et al., 2009).

## 4 Mechanismy pasivního přenosu sladkovodních klanonožců

Přestože nedisponují aktivními mechanismy šíření, klanonožci se zpravidla objevují mezi prvními kolonizátory v nově vzniklých vodních nádržích společně s perloočkami či vířníky (Jenkins and Buikema, 1998; Frisch and Green, 2007; Audet et al., 2013). O mechanismech pasivního pohybu mezi vodními nádržemi bylo však publikováno výrazně menší množství prací, než například o perloočkách (například Louette and De Meester, 2005) nebo vířnicích (například Lopes et al., 2016). Naprostá většina pozorování, které dosud máme, je založena pouze na krátkodobých experimentech prováděných v lokálním měřítku (Jenkins and Underwood, 1998). Úspěch disperze se může lišit mezi druhy, v závislosti na velikosti produkovaných trvalých stádií, generační době a dalších faktorech, jakými jsou například izolovanost vodních zdrojů (Cohen and Shurin, 2003).

Pasivní přenos sladkovodních klanonožců můžeme rozdělit do tří skupin, a to podle typu vektoru, kterým jsou přenášeni. Mohou to být jiní živočichové (Darwin, 1861; Green and Figuerola, 2005; Incagnone et al., 2015), stejně jako vítr či déšť (Jenkins and Underwood, 1998; Cáceres and Soluk, 2002; Cohen and Shurin, 2003). Jako další vektor může působit i člověk a to buď na stejném principu jako zvířecí vektor, kdy přenáší zooplankton například na oblečení (Waterkeyn et al., 2010a), či při průmyslových činnostech (například Ferrari, 2006).

### 4.1 Pasivní přenos klanonožců zvířecími vektory

S myšlenkou, že pro pasivní přenos malých sladkovodních živočichů slouží ptáci, přišel již Charles Darwin ve svém díle O původu druhů (1861). Ptáci ovšem nejsou jedinými živočichy, kteří na povrchu nebo uvnitř svého těla dokáží přenášet mnohem menší organismy, kteří se následně úspěšně usídlí na místě, kam je určitý zvířecí vektor přepraví. K přenosu nemusí sloužit pouze živočichové, kteří se k vodě chodí pouze napojit, ochladit, nebo ve vodě tráví i většinu života, ale také například ryby, které mohou přenášet na těle ektoparazitické klanonožce (Hudson and Bowen, 2002). Někteří klanonožci mohou přežít pozření rybou a následný průchod její trávicí soustavou (Bartholmé et al., 2005).

Ptáci jsou však patrně těmi nejdůležitějšími a zároveň nejvíce zkoumanými vektory živočichů a rostlin na velké vzdálenosti (Green and Figuerola, 2005). Ne vždy lze tento způsob transportu přímo pozorovat. Například Alfonso a Belmonte (2008) usoudili, že původně

australská invazní vznášivka *Boeckella triarticulata* se ze severní Itálie na jih Apeninského poloostrova dostala pravděpodobně pomocí ptáků poté, co vyloučili ostatní možné způsoby přenosu. Ke stejnému závěru došli i Reid a Reed (1994) při nálezů dvou nepůvodních druhů buchanek rodu *Mesocyclops* v oblasti Yukon v Kanadě. *Mesocyclops longisetus curvatus* se nejbližší vyskytuje ve Spojených státech amerických a druh *Mesocyclops venezolanus* lze nalézt nejbližší v Hondurasu. Tyto dva druhy se do Kanady dostaly pravděpodobně s migrujícími bahňáky. V obou případech jsou ovšem další podrobnosti přenosu neznámé, ale je velmi pravděpodobné, že k přenosu nedošlo v rámci jedné události, ale migrace na vzdálenost přibližně 5 000 kilometrů musela zahrnovat několik dílčích kroků, kterých bylo k překonání této vzdálenosti zapotřebí.

Z ptačích výkalů dokážeme poznat, které organismy přežijí průchod střevy ptáků a následně v laboratorních podmínkách zjistit, zda jsou vajíčka schopná se vylíhnout. Schopnost přežít průchod střevy ptáků byl prokázán u plazivek druhu *Cletocamptus retrogressus* (Frisch et al., 2007) a u naupliového stádia buchanek druhu *Cyclops bicuspidatus thomasi* (Jenkins and Underwood, 1998). Pro to, aby mohli být ptáci označeni jako nejdůležitější vektor pro pasivní přenos sladkovodního zooplanktonu, by však bylo potřeba provést více studií a experimenty nejen s exkrementy provádět v delším časovém měřítku (Bohonak and Jenkins, 2003).

Z létajících živočichů nejsou ptáci jedinou prokázanou skupinou, na kterých byli klanonožci nalezeni. Na znakoplavkách z čeledi Notonectidae byly nalezeny naupliové larvy klanonožců, které se ve vodní nádrži, z níž byla znakoplavka vylovena, nevyskytovaly. Tyto ploštice jsou schopny létat i na velké vzdálenosti a osidlovat nové vodní nádrže a tím přenášet zooplankton, tedy mimo jiné i klanonožce (Schlichting and Sides, 1969). Při zkoumání osídlení nově zatopených vodních ploch v národním parku Doñana v jižním Španělsku, se došlo k závěru, že klanonožci se do nich dostali pravděpodobně s deštěm. Ovšem u vodních nádrží byly pozorovány i vážky (Odonata) a tak není vyloučeno, že k přenosu mohou sloužit také tyto živočichové (Frisch and Green, 2007).

V propojených vodách a při přenosu člověkem hrají důležitou roli v pasivním pohybu také ryby. Je prokázáno, že trvalá vajíčka některých druhů vznášivek (*Eudiaptomus gracilis*, *Eudiaptomus graciloides*) a subitánní vajíčka vznášivek a v menší míře i buchanek (*Cyclops*

*abyssorum*, *Cyclops abyssorum tatricus* a *Macrocyclus albidus*) jsou schopna projít v neporušeném stavu rybími střevy a poté se vylíhnout. Vajíček, která se však skutečně vylíhnou po průchodu trávicím traktem, je patrně jen malé množství, neboť jejich úspěšnému vylíhnutí brání samotné výkaly ryb (Gliwicz and Rowan, 1984; Saint-Jean and Pagano, 1995; Bartholmé et al., 2005).

Přestože nejpodstatnějšími vektory pasivního transportu sladkovodních klanonožců jsou patrně ptáci a člověk, další velkou a důležitou skupinou jsou také velcí savci (Vanschoenwinkel et al., 2011). Přenos savci je důležitý hlavně v lokálním měřítku na úrovni několika metrů až jednotek kilometrů. V minulosti byl tento způsob pravděpodobně účinnější, než je tomu dnes, jelikož působením člověka byla vytvořena řada geografických bariér (pole, dálnice, vysoušení vodních ploch atd.), které brání volnému pohybu savců na velké vzdálenosti a zároveň se počet velkých savců působením člověka snížil (Vanschoenwinkel et al., 2008b; Waterkeyn et al., 2010b; Vanschoenwinkel et al., 2011). Savce bychom mohli ještě rozdělit podle způsobu života na ty, kteří primárně obývají vodní ekosystémy, jako například nutrie, které denně urazí vzdálenost v rozmezí 40 metrů až 1,25 kilometrů (Waterkeyn et al., 2010b), a na ty, kteří se k vodním zdrojům chodí napojit a válet se v bahně (Vanschoenwinkel et al., 2008b; Vanschoenwinkel et al., 2011). Studovanými savci v tomto případě byli afričtí sloni, nosorožci, prasata bradavičnatá (Vanschoenwinkel et al., 2011) a prase divoké ve Francii (Vanschoenwinkel et al., 2008b). Tato zvířata se následně po vyvážení se v bahně otírají o stromy. Na stromech, o které se otírali, byli pak klanonožci skutečně nalezeni (Vanschoenwinkel et al., 2008b). Na stromech, o které se otírali sloni, byla nalezena naupliová stádia klanonožců ve vzdálenosti až 400 m od vodní plochy (Vanschoenwinkel et al., 2011). Ze vzorků výkalů a z bahna, které přeneslo divoké prase ve Francii, byly objeveny naupliové larvy a dospělci vznášivek. Zooplankton, který se zachytí na stromě musí být spláchnut deštěm a dostat se do nějakého vodního zdroje, aby měl šanci přežít. Pro zooplankton je patrně efektivnější pasivní pohyb přenosem na srsti, než skrze trávicí trakt (Vanschoenwinkel et al., 2008b). Potenciálním vektorem může být tedy pravděpodobně jakékoliv zvíře, které se pravidelně pohybuje v okolí vodních ploch.

Přenosy zvířaty často nejsou přímo dokázány, ale po vyloučení jiných vektorů se nabízí jako jedna z mála variant možného přenosu klanonožců do vodní nádrže (Reid and Reed, 1994; Frisch and Green, 2007; Alfonso and Belmonte, 2008). Jednou z otázek, které souvisejí se

schopností vajíček přežít průchod trávící soustavou živočichů, je, zda by tyto vajíčka byla životaschopná i poté, co by byla pozřena rybou a ryba následně ptákem (Bartholmé et al., 2005).

#### 4.2 Pasivní přenos klanonožců větrem

V menších měřítcích je pro pasivní šíření klanonožců důležitý také vítr (Cáceres and Soluk, 2002; Vanschoenwinkel et al., 2008c; Vanschoenwinkel et al., 2009). Kolonizace větrem na vzdálenost menší než jeden kilometr je homogenní. Vodní nádrže v takto malé vzdálenosti od sebe budou mít velmi podobné složení živočichů, kteří se v nich vyskytují. (Cohen and Shurin, 2003). Pasivní šíření na malé vzdálenosti je efektivnější pomocí větru, než pomocí zvířat (Cáceres and Soluk, 2002). Rychlost osidlování nových vodních zdrojů klesá s narůstající vzdáleností a s časem. Izolované vodní zdroje budou kolonizovány pomocí větru s mnohem menší pravděpodobností, než vodní zdroje, které leží blízko sobě (Cohen and Shurin, 2003). Přenos větrem je nejúčinnější v období, kdy jsou vodní plochy vyschlé. Větretem se mohou klanonožci snadno šířit a to na vzdálenost nejméně 1,5 metru (Vanschoenwinkel et al., 2008c). V ojedinělých případech se větrem mohou úspěšně šířit i dospělí jedinci klanonožců, Vanschoenwinkel et al. (2008b) při pokusu v jižní Africe našli životaschopného dospělého vznášivky, který přežil pasivní transport větrem.

Jenkins a Underwood (1998) na rozdíl od předchozích zmiňovaných studií neprokázali relevantní schopnost klanonožců ani jiných korýšů, pohybovat se pasivně pomocí větru při svém experimentu, jelikož během svého ročního výzkumu nezaznamenali žádné klanonožce ve větrných pastech. Výsledky jednotlivých studií zabývajících se pasivním přenosem klanonožců pomocí větru se od sebe tedy zásadně liší. Cáceres a Soluk (2002) a Cohen a Shurin (2003) pasivní přenos větrem označili za hlavní způsob šíření klanonožců.

Vítr je nejdůležitějším vektorem pasivního transportu patrně pouze u izolovaných vodních ploch. U trvale zaplavených vodních ploch hrají nejdůležitější roli v pasivním transportu zvířecí vektory a míra, s jakou jsou vodní plochy navzájem propojeny (Brendonck et al., 2017).

Výsledky studií nově osidlovaných dočasných vod po zatopení, při kterých se došlo k závěru, že byl zooplankton přenášen větrem, nemusí být vždy plně vypovídající, jelikož často

nebylo před pokusem zjišťováno, kteří živočichové se nacházejí na dně a v okolí vyschlé vodní plochy (Frisch and Green, 2007).

### 4.3 Pasivní přenos klanonožců vodou

Záplavy jsou nejvíce důležité pro živočichy, kteří obývají místa zaplavované periodicky. Záplavy těchto jezer a tůní ukončují dormanci bezobratlých, kteří přečkávají suché období ve formě diapauzujících stádií na dně (Havel et al., 2000; Jenkins and Boulton, 2003; Frisch et al., 2005). Klanonožci tak mohou být při záplavách pasivně přemísťováni z řek do jezer, nebo i mezi jezery, které se v době zvýšených srážek rozvodní, na vzdálenost desítek až stovek kilometrů (Jenkins and Boulton, 2003). Počet druhů, kteří se v jezeře objeví po záplavách, může být shodný s počtem druhů, kteří daný habitat obývaly již před začátkem suchého období. Strategie pro přežití jedinců v sezonně zaplavovaných oblastech je tedy dvojí: líhnutí z diapauzujícího stádia, které přečkají v bahně na dně a šíření se spolu se záplavovou vodou (Bruno et al., 2002; Frisch et al., 2005). Kritickým faktorem při pasivním pohybu s periodickými záplavami je sezonní načasování záplav a vzdálenost, kterou klanonožci tímto způsobem urazí (Jenkins and Boulton, 2003). V tůních v Belgii, které jsou propojeny tekoucí vodou, bylo zjištěno, že větší počet jedinců se v této tekoucí vodě vyskytuje v noci. Tekoucí voda mezi vodními plochami udržuje homogenitu populací a zabraňuje vymírání populací v jednotlivých nádržích (Michels et al., 2001). Rychlá kolonizace vodních ploch, které jsou navzájem propojeny, po záplavách je důkazem, že jejich propojenost koreluje s počtem druhů, kteří v nádrži žijí (Havel et al., 2000).

S rostoucí mírou izolovanosti tůní se snižuje šance na jejich kolonizaci (Juračka et al. 2016). V periodicky zaplavovaných vodních plochách, které leží izolovaně od ostatních, hraje při rekolonizaci největší roli množství diapauzujících jedinců a vajíček přečkávajících suché období v bahně vyschlého dna (Frisch et al., 2005). Ostatní způsoby přenosu, jakými jsou například živočichové či vítr, nemají v tomto případě takovou roli jako právě již přítomní jedinci (Cohen and Shurin, 2003).

Jenkins a Underwood (1998) zkoumali, jestli se živočichové z malých tůněk nepohybují pasivně i s deštěm, ve svých dešťových pastech (stejně jako v těch větrných) žádné korýše, tedy ani klanonožce, nenašli.

Pasivní disperze pomocí zvířecích vektorů může být v některých případech úspěšná až s následnou pomocí deště. Déšť hraje důležitou úlohu pro úspěšný přenos těch klanonožců, kteří jsou nejdříve zachyceni na kůži živočichů spolu s bahnem a následně, když se tyto živočichové otírají o kůru stromů, zůstanou zachyceni v bahně na stromě. Pro to, aby přežili, musí být bahno ze stromu spláchnuto deštěm (Vanschoenwinkel et al., 2008b).

#### 4.4 Pasivní přenos klanonožců lidskými vektory

Člověk hraje v přenosu zooplanktonu významnou roli jak v lokálním (Waterkeyn et al., 2010a), tak v globálním měřítku. Z globálního hlediska se jedná hlavně o invazi nepůvodních druhů. V současném globalizovaném světě dochází k velkému přesunu materiálu a transportu osob na globální úrovni. Proto k přenosu zooplanktonu mezi kontinenty dochází převážně skrze dovoz exotických ryb (Hudson and Bowen, 2002; Alfonso et al., 2014), nebo s dovezenými plodinami a to především s rýží z Asie (Ferrari, 2006).

Druh se z nového prostředí může vzápětí šířit rychle dál a to už opět jiným způsobem, než jakým se na novou lokalitu dostal. Jen pár let poté, co se původem východoasijský druh vznášivky *Boeckella triarticulata* objevil v severní Itálii (Ferrari, 2006), došlo k jeho dalšímu rozšíření do jižní Itálie. Jelikož se jedná o značnou vzdálenost mezi oběma místy výskytu a došlo i k vyloučení přenosu pomocí ryb nebo rekreačních lodí, jako jediný možný způsob přenosu se jeví přenos ptáky. Jelikož vodní přehrady v jižní části Itálie byly nově zaplaveny jen relativně krátkou dobu před kolonizací klanonožci, byla tato kolonizace snadná. Pravděpodobně proto se také nevyskytují v jiných vodních zdrojích blíže původnímu výskytu v severní Itálii (Alfonso and Belmonte, 2008).

V Evropě došlo v nedávné době i k jiným nálezům původně asijských druhů klanonožců. Alfonso et al. (2014) popsali poprvé druh *Neodiptomus schmackeri*, který našli v jezerech v Albánii. Nejbližší místo výskytu se od Albánie nachází přibližně 6 000 km. Tento druh byl s největší pravděpodobností do Evropy dovezen v 60. letech s rybami z Číny.

K přenosu pomocí ryb nemusí docházet pouze mezi dvěma kontinenty. Původem východoasijský druh *Neoergasilus japonicus* byl díky interakci exotických ryb s lokálními druhy přenesen do Severní Ameriky. V 60. letech 20. století byl tak poprvé pozorován v Maďarsku

a odtud se následně přes Československo, Francii a Británii dostal na Kubu a v 90. letech byl nalezen v severoamerickém jezeru Michigan (Hudson and Bowen, 2002). V podobné době byl ve střední Americe popsán jiný východoasijský druh buchanky *Mesocyclops thermocyclopoidea*, ovšem o jeho přenosu mezi kontinenty jsou dosavadní informace velice strohé (Gutierrez-Aguirre et al., 2018).

Člověk se ale na přenosu klanonožců může podílet i jiným způsobem, například při rekreačních činnostech jako je rybaření. Havel a Stelzl-Schwent (2000) zkoumali přenos živočichů v rybářských lodkách na řece Missouri. Rybáři nevypouštěli vždy vodu z balastních nádrží lodi a v této části lodi byly nalezeno několik druhů klanonožců. Toto je tedy způsob, jak se spolu s rybářskými lodkami mohou různé druhy klanonožců dostat do jiných jezer. Jelikož ale rybáři lodě na jiné jezero spouští až třeba za několik dnů a k tomuto druhu činnosti dochází většinou za horkých letních dnů, nemají drobní živočichové velkou šanci na přežití v lodi. Jedná se tedy o velmi malý podíl na pasivním transportu klanonožců. Rybáři mohou přispět k šíření klanonožců i pomocí malých ryb, které používají jako návnady. Tyto návnady mohou přenášet klanonožce ve svých střevech (Bartholomé et al., 2005).

Šíření zooplanktonu člověkem může být využíváno stejným principem jako například šíření divokým prasetem. Lidé mohou přenášet živočichy na botách, na pneumatikách aut nebo při pohybu v mokřích oblastech. Waterkeyn et al. (2010a) zkoumali vzorky bahna a našli v nich několik druhů různých živočichů, klanonožci ovšem nalezeni nebyli. Jelikož se jednalo pouze o studii v malém rozsahu, není vyloučeno, že se klanonožci nemohou přenášet také tímto způsobem. Je potřeba tento druh studie ještě opakovat, aby bylo možné lépe interpretovat její výsledky.

#### 4.5 Důsledky pasivního přenosu klanonožců

Pouhá imigrace do nové vodní nádrže neznamena, že jsou nově příchozí jedinci schopni založit populaci a rozmnožovat se. Klanonožci po osídlení nové vodní nádrže, či vodního toku musí překonat několik překážek, které mají vliv na úspěšnost přežití jejich populace. Jedním z problémů, kterým klanonožci po úspěšné migraci čelí, je takzvaný Alleeho efekt, kdy populace není schopná růst, pokud její velikost klesne pod určitou mez (Gray and Arnott, 2011). Jak bylo řečeno v předchozí kapitole, klanonožci jsou převážně sexuálně se rozmnožující gonochoristé a při nízkém počtu jedinců v habitatu pro ně může být obtížné



v malém množství jedinců nalézt partnera pro kopulaci (Knapp and Sarnelle, 2008). Například pro druh *Hesperodiptomus shoshone* v amerických jezerech byla experimentálně stanovena nejnižší hodnota 2,6 jedinců na jeden metr krychlový vody, při které dokáže populace ještě přežít (Kramer et al., 2008). Pro *Epischura lacustris* je tato hodnota 3,4 jedinců na jeden metr krychlový vody (Gray and Arnott, 2011).

Úspěch na přežití klanonožců obývajících nádrže, které vysychají, závisí na tom, jak úspěšně zvládnou přežít suché období a s jakou dynamikou žijí během období, kdy je v nádrži přítomna voda (Wyngaard et al., 1991). Velmi důležitou roli v pasivním šíření sladkovodních organismů hraje také charakter krajiny. V raných stádiích existence populací je jejich pasivní šíření limitováno hlavně členitostí krajiny a mírou propojenosti vodních nádrží (Juračka et al., 2016).

## 5 Závěr

Ačkoli jsou klanonožci hojně zastoupenou skupinou živočichů ve sladkovodních ekosystémech, v rámci výzkumů jsou ve srovnání s příbuznými perloočkami mnohdy opomíjeni. Jejich správné taxonomické zařazení je oproti nim mnohdy považováno za složitější, zejména v ohledu k vysokému počtu stádií, kterými během životního vývoje klanonožec projde. Pokud se nejedná o dospělého jedince, ale například o naupliovou larvu či kopepoditové stádium, výzkumy uvádějí pouze toto označení, popřípadě označení o jaký řád klanonožců se jedná. I když víme, jakým způsobem tvoří klanonožci diapauzující stadia, je toho málo známo o tom, jak jsou schopni přežívat pasivní disperzi hlavně ti jedinci, kteří tvoří diapauzy jinou formou než trvalými vajíčky.

Nepříznivým podmínkám jsou přizpůsobena zejména trvalá vajíčka vznášivek, nicméně přežít průchod trávicím traktem živočichů dokáží také například subitánní vajíčka vznášivek a buchanek, byť pravděpodobně s většími ztrátami. Tímto tématem se ovšem zabývalo velmi málo studií, ve kterých byl zkoumán jen velmi malý počet druhů klanonožců. Detailnější zkoumání odolnosti subitánních vajíček a odolnosti diapuzujících buchanek by mohlo přinést jednoznačnější odpovědi na otázku pasivní disperze klanonožců.

Na základě dosud publikovaných studií se zdá, že nejdůležitějším způsobem pasivního přenosu klanonožců na krátkou vzdálenost (v řádu stovek metrů až jednotek kilometrů) je vítr a suchozemští živočichové. V případě, že se jedná o izolovanou vodní plochu, tak nejdůležitějším vektorem pasivního transportu jsou záplavy a ptáci. Fakt, že klanonožci mohou být přenášeni na srsti zvířat a skrze jejich trávicí trakt, je znám na základě jen několika málo studií, které se tímto jevem zabývaly. K závěru, že klanonožci mohou být přenášeni zvířaty, se často dospělo pouze pozorováním zvířat, která se okolo vodních nádrží vyskytují, nebo po vyloučení jiných možností přenosu.

## 6 Seznam literatury

Pozn.: Citace označené \* značí sekundární citace.

- Alfonso, G., and Belmonte, G.** (2008). Expanding distribution of *Boeckella triarticulata* (Thomson, 1883) (Copepoda: Calanoida: Centropagidae) in Southern Italy. *Aquatic Invasions* **3**:247–251.
- Alfonso, G., Russo, R., and Belmonte, G.** (2014). First record of the Asian diaptomid *Neodiaptomus schmackeri* (Poppe & Richard, 1892) (Crustacea: Copepoda: Calanoida) in Europe. *Journal of Limnology* **73**:584–592.
- Audet, C., MacPhee, S., and Keller, W.** (2013). Colonization of constructed ponds by crustacean zooplankton: local and regional influences. *Journal of Limnology* **72**:524–530.
- Bartholmé, S., Samchyshyna, L., Santer, B., and Lampert, W.** (2005). Subitaneous eggs of freshwater copepods pass through fish guts: Survival, hatchability, and potential ecological implications. *Limnology and Oceanography* **50**:923–929.
- Birge, E. A., and Juday, C.** (1908). A summer resting stage in the development of *Cyclops bicuspidatus* Claus. *Wisconsin Academy of Science, Arts and Letters* **16**:1–9
- Bohonak, A. J., and Jenkins, D. G.** (2003). Ecological and evolutionary significance of dispersal by freshwater invertebrates. *Ecology Letters* **6**:783–796.
- \* **Boxshall, G. A., and Evstigneeva, T. D.** (1994). The evolution of species of copepods in Lake Baikal: a preliminary analysis. *Advances in Limnology* **44**:235–245
- Boxshall, G. A., and Defaye, D.** (2008). Global diversity of copepods (Crustacea: Copepoda) in freshwater. *Hydrobiologia* **595**:195–207.
- Boxshall, G. A., and Jaume, D.** (2000). Making waves: The repeated colonization of fresh water by copepod crustaceans. *Advances in Ecological Research* **31**:61–79.
- Boxshall, G. A., and Strong, E. E.** (2006). An extraordinary shift in life habit within a genus of cyclopoid copepods in Lake Tanganyika. *Zoological Journal of the Linnean Society* **146**:275–285.
- Brandl, Z.** (1998). Feeding strategies of planktonic cyclopoids in lacustrine ecosystems. *Journal of Marine Systems* **15**:87–95.
- Brandl, Z.** (2005). Freshwater Copepods and Rotifers: Predators and their Prey. *Hydrobiologia* **546**:475–489.
- Brendonck, L., and De Meester, L.** (2003). Egg banks in freshwater zooplankton: evolutionary and ecological archives in the sediment. *Hydrobiologia* **491**:65–84.

- Brendonck, L., Pinceel, T., and Ortells, R.** (2017). Dormancy and dispersal as mediators of zooplankton population and community dynamics along a hydrological disturbance gradient in inland temporary pools. *Hydrobiologia* **796**:201–222.
- Brewer, R. H.** (1964). The Phenology of *Diaptomus stagnalis* (Copepoda: Calanoida): The Development and the Hatching of the Egg Stage. *Physiological Zoology* **37**:1–20.
- Bruno, M. C., Loftus, W. F., Reid, J. W., and Perry, S. A.** (2002). Diapause in copepods (Crustacea) from ephemeral habitats with different hydroperiods in Everglades National Park (Florida, U.S.A.). *Copepoda: Developments in Ecology, Biology and Systematics* **156**:295–308.
- Cáceres, C. E., and Soluk, D. A.** (2002). Blowing in the wind: a field test of overland dispersal and colonization by aquatic invertebrates. *Oecologia* **131**:402–408.
- Cohen, G. M., and Shurin, J. B.** (2003). Scale-dependence and mechanisms of dispersal in freshwater zooplankton. *Oikos* **103**:603–617.
- Dahms, H. U.** (1995). Dormancy in the Copepoda - an overview. *Hydrobiologia* **306**:199–211.
- Darwin, C.** (1861). Chapter XI. - Geographical distribution. In *On the origin of species by means of natural selection, or the preservation of favoured races in the struggle for life*, pp. 302-333. New York: D. Appleton and Company.
- \* **Dussart, B.H., and Defaye, D.** (2001). *Introduction to the Copepoda. Guides to the identification of the microinvertebrates of the continental waters of the world*. Leiden: Backhuys publisher.
- Dole-Olivier, M.-J., Galassi, D. M. P., Marmonier, P., and Creuze Des Chatelliers, M.** (2000). The biology and ecology of lotic microcrustaceans. *Freshwater Biology* **44**:63–91.
- Elgmork, K.** (1955). A Resting Stage without Encystment in the Animal Cycle of the Freshwater Copepod *Cyclops Strenuus Strenuus*. *Ecology* **36**:739–743.
- Elgmork, K.** (1962). A Bottom Resting Stage in the Planktonic Freshwater Copepod *Cyclops scutifer* Sars. *Oikos* **13**:306–310.
- \* **Elgmork, K.** (1980). Evolutionary aspects of diapause in freshwater copepods. In *Evolution and ecology of zooplankton communities* (ed. Kerfoot, W. C.), pp. 411-418. University Press of New England, Hanover
- Elgmork, K.** (1981). Extraordinary Prolongation of the Life Cycle in a Freshwater Planktonic Copepod. *Holarctic Ecology* **4**:278–290.
- Elgmork, K., and Eie, J. A.** (1989). Two- and Three-Year Life Cycles in the Planktonic Copepod *Cyclops scutifer* in Two High Mountain Lakes. *Holarctic Ecology* **12**:60–69.
- Elgmork, K., Halvorsen, G., Eie, J. A., and Langeland, A.** (1990). Coexistence with similar life cycles in two species of freshwater copepods (Crustacea). *Hydrobiologia* **208**:187–199.

- Ferrari, I.** (2006). New records of the centropagid *Boeckella triarticulata* (Copepoda: Calanoida) in Northern Italy: evidence of a successful invasion? *Aquatic Invasions* **1**:219–222.
- Frenzel, P.** (1980). Die Populationsdynamik von *Canthocamptus staphylinus* (Jurine) (Copepoda, Harpacticoida) im Litoral des Bodensees. *Crustaceana* **39**:282–286.
- Frisch, D.** (2002). Dormancy, dispersal and the survival of cyclopoid copepods (Cyclopoida, Copepoda) in a lowland floodplain. *Freshwater Biology* **47**:1269–1281.
- Frisch, D., and Green, A. J.** (2007). Copepods come in first: rapid colonization of new temporary ponds. *Fundamental and Applied Limnology / Archiv für Hydrobiologie* **168**:289–297.
- Frisch, D., Libman, B. S., D’Surney, S. J., and Threlkeld, S. T.** (2005). Diversity of floodplain copepods (Crustacea) modified by flooding: species richness, diapause strategies and population genetics. *Archiv für Hydrobiologie* **162**:1–17.
- Frisch, D., Green, A. J., and Figuerola, J.** (2007). High dispersal capacity of a broad spectrum of aquatic invertebrates via waterbirds. *Aquatic Sciences* **69**:568–574.
- Frisch, D., Arechederra, A., and Green, A. J.** (2009). Recolonisation potential of zooplankton propagule banks in natural and agriculturally modified sections of a semiarid temporary stream (Doñana, Southwest Spain). *Hydrobiologia* **624**:115–123.
- Fryer, G.** (1957). The Food of Some Freshwater Cyclopoid Copepods and its Ecological Significance. *The Journal of Animal Ecology* **26**:263.
- Fryer, G.** (1993). Variation in acid tolerance of certain freshwater crustaceans in different natural waters. *Hydrobiologia* **250**:119–125.
- Fryer, G.** (1996). Diapause, a potent force in the evolution of freshwater crustaceans. *Hydrobiologia* **320**:1–14.
- Fryer, G., and Smyly, W. J. P.** (1954). X.-Some remarks on the resting stages of some freshwater cyclopoid and harpacticoid copepods. *Annals and Magazine of Natural History* **7**:65–72
- Galassi, D. M. P., Huys, R., and Reid, J. W.** (2009). Diversity, ecology and evolution of groundwater copepods. *Freshwater Biology* **54**:691–708
- Gilbert, J. J.** (1983). Sexual Dimorphism in Zooplankton (Copepoda, Cladocera, and Rotifera). *Annual Review of Ecology and Systematics* **1**:1–33.
- Gliwicz, Z. M., and Rowan, M. G.** (1984). Survival of *Cyclops abyssorum taticus* (Copepoda, Crustacea) in alpine lakes stocked with planktivorous fish. *Limnology and Oceanography* **29**:1290–1299.

- Gomes, R. P., and Maria, V. S.** (2008). The role of resting eggs in the recovery of zooplankton community in a marginal lake of the Paranapanema River (São Paulo, Brazil), after a long drought period. *Acta Limnologica Brasiliensis* **20**:73–88.
- Gray, D. K., and Arnott, S. E.** (2011). The interplay between environmental conditions and Allee effects during the recovery of stressed Zooplankton communities. *Ecological Applications* **21**:2652–2663.
- Green, A. J., and Figuerola, J.** (2005). Recent advances in the study of long-distance dispersal of aquatic invertebrates via birds: Dispersal of invertebrates via waterbirds. *Diversity and Distributions* **11**:149–156.
- Gutierrez-Aguirre, M. A., Reid, J. W., and Suarez-Morales, E.** (2018). An afro-asian species of *Mesocyclops* (Copepoda:Cyclopoida) in central America and Mexico. *Journal of Crustacean Biology* **23**:352–363.
- Gyllström, M., and 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., and Cáceres, C. E.** (1996). Distribution of crustacean diapause: micro- and macroevolutionary pattern and process. *Hydrobiologia* **320**:27–44.
- Hairston, N. G., and De Stasio B. T.** (1988). Rate of evolution slowed by a dormant propagule pool. *Nature* **336**:239-242
- Hairston, N. G. J., and Munns, W. R. J.** (1984). The Timing of Copepod Diapause as an Evolutionarily Stable Strategy. *The American Naturalist* **123**:733–751.
- Hairston, N. G., and Olds, E. J.** (1984). Population Differences in the Timing of Diapause: Adaptation in a Spatially Heterogeneous Environment. *Oecologia* **61**:42–48.
- Hairston, N. G., and Walton, W. E.** (1986). Rapid evolution of a life history trait. *Proceedings of the National Academy of Sciences* **83**:4831–4833.
- Hairston, N. G., Dillon, T. A., and De Stasio, B. T.** (1990). A Field Test for the Cues of Disapause in a Freshwater Copepod. *Ecology* **71**:2218–2223.
- Hairston, N. G., Van Brunt, R. A., Kearns, C. M., and Engstrom, D. R.** (1995). Age and Survivorship of Diapausing Eggs in a Sediment Egg Bank. *Ecology* **76**:1706–1711.
- Havel, J. E., and Shurin, J. B.** (2004). Mechanisms, effects, and scales of dispersal in freshwater zooplankton. *Limnology and Oceanography* **49**:1229–1238.
- Havel, J. E., and Stelzleni-Schwent, J.** (2000). Zooplankton community structure: the role of dispersal. *Verhandlungen des Internationalen Verein Limnologie* **27**:3264–3268.
- Havel, J. E., Eisenbacher, E. M., and Black, A. A.** (2000). Diversity of crustacean zooplankton in riparian wetlands: colonization and egg banks. *Aquatic Ecology* **34**:63–76.

- Hudson, P. L., and Bowen, C. A.** (2002). First Record of *Neoergasilus japonicus* (Poecilostomatoida: Ergasilidae), a Parasitic Copepod New to the Laurentian Great Lakes. *The Journal of Parasitology* **88**:657-663
- Incagnone, G., Marrone, F., Barone, R., Robba, L., and Naselli-Flores, L.** (2015). How do freshwater organisms cross the “dry ocean”? A review on passive dispersal and colonization processes with a special focus on temporary ponds. *Hydrobiologia* **750**:103–123.
- Jenkins, K. M., and Boulton, A. J.** (2003). Connectivity in a Dryland River: Short-Term Aquatic Microinvertebrate Recruitment Following Floodplain Inundation. *Ecology* **84**:2708–2723.
- Jenkins, D. G., and Buikema, A. L.** (1998). Do similar communities develop in similar sites? A test with zooplankton structure and function. *Ecological Monographs* **68**:421–443.
- Jenkins, D. G., and Underwood, M. O.** (1998). Zooplankton may not disperse readily in wind, rain, or waterfowl. In *Rotifera VIII: A Comparative Approach*, pp. 15–21. Dordrecht: Springer Netherlands.
- Juračka, P. J., Declerck, S. A. J., Vondrák, D., Beran, L., Černý, M., and Petrušek, A.** (2016). A naturally heterogeneous landscape can effectively slow down the dispersal of aquatic microcrustaceans. *Oecologia* **180**:785–796.
- Katajisto, T.** (1996). Copepod eggs survive a decade in the sediments of the Baltic Sea. *Hydrobiologia* **320**:153–159.
- Khodami, S., McArthur, J. V., Blanco-Bercial, L., and Arbizu, P. M.** (2017). Molecular Phylogeny and Revision of Copepod Orders (Crustacea: Copepoda) **7**:1–10.
- Knapp, R. A., and Sarnelle, O.** (2008). Recovery after Local Extinction: Factors Affecting Re-Establishment of Alpine Lake Zooplankton. *Ecological Applications* **18**:1850–1859.
- Kramer, A. M., Sarnelle, O., and Knapp, R. A.** (2008). Allee Effect Limits Colonization Success of Sexually Reproducing Zooplankton. *Ecology* **89**:2760–2769.
- Lee, C. E.** (1999). Rapid and repeated invasions of fresh water by the copepod *Eurytemora affinis*. *Evolution* **53**:1423–1434.
- Lehman, P. S., and Reid, J. W.** (1993). *Phyllognathopus viguieri* (Crustacea: Harpacticoida), a Predaceous Copepod of Phytoparasitic, Entomopathogenic, and Free-Living Nematodes. *Annual Proceedings Soil and Crop Science Society of Florida* **52**:78-82
- Lopes, P. M., Bozelli, R., Bini, L. M., Santangelo, J. M., and Declerck, S. A. J.** (2016). Contributions of airborne dispersal and dormant propagule recruitment to the assembly of rotifer and crustacean zooplankton communities in temporary ponds. *Freshwater Biology* **61**:658–669.
- Louette, G., and De Meester, L.** (2005). High dispersal capacity of cladoceran zooplankton in newly founded communities. *Ecology* **86**:353–359.

- Marten, G. G., and Reid, J. W.** (2007). Cyclopoid copepods. *Journal of the American Mosquito Control Association* **23**:65–92.
- Michels, E., Cottenie, K., Neys, L., and Meester, L. D.** (2001). Zooplankton on the move: first results on the quantification of dispersal of zooplankton in a set of interconnected ponds. *Hydrobiologia* **442**:117–126.
- Næss, T., and Nilssen, J. P.** (1991). Diapausing Fertilized Adults. A New Pattern of Copepod Life Cycle. *Oecologia* **86**:368–371.
- Nelson, T. C.** (1925). On the occurrence and food habits of ctenophores in New Jersey inland coastal waters. *The Biological Bulletin* **48**:92–111.
- Nilssen, J. P.** (1980). 39. When and How to Reproduce: A Dilemma for Limnetic Cyclopoid Copepods. In *Evolution and ecology of zooplankton communities*, pp. 418–426. Hannover: The University Press of New England.
- Pasternak, A. F., and Arashkevich, E. G.** (1999). Resting stages in the life cycle of *Eudiaptomus graciloides* (Lill.) (Copepoda: Calanoida) in Lake Glubokoe. *Journal of Plankton Research* **21**:309–325.
- Reid, J. W., and Reed, E. B.** (1994). First Records of Two Neotropical Species of *Mesocyclops* (Copepoda) from Yukon Territory: Cases of Passive Dispersal? *ARCTIC* **47**:80–87.
- \* **Rylov, V. M.** (1963). Freshwater cyclopoida. In *Fauna of the USSR*, Vol. 3 (ed. Pavlovskii, E. N., Shtakel'berg, A. A.), pp. 314
- Saint-Jean, L., and Pagano, M.** (1995). Egg mortality through predation in egg-carrying zooplankters. Studies on *Heterobranchus longifilis* larvae fed on copepods, cladocerans and rotifers. *Journal of Plankton Research* **17**:1501–1512.
- Santer, B.** (1998). Life cycle strategies of free-living copepods in fresh waters. *Journal of Marine Systems* **15**:327–336.
- Santer, B., Blohm-Sievers, E., Cáceres, C. E., and Hairston, N. G. J.** (2000). Life-history variation in the coexisting freshwater copepods *Eudiaptomus gracilis* and *Eudiaptomus graciloides*. *Fundamental and Applied Limnology* **149**:441–458.
- Sarvala, J.** (1979). A parthenogenetic life cycle in a population of *Canthocamptus Staphylinus* (Copepoda, Harpacticoida). *Hydrobiologia* **62**:113–129.
- Schlichting, H. E., and Sides, S. L.** (1969). The Passive Transport of Aquatic Microorganisms by Selected Hemiptera. *The Journal of Ecology* **57**:759–764.
- Vanschoenwinkel, B., Gielen, S., Seaman, M., and Brendonck, L.** (2008a). Any Way the Wind Blows: Frequent Wind Dispersal Drives Species Sorting in Ephemeral Aquatic Communities. *Oikos* **117**:125–134.



- Vanschoenwinkel, B., Waterkeyn, A., Vandecaetsbeek, T., Pineau, O., Grillas, P., and Brendonck, L.** (2008b). Dispersal of freshwater invertebrates by large terrestrial mammals: a case study with wild boar (*Sus scrofa*) in Mediterranean wetlands. *Freshwater Biology* **53**:2264–2273.
- Vanschoenwinkel, B., Gielen, S., Vandewaerde, H., Seaman, M., and Brendonck, L.** (2008c). Relative importance of different dispersal vectors for small aquatic invertebrates in a rock pool metacommunity. *Ecography* **31**:567–577.
- Vanschoenwinkel, B., Gielen, S., Seaman, M., and Brendonck, L.** (2009). Wind mediated dispersal of freshwater invertebrates in a rock pool metacommunity: differences in dispersal capacities and modes. *Hydrobiologia* **635**:363–372.
- Vanschoenwinkel, B., Waterkeyn, A., Nihwatiwa, T., Pinceel, T., Spooren, E., Geerts, A., Clegg, B., and Brendonck, L.** (2011). Passive external transport of freshwater invertebrates by elephant and other mud-wallowing mammals in an African savannah habitat: Invertebrate dispersal by mud-wallowing mammals. *Freshwater Biology* **56**:1606–1619.
- Waterkeyn, A., Vanschoenwinkel, B., Elsen, S., Anton-Pardo, M., Grillas, P., and Brendonck, L.** (2010a). Unintentional dispersal of aquatic invertebrates via footwear and motor vehicles in a Mediterranean wetland area. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems* **20**:580–587.
- Waterkeyn, A., Pineau, O., Grillas, P., and Brendonck, L.** (2010b). Invertebrate dispersal by aquatic mammals: a case study with nutria *Myocastor coypus* (Rodentia, Mammalia) in Southern France. *Hydrobiologia* **654**:267–271.
- Wolf, E.** (1905). Die Fortpflanzungs-Verhältnisse unsere einheimischen Copepoden. *Zoologische Jahrbüchen* **22**:101-280
- Wyngaard, G. A., Taylor, B. E., and Mahoney, D. L.** (1991). Emergence and dynamics of cyclopoid copepods in an unpredictable environment. *Freshwater Biology* **25**:219–232.