

**Univerzita Karlova v Praze,
Přírodovědecká fakulta
Katedra ekologie**

BAKALÁŘSKÁ PRÁCE

Veronika Kraslová

**Faktory ovlivňující diverzitu organismů v dočasných vodách
(rešerše)
Factors affecting the biodiversity in temporary waterbodies
(review)**

školitel: RNDr. Martin Černý, Ph.D.

2007

Obsah

Abstrakt.....	3
Úvod.....	4
Rozdělení habitatů.....	5
Abiotické faktory.....	6
Velikost.....	7
Délka hydroperiody.....	7
Fyzikálně-chemické faktory.....	7
Biotické faktory.....	8
Taxony fauny dočasných vod.....	10
Disperze.....	11
Pasivní disperze.....	12
Transportní mechanismy.....	12
Větrem.....	12
Vodním tokem.....	13
Vodním ptactvem.....	13
Aktivní disperze.....	14
Důsledky disperze.....	14
Důsledky disperze na rozšíření taxonů.....	15
Vliv na genetickou variabilitu a tok genů.....	16
Diapauza.....	17
Rozdělení diapauzy.....	18
Produkce – množství dormantních propagulí.....	19
Líhnutí.....	19
Důsledky diapauzy.....	20
Závěr.....	22
Seznam literatury.....	23

Abstract: In this review, I attempt to summarize the existing findings about temporary water systems. In the first part, I cover the types of habitats, which conform to the criteria of temporary waters – that is they undergo repeating phases of longterm or shortterm drought. In the next part, composed of abiotic factors, I mention the meaning of the size of the habitats, their lengths of hydroperiod and physical and chemical circumstances. The following section, biotic factors, covers the relationship between predators and preys which determines the realized community structures and inhabited families of these biotypes. In the final chapters, I discuss the adaptive mechanisms of organisms, dispersion and diapause, that influence the spread of taxons, genetic variability and gene flow.

Abstrakt: V této bakalářské práci shrnuji současné poznatky týkající se dočasných vodních biotopů. V první části se zabývám typy habitatů, které splňují kritérium dočasných vod, tj. mají opakující se fáze sucha. Další část tvoří abiotické faktory, kde zmiňuji význam velikosti habitatu, délky hydroperiody a fyzikálně chemických podmínek. Následuje kapitola o biotických faktorech, jejíž hlavním tématem je predace, která určuje reálnou strukturu společenstva, a osidlující skupiny těchto biotopů. V posledních kapitolách sleduji adaptivní mechanismy organismů, disperzi a diapauzu, naznačuji jejich vlivy na rozšíření taxonů, genetickou variabilitu a tok genů.

Úvod

Dočasné vodní habitaty neboli krátkověká vodní tělesa s opakujícími se fázemi sucha různě dlouhého trvání se vyskytují po celém světě (Blaustein & Schwartz 2001; Williams 2006). Často bývají relativně malé, početné a mají dobře definovatelné hranice, jednoduchou fyzickou strukturu (Blaustein et al. 1996) a jednoduché potravní sítě. K dalším výhodám patří snadná manipulace a nahraditelnost umělými nádržemi (Wilbur 1997). U umělých nádrží lze dobře určit výchozí počet jedinců a upravit počáteční podmínky, proto jsou výhodnější pro tvorbu experimentálních pokusů, kde je potřeba mít z hlediska možnosti opakování vícero uniformních nádrží. Takovéto biotopy jsou potom vhodné pro studium ekologických souvislostí, biotických a abiotických interakcí. Například studium disperze kvůli výzkumu šíření nemocí, neboť dočasně vysychající habitaty jsou častým zdrojem vektorů, např. komárů, přenašečů malárie, žluté zimnice nebo encefalitidy.

Při dnešní rychlosti degradace vodních habitatů, ať už činností člověka nebo vlivem změny podnebí, jsou tyto biotopy předmětem zvýšeného zájmu ekologů. Právě pro lepší ochranu dočasných vod a jejich druhů je nezbytné poznat biodiverzitu a ekologii daných druhů, které se mají chránit.

Rozdělení habitatů

Dočasná vodní tělesa můžeme považovat za extrémně vysychající vodní biotopy nebo biotopy dočasně zaplavované vodou. Poskytují mnoha druhům živočichů prostředí pro jejich životní cyklus, ať už celý nebo jen vodní fázi tohoto cyklu (Blaustein & Schwartz 2001).

První kritérium, dle kterého můžeme dočasné vody rozdělit, je jejich velikost, resp. délka jejich trvání. Mezi územně nejrozsáhlejší biotopy s nejdélší hydroperiodou patří mokřady nebo záplavové nivy. Dalšími, středně velkými habitaty mohou být různé tůně, například tzv. lesní („forest pools“) (Blaustein et al. 1999) nebo jarní tůně („vernal pools“) (Zedler 2003). A konečně mezi nejmenší z nich patří skalní tůňky („rockpools“) (Brendonck & Riddoch 1999), dešťové louže (McLachlan & Ladle 2001), nádržky v kamenech („litotelmy“), prohloubeniny v pařezech („dendrotelmy“) (Blaustein & Schwartz 2001), nádržky v úžlabí listů („fytotelmy“) (Srivastava 2006).

Jejich velikost, hloubka a životnost kolísá spolu s faktory jako je frekvence a intenzita dešťových srážek (Blaustein & Schwartz 2001), teplota nebo morfometrické vlastnosti samotné nádrže. Biota takovýchto nádrží je tímto kolísáním přizpůsobená, dokáže se vyrovnat i s takovou vlastností habitatu, jako je jeho periodické vysychání. A to díky dvěma strategiím, únikem v čase (dormancí) a únikem v prostoru (disperzí) (Lahr et al. 1999). Pochopení faktorů ovlivňujících strukturu společenstva zůstávají hlavním cílem ekologických studií.

Abiotické faktory

Abiotické faktory mají klíčový vliv na složení společenstva dočasných vod (Bonner et al. 1997; Therriault & Kolasa 2001). K často studovaným faktorům patří velikost habitatu (plocha, hloubka, objem) (Ward & Blaustein 1994), délka hydroperiody (Blaustein & Schwartz 2001), a fyzikálně-chemické parametry (teplota, pH, koncentrace rozpuštěných látek, vodivost, průhlednost).

Velikost

Dle ostrovní teorie McArthur & Wilsona (1967) početnost druhů koreluje s velikostí biotopu, větší habitaty jsou více ovlivňovány imigranty a skýtají vyšší diverzitu nik. Tuto teorii potvrzují i Ward & Blaustein (1994), Peltzer & Lajmanovich (2004), z jejichž prací vyplývá rostoucí počet druhů spolu s velikostí plochy nádrže. Příčinou toho může být nižší extinkční rychlost díky větší populaci, méně kolísající fyzikálně-chemické podmínky (teplota, saturace kyslíku) nebo větší diverzita mikrohabitátů (Connor & McCoy 1979; Peltzer & Lajmanovich 2004). V závislosti na rostoucím počtu druhů se zvyšuje i podíl predátorů (Spencer et al. 1999). Ale v případě velmi malých habitátů, jako jsou například fytotelmy, a krátce trvajících habitátů (louže), mohou predátoři někdy zcela chybět. Stejně tak hloubka vody ovlivňuje heterogenitu habitatu, s rostoucí hloubkou se zvyšuje pestrost druhů (Peltzer & Lajmanovich 2004). Velikost habitatu také může ovlivnit délku vývoje jedince. Ve velkých nádržích se většinu dne schovávají před predátory, v malých nádržích bez predátorů stráví jedinci více času hledáním z zpracováním potravy a mohou tedy rychleji dospět (Peltzer & Lajmanovich 2004).

Délka hydroperiody

Dle délky hydroperiody Williams (2006) charakterizuje dočasné vody jako sezónní, roční (anuální) nebo cyklické (délka zaplavení delší než jeden rok).

Doba trvání je omezena několika faktory: intenzitou srážek (déšť, sníh, záplavové události), výparem, plochou nádrže, propustností substrátu, teplotou a povětrnostními podmínkami (Blaustein & Schwartz 2001, Marcus & Weeks 1997).

Samotná hydroperioda pak určuje druhovou bohatost organismů a složení společenství (Spencer et al. 1999), velikost predátora, jeho diverzitu a abundanci (Schneider & Frost 1996; Skelly 1996) a reprodukční úspěšnost velkých predátorů, například obojživelníků (Pechman et al. 1989). Delší hydroperioda nádrže znamená větší šanci organismů přizpůsobit se vzniklým podmínkám (Serrano & Fahd 2005), proto může takováto nádrž hostit více druhů (Spencer et al. 1999). Pro druhy, u nichž jsou

dospělí jedinci schopni disperze, znamená delší hydroperioda větší šanci kolonizovat daný habitat (Spencer et al. 1999).

Fyzikálně-chemické vlastnosti

Mezi nejvíce sledované fyzikálně-chemické vlastnosti dočasných vod patří světlo (Kleiven et al. 1992), teplota (Blaustein et al. 1999), turbidita (Lahr et al. 1999), vodivost a koncentrace rozpuštěných látek (Bonner et al. 1997; Lahr et al. 1999).

Světlo je jedna z nejdůležitějších podmínek pro existenci živočišných i rostlinných druhů ve vodních biotopech. Při vysokém světelném režimu, zvláště v létě v nádržích na otevřených prostranstvích dochází k přemnožení autotrofních organismů a přesycení vody kyslíkem. Při změně světelného režimu následně může uhynout velké množství organismů a koncentrace rozpuštěného kyslíku se stoupající teplotou rapidně klesá. Naopak zastíněné nádrže přijímají méně světla, maximální hodnoty teploty nejsou tak vysoké (Blaustein et al. 1999). U tůní, které nebyly vystaveny přímému slunečnímu svitu, (Blaustein et al. 1999) zjistili větší počet druhů, kvůli menšímu kolísání teplot a následné delší hydroperiodě, zde ale uvádí i možnost vlivu allochtonního materiálu. Změna světelného režimu v nádržích na začátku sezóny vyvolává líhnutí jedinců z klidových stádií (Alekseev & Starobogatov 1996), na konci sezóny navozuje tvorbu diapauzních vajíček (Kleiven et al. 1992).

Teplota je patrně velmi důležitý faktor, který ovlivňuje prostorové a sezónní rozšíření druhů (Diptera, Blaustein et al. 1999). V semiaridních oblastech velmi vysoká teplota v létě může způsobit snížení rozmnožování, ale naopak v zimních měsících má efekt opačný (Blaustein et al. 1999). Druhy, které jsou vůči vysokým teplotám tolerantní (*Culex pipiens*) mohou získat v nádržích s vysokou teplotou vody i určité výhody, neboť jeho kompetitoři ani predátoři se v takových nádržích vyskytují v mnohem menších hustotách (Blaustein et al. 1999). Teplota také pozitivně ovlivňuje zkrácení doby líhnutí, rychlost dospívání jedinců (Blaustein et al. 1999) či tvorbu klidových stádií (Kleiven et al. 1992).

Vysoká turbidita zabraňuje pronikání světla do vody a způsobuje její teplotní rozvrstvení, takže ve výsledku bývá teplota u dna o dost nižší než u hladiny (Lahr et al. 1999). Nízký přísun světla může způsobit úhyn řas a to nepřímo ovlivňuje abundanci herbivorních druhů zooplanktonu.

Hodnoty pH se mění jen mírně, k jejich rozkolísání může dojít po deštích, ať už vlivem dešťové vody relativně neutrálního pH nebo výluhem chemických látek z podloží. Také vysoké koncentrace fytoplanktonu mohou způsobit rozdílné hodnoty pH během dne (Lahr et al. 1999).

Koncentrace rozpuštěného kyslíku je spojená s výskytem bioty v nádrži. Koncentrace bývá vysoká na začátku sezóny, díky aktivitě autotrofních organismů (Lahr et al. 1999). Spolu s vysycháním

nádrže, zvýšenou teplotou a vyšší koncentrací rozpuštěných látek (Bonner et al. 1997) klesá saturace kyslíku (Bonner et al. 1997) až k nulovým hodnotám (Lahr et al. 1999), kolísat může i během dne díky aktivitě fytoplanktonu (Lahr et al. 1999).

Vodivost a koncentrace rozpuštěných látek je roste s poklesem hloubky, resp. s evaporací, naopak při srážkách se naředěním vody snižuje (Lahr et al. 1999).

Biotické faktory

Abiotické faktory vymezují potenciální výskyt druhů na dané lokalitě, kdežto biotické faktory a interakce mezi nimi (kompetice, predace) určují reálné složení společenství.

Jasný vliv predace na strukturu společenství v dočasných systémech může být výsledkem dvou faktorů: Prvním faktorem může být snížená nebo žádná kompetice o zdroje, neboť organismy většinou nejsou schopni v relativně krátkém období hydroperiody, jako je u dočasných vod, vyčerpát své zdroje potravy. Druhou příčinou může být nedostatek obranných mechanismů kořisti proti predátorovi. Predátoři se dostávají do vodních nádrží většinou disperzí a ta může kolísat jak v čase tak i mezi habitaty, což ve výsledku znemožňuje kořisti vyvolat selekci pro daný obranný mechanismus (Wilcox 2001). Predace může být i prevencí proti kompetici, a to v případě, pokud predátor sníží početnost kompetitivně nadřazeného druhu. Tím dovolí koexistovat i jedincům druhu, jež by při běžném kompetičním tlaku nepřežil (Morin 1983).

Predátoři se vyskytují v širokém rozpětí různých taxonů, od bezobratlých – Turbellaria (De Roeck et al. 2005), Notostraca (Boix et al. 1996, Wilcox 2001), larvy vážek (Odonata) (Eterovick & Sazima 2000), dospělci i larvy čeledi Dytiscidae (Wilcox 2001), Notonectidae (Arnér et al. 1998, Wilcox 2001), Chaoboridae (Diptera, Lüning 1992) až po obratlovce – larvy mloků (Blaustein et al. 1996, Bleustein 1997, Wilcox 2001) a žab (Wilcox 2001) a mohou se vyskytovat i ryby (Baber & Babbitt 2003).

Modely struktury společenství ve stojatých vodách naznačují, že druhové složení je určeno trade-off mezi trváním hydroperiody a rizikem predace (Schneider & Frost 1996). Tyto dva antagonistické gradienty vytváří rozdílné selekční síly pro různé druhy v nádržích složených z různých poměrů těchto gradientů (Welborn et al. 1996). Větší nádrže a méně izolované od semipermanentních či permanentních habitatů vykazují vyšší predáčnický tlak, zejména v pozdních fázích období hydroperiody (kvůli pomalejšímu vývoji predátorů a vyšší pravděpodobnosti osídlení predátorů – imigrantů). Rychlý vývoj však jedincům kořisti dovoluje vyhnout se svým predátorům. (Anholt & Werner 1995; Eklöv & Halvarsson 2000) uvádějí pozitivní vztah mezi úrovní tělesné aktivity a rychlostí přijímání

potravy (foraging rate), tudíž rychlejším tělesným vývojem. V případě habitatů, kde poměr druhů predátor : kořist nesouvisí s permanentí vody (Spencer et al. 1999) a predátor je přítomen už brzy po zaplavení, zvýšená aktivita kořisti naopak může výsledně ještě riziko predace znásobit. Ne vždy je totiž vztah mezi délkou hydroperiody a poměrem predátora a kořisti pozitivně korelovan. Nádrže s krátkou hydroperiodou nemusí vykazovat nízký predační tlak (Boix et al. 2006), což může být způsobeno vyšší disperzní schopností některých taxonů predátorů (*Notonecta*; Blaustein et al. 1995) nebo klidovými stádii predátorských druhů schopné přežít fázi sucha (*Mestosoma*; De Roeck et al. 2005). Aby si jedinci udrželi vysokou úroveň své tělesné aktivity a popřípadně zachovali stejnou rychlost svého vývoje, ale naopak zmírnili riziko predace (Relyea & Werner 2000), mohou vytvářet morfologické změny na povrchu svého těla jako reakce na chemické látky (kairomony) uvolňované predátorem (Lüning 1992). Tento jev je známý například u jedinců rodu *Daphnia* (Lüning 1992). V přítomnosti larev rodu *Chaoborus* si vytváří řadu trnečků na dorzální straně karapaxu a prodlužují spinu (Black & Dodson 1990; Lüning 1992). V tomto případě jsou ale morfologické změny energeticky dost náročné a mohou způsobit zpoždění dospívání (Black & Dodson 1990). Lüning (1992) sledovala ve svém výzkumu ještě také reakci dafnií na predátora rodu *Notonecta*. Tento predátor preferuje větší kořist (Scott & Murdoch 1983), proto dafnie v jeho přítomnosti byly menší a dříve dospívaly. Dalším takovým případem může být jakási „trnová koruna“ („Crown of thorns“) u *Daphnia atkinsoni*. Tento ozubený lalokovitý výběžek vytvářený na hlavě je reakcí na přítomnost listonoha (Petrusek et al., in prep.)

Morfologické odpovědi kořisti na přítomnost predátora jsou rozličné, v dalším případě to mohou být behaviorální změny, například redukce kladení (Blaustein et al. 2004), rapidní nebo zpožděné líhnutí (Spencer & Blaustein 2001), redukce tělesné aktivity (Wisenden et al. 1997) nebo změny životních strategií a to například produkce klidových stádií (Slusarczyk 1995). Ne vždy ale všechny druhy ze stejného habitatu směřují ke stejnému morfologickému nebo behaviorálnímu fenotypu. To kvůli tomu, že každý druh obývá jiný mikrohabitat ve vodním sloupci nebo kvůli biomechanickým omezením (*Atyles - ropuška, Hyla, Rana*; Richardson 2002b, podle Richter-Boix et al. 2007). Někteří vykazují i plasticitu v chování – vytvářením soudržného hejna (larvy rodu *Bufo*; Watt et al. 1997), nebo vylučováním zastrašujících chemických látek. Tyto individuální odpovědi se mohou promítnout do struktury populace i společenstva (Spencer et al. 2002)

Biotickým faktorem pro predátory je zdroj kořisti. U taxonů jako jsou brouci, mají karnivoři širší škálu potravy než herbivoři, následkem toho jejich výskyt může být méně ovlivněn přítomností vhodných zdrojů potravy (Becker 1975).

Taxony fauny dočasných vod

Fauna dočasných vodních habitatů i přes značně kolísající přírodní podmínky je velmi rozmanitá, vyskytují se zde zástupci mnoha skupin živočichů. Narozdíl od organismů permanentních vod, hostí druhy schopné přežít dočasné vysychání.

Během období sucha, mnoho druhů přežívá ve stadiu dormantních vajíček v sedimentu Copepoda (De Stasio 1989; Frisch 2002), Ostracoda (Rossi et al. 2004), Branchiopoda, tzn. Anostraca (Brendonck et al. 2000), Notostraca (Schönbrunner & Eder 2006), Conchostraca (Brendonck 1996), Cladocera (Vanoverbeke & De Meester 1997), Rotifera (Gilbert 1974; Sarma et al. 2005), Bryozoa (Freeland et al. 2000a). Ti co nemají možnost využít dormanci jako strategii k přežití fáze sucha, mohou z vysychajícího biotopu emigrovat do okolního prostředí na jiný stálý zdroj vody, nebo přežít nepříznivé období ve vlhku v okolní vegetaci (Dytiscidae, Davy-Bowker 2002).

Nejdříve po zaplavení se objevují druhy s klidovými stádii – Anostraca, Conchostraca (Mahoney et al. 1990), Calanoida (Hairston & Cáceres 1996), Cladocera (Mahoney et al. 1990; Cáceres & Soluk 2002), zatímco v pozdních fázích hydroperiody dominuje hmyz, který k osídlení habitatu využívá disperzi a korýši (Crustacea) jim slouží jako potrava (Notenectidae, Dytiscidae, Diptera) (Lahr et al. 1999). Pokud je zaplavením habitat spojen s jiným vodním biotopem, prvotní fauna pochází právě z tohoto zdrojového biotopu. Až posléze se ustanovuje druhově specifické společenstvo závislé na vlastnostech samotného habitatu (Leoni et al. 1999).

Disperze

Mnoho druhů organismů žije v časově a prostorově se měnícím prostředí, kde je disperze klíčový proces ovlivňující dynamiku a evoluci populace i druhu (McPeck & Holt 1992). Termín disperze je široký pojem, definice se mění mezi oblastmi výzkumu (Dingle 1996, podle Bilton et al. 2001). Může znamenat rozšíření organismů či propagulí z jejich místa původu, nebo jeho opuštění; jednosměrný přesun (pohyb) organismů z jednoho místa do jiného (Lincoln et al. 1998). Disperze je také přirovnávána k přesunu jedinců a propagulí mezi prostorově nebo časově oddělenými lokalitami či populacemi (z hlediska přesunu „po souši“ znamená migraci, kolonizaci a genový tok) (Bilton et al. 2001). Mnoho autorů se zmiňuje o dormanci jako o disperzi v čase (Hairston & Cáceres 1996; Philippi et al. 2001; Bilton et al. 2001). V regionálním měřítku rozsah disperze omezuje osídlení nových habitatů (Cáceres & Soluk 2002). Disperze mezi populacemi je také rozhodující faktor metapopulační struktury (Freeland et al. 2000a).

Pokud se chtějí organismy šířit, musí být disperzi z nějakého hlediska přizpůsobeni. Měly by vykazovat somatickou plasticitu (tvar těla, schopnost odpovědět na vnější změny podmínek) a měli by mít i schopnost zvítězit v mezidruhové kompetici (Lewontin 1965, podle Williams 2006). Mnoho druhů, jež má slabší schopnost kompetice, má naopak vyšší schopnost disperze. Ti kolonizují místa jako první, rychle vytvoří novou populaci a emigrují těsně po tom, když přijdou jiní (lepší kompetitoři, ale horší kolonizátoři) nebo než habitat vyschne. Tyto druhy, které věnují mnoho své energie do disperze, jsou často nazýváni uprchlíci či pionýři („fugitive or pioneers“, Williams 2006).

Z individuálního hlediska plynou z disperze výhody i nevýhody. Výhody zahrnují možnost obsadit nové, řídké osídlené lokality s malým množstvím kompetitorů, potenciální únik před nepříznivými podmínkami jako jsou omezené zdroje, predátoři, patogenní organismy a paraziti či vyhnutí se inbreedingu. Za nevýhody speciálně pro zooplankton lze považovat nemožnost zaměřit nové vhodné stanoviště, zvýšené riziko predace během disperze, neúspěch při hledání partnera na nové lokalitě a outbreeding depression (De Meester 1993), neboli snížení fitness v důsledku křížení mezi lokálně adaptovanými populacemi (Bilton et al. 2001). Úspěšnost disperze a následné uchycení na nové lokalitě se mění v závislosti na taxonomické příslušnosti v důsledku velkých rozdílů ve velikosti těla, ve velikosti dormantních vajíček, délkou vývinu či sexuální versus asexuální reprodukci (Cohen & Shurin 2003). U ekologicky blízkých taxonů mezidruhové kolísání v úspěšnosti disperze pomáhá vyústit v mezidruhovou koexistenci (Hastings 1980). Diapauza (disperze v čase) také naznačuje malou schopnost tolerovat lokální nepříznivé podmínky, například přítomnost predátora (ryby) (Slusarczyk & Rygielska 2004).

Vodní bezobratlí disperzí, ať už aktivní či pasivní, ovlivňují procesy (re)kolonizace, genového toku a evolučního vývoje (Bilton et al. 2001).

Disperzi lze rozdělit na pasivní a aktivní, dle toho, odkud pochází síla, jež disperzi podporuje.

Pasivní disperze

Přemístění nebo rozšíření se neděje na úkor vlastních sil. To, co dává jedince nebo rozmnožovací částice do pohybu, jsou především síly fyzikální, jako je vítr (Bilton et al. 2001, Cohen & Shurin 2003) a vodní proud (Frisch 2002) nebo síly biologické (vektory), čímž je míněn přenos jiným živočichem, například v peří, na zobáku, na nohách nebo v útrokách ptáků (Figuerola & Green, 2002a; Figuerola et al., 2003; Figuerola et al. 2004), v útrokách obojživelníků (Bohonak & Whiteman 1999), na žábrách (glochidie) nebo v trávicím traktu ryb (Jarnagin et al. 2000; Beladjal et al. 2007) nebo například přichycením na dospělých vodních plošticích (Bilton et al. 2001), na těle raků (Perez-Bote 2005), v srsti bobrů a ondatr (Bilton et al. 2001) nebo činností člověka (Johnson et al. 2001).

Pasivní disperzi mohou využívat různá vývojová stádia vodních organismů, od statoblastů mechovek (Bryozoa - *Cristatella mucedo*), vajíček vírníků (Rotifera), vznášivek (Calanoida), žábronožek (Anostraca - *Branchipodopsis wolfi*, *Chirocephalus diaphanus*), eřipíí perlooček (Cladocera - *Chydorus sphaericus*, *Bosmina longirostris*, *Daphnia magna*), kokonů pijavic (Hirudinea), 4. kopepoditového stádia buchaneček (Cyclopoida) a plazivek (Harpaticoida), parazitických larev vodulí (Hydracarina - *Eylais sp.*) a mlžů (Bivalvia - *Anodonta cygnea*), adultních stádií různonožců (Amphipoda - *Hyalloa azteca*, *Gammarus lacustris*), dospělců jepic (Ephemeroptera), pošvatek (Plecoptera), chrostíků (Trichoptera) a některých dvoukřídlých (Diptera), až po dospělé pijavice (Hirudinea) (Bilton et al. 2001; Kelly et al. 2001; Brendonck & Riddoch 1999; Freeland et al. 2000a; Frisch 2002).

Transportní mechanismy

Větrem

Vítr je velmi efektivní síla (Cáceres & Soluk 2002) výhodná pro transport dormantních stádií (Cohen & Shurin 2003). Naopak Brendonck & Riddoch (1999) naznačují, že kolonizace větrem u nádrží nedostupných pro zvířecí vektory, může mít úspěšnost nižší vzhledem k tomu, že vítr nedonese partikule jen do nádrže, ale mnoho jich také zůstane nevyužitých mimo vodní zdroj a tím ztrácí možnost vylíhnutí či rozmnožení resp. rozšíření druhu. Transport větrem může být významný jak na krátké vzdálenosti, například u žábronožky *Branchipodopsis wolfi* (Anostraca) (Brendonck & Riddoch 1999), tak na vzdálenosti velké - touto disperzí se nechává rozšiřovat malý slabě létající hmyz, pošvatky (Plecoptera), jepice (Ephemeroptera), chrostíci (Trichoptera) a některé druhy dvoukřídlých (Diptera) (Kelly et al. 2001).

Vodním tokem

V době, kdy jsou vodní tělesa propojena, například při záplavách, jak u pasivních, tak u aktivních jedinců, může disperze probíhat díky driftu (Frisch 2002). Důležitým faktorem je také načasování disperze. Efektivnější bude v době, když nádrž zcela vyschne. V takovém případě jí nebrání vodní rostliny ukotvené ve dnu, voda se lépe smíchá s půdou (dnem) spolu s vajíčky a roznese vajíčka snadněji do okolí (Hulmans et al. 2007).

Vodním ptactvem

Vodní ptáci (potáplice, potápky, veslonoží, brodiví, vrubozubí, atd.) jsou velmi významným vektorem pro mnoho druhů vodních bezobratlých, a to nejen kvůli jejich početnosti, kosmopolitnímu rozšíření, velkým počtem a frekvencí přesunů mezi vodními nádržemi, ale také tendenci přesouvat se na velké vzdálenosti (Green et al. 2002). Přenos může probíhat endogenně: trávícím traktem cestují cysty žábřonožek (Anocostraca) (Horne 1966; Sánchez et al. 2007), lasturnatky (Ostracoda) (Proctor et al. 1967), statoblasty mechovek (Bryozoa), vajíčka korýšů (Crustacea) nebo larvy pakomárů (Diptera, Green & Sánchez 2006). Úspěšnost disperze závisí především na životaschopnosti propagulí. Doba zadržení v trávícím traktu, rychlost a efektivnost trávení, složení potravy (přítomnost tvrdých částic – gastrolitů) snižuje, odolnost propagulí, rychlost přijímání potravy a její množství naopak zvyšuje životaschopnost těchto propagulí (Green & Sánchez 2006).

Exogenně - přichycením na povrchu těla mohou takto putovat živočichové a jejich propagule – adultní jedinci a kokony pijavic (*Hirudinea - Theromyzon rude, Placobdella papillifera*) (Davies et al. 1982), juvenilové mlžů (*Bivalvia - Anodonta cygnea*) na nohách nebo juvenilové vodních plžů (*Gastropoda - Lymnaea stagnalis*) v peři atd. S účinností takového přenosu souvisí ale riziko vyschnutí nebo odpadnutí propagule či jedince během dlouhého transportu (Green & Sánchez 2006).

Úspěšnost disperze vodním ptactvem na velké vzdálenosti závisí také na migračním chování ptáků, nejvyšší bývá na jaře a na podzim, kdy ptáci táhnou na svá hnízdiště a zimoviště (Sánchez et al. 2007).

Aktivní disperze

Aktivní migrace vyžaduje značnou sílu či samostatný pohyb, spojený s mechanismem lokace a vyhodnocení nového místa. Pohyb vychází z daného migrujícího jedince, tedy není zprostředkován cizí hybnou silou. Takovou aktivní disperzi představuje let u většiny dospělců hmyzu nebo lezení u raků (Decapoda), pijavic (*Hirudinea*), obojživelníků (*Amphibia*) a různonožců (*Amphipoda*). Aktivní

přesun je také zaznamenán u některých měkkýšů (Kerney 1999, podle Bilton et al. 2001) a nelétavých brouků (Baltfour-Browne 1958, podle Bilton et al. 2001), jímž překonávají vzdálenost mezi dvěma vodními habitaty. Disperze je omezená jen na určité období v roce, například u raka *Orconectes rusticus* (Decapoda) na mírné až teplé počasí s vysokou vlhkostí (Claussen et al. 2000). Načasování je tedy důležitá součást disperze. Adultní jedinci bezobratlých, jež přezimují na trvalých vodách, na jaře migrují na nově zaplavené habitaty. Po naklazení vajíček a vylíhnutí, mladí jedinci rychle rostou (Kwasny et al. 2004) díky hojnosti potravy a nízkému kompetičnímu tlaku. Dospívají krátce před vyschnutím lokality a odlétají přezimovat během druhé disperze, tj. v létě, na trvalá stanoviště (Williams 2006). Vývoj embryí ve vajíčkách je zastaven, jsou chráněna před vysušením gelovou hmotou. Larvy se objeví, až se nádrže znova zaplní vodou. Naopak načasování disperze není rozhodujícím faktorem v tropických oblastech, zde délka hydroperiody ani teplota nemají takový vliv. Právě tady je významná změna jiných vnějších podmínek, a to např. dostupnost potravních zdrojů (Boulton 1989, podle Williams 2006). U některých druhů může hrát roli i poloha habitatu. Jedinci dominantního hmyzu, jako jsou brouci (Coleoptera), znakoplavky (Heteroptera), a někteří dvoukřídlí (Diptera) žijící v zaplavovaných mokřinách, mohou existovat jen díky nedalekým trvalým nádržím, neumí se totiž přizpůsobit vyschnutí jejich „domácí“ lokality (Williams 2006). Nilson & Svensson (1995) zjistili, že brouci čeledi potápníkovitých (Dytiscidae) více preferují lokality (do kterých migrují) na mýtinách, než vodní plochy zastíněné lesem. Mezi další faktory, jež ovlivňují efektivitu disperze, jsou vlastnosti samotného jedince. Například u brouka *Gyrinus opacus*, zkoumaném na vysychajících habitatech ve Švédsku, se disperzní schopnost mění s načasováním hibernace, je vyšší po prodělání tohoto období klidu (Svensson 1998).

Důsledky disperze

U dočasných vodních toků, disperze jedinců z dolního do horního toku může také představovat důležitý přísun živin (Nadeau 2007). Disperze pomáhá změnit pravděpodobnost extinkce lokální populace (Vos et al. 2001) introdukcí nových kolonistů a zvýšením genetické diverzity, jak bylo dokázáno na populaci sladkovodních Bryozoa (Freeland et al. 2000a) nebo může silně snížit genetickou variabilitu mezi populacemi (Bohonak 1999). Konečně, absence genového toku, evoluční nezávislost populací může vyústit až k reprodukční izolaci a následně ke vzniku nových druhů (Howard & Berlocher 1998). Dlouhodobá existence organismů v prostorově variabilních a časově nestálých habitatech může být ustálena díky disperzím a diapauzním strategiím (Bilton et al. 2001). Mnoho druhů se svou bankou diapauzních vajíček takto pomáhá předejít lokální extinkci (Hairston & Cáceres 1996).

Důsledky disperze na rozšíření taxonů

Shurin et al. (2000) také prokazuje, že kolonizace může mít velký význam na distribuci taxonů, pokud probíhá na velké vzdálenosti. Naopak nízká schopnost disperze limituje rozšíření taxonu, stejně jako rychlost ustálení populace či pravděpodobnost extinkce v nově nalezené lokalitě (Cáceres & Soluk 2002). Nepřímé důkazy kolonizačních rychlostí poskytnuté genetickými daty ukazují, že některé druhy vodních bezobratlých kolonizují rychleji a ochotněji než jiné (Bohonak 1998). Některým bezobratlým druhům stačí malý počet kolonistů-zakladatelů a dobré podmínky k tomu, aby za krátkou dobu vytvořily v novém biotopu velkou stabilní populaci (Boileau et al. 1992). Toto ale platí právě pro nový nebo obnovený habitat, neboť v již ustanoveném habitatu díky biotickým interakcím ani vysoká kolonizační schopnost nově přichozích jedinců nemusí být účinná (Shurin et al. 2000). Úspěšnost disperze a následného ustanovení populace se také týká dočasná spjitost habitatů. U dočasně tekoucích vod, při větších disturbancích jako jsou záplavy, pomáhá kolonizace z horního či dolního toku zamezit vyhynutí populace tím, že kolonizuje z části toku, kde nedošlo k extinkci do části, kde populace vyhynula (Nadeau 2007)

Vliv na genetickou variabilitu a tok genů

U druhů migrujících na velké vzdálenosti se nijak významně neprojevuje genetická rozdílnost v rámci druhu (Bohonak 1999; Freeland et al. 2003). Vztah tedy mezi genetickou variabilitou a geografickou vzdáleností není signifikantní, nebo jen slabě (Boileau et al. 1992; Bohonak 1999; Vanoverbeke & De Meester 1997), ovšem některé práce to nepotvrdily (Davies et al. 1997; Hulmans et al. 2007). Disperze na krátkou vzdálenost ovlivňuje tok genů, například pro žábřonožku *Branchipodopsis wolfi* (Anocostraca) přestává být efektivní už na vzdálenost několika desítek metrů (Hulmans et al. 2007). Toto může být způsobeno pomalým líhnutím vajíček přichozích jedinců, vnitřní heterogenitou na základě abiotických stresových faktorů nebo kompeticí s lokálně adaptovanými populacemi (Hulmans et al. 2007).

Někdy ale vysoká schopnost disperze mezi blízkými habitaty kontrastuje s výraznou genetickou variabilitou. Dle De Meester et al. (2002) a jejich Monopolozační hypotézy, mohla by v tomto hrát roli efektivní monopolizace zdrojů. Rychlý růst populace a její lokální adaptace po kolonizaci nové nádrže vyústí právě v monopolizaci zdrojů. Pokud je populace už adaptována na lokální podmínky habitatu, přítomnost velké banky klidových vajíček poskytuje účinnou obranu proti nově přichozím genotypům, což vytváří následný efekt priority. Dle této teorie vysoká genetická variabilita a disperze mezi sousedními populacemi pravděpodobněji odráží kolonizační postupy v rámci historie než současný tok genů. Boileau et al. (1992) dodává, že ovlivnit tok genů může i efekt zakladatele. Zvláště

u partenogenetických zooplanktonních druhů, kde se efekt zakladatele v populaci udržuje v průběhu mnoha dalších generací, může právě tento efekt snížit účinnost toků genů, a to i při vysoké rychlosti disperze.

Diapauza

Období sucha je pro organismy často označováno jako zvláštní případ disturbance habitatu (Boulton 2003), ale nemusí být považováno za nepříznivou nebo katastrofickou událost pro organismy, jež se přizpůsobily životu v dočasných vodách (Nielsen et al. 2002). V dočasných vodách si mnoho druhů vodních bezobratlých vytvořilo ochranný mechanismus (adaptaci), diapauzu, k překonání nepříznivého období. Diapauza, neurohormonálně navozený stav redukované metabolické aktivity (Alekseev & Starobogatov 1996; Philippi et al. 2001), umožňuje druhu v následujícím období hydroperiody po nepříznivém období sucha znova založit populaci, poskytuje mechanismus pro disperzi v čase i v prostoru (Hairston & Cáceres 1996; Philippi et al. 2001; Bilton et al. 2001), synchronizuje biologické procesy (růst, reprodukci) s příznivými obdobími sezóny a zvyšuje generační dobu jedince nebo populace (Williams 2006).

Jedinci některých bezobratlých druhů nepřežívají období sucha ať už proto, že nemohou migrovat anebo mají krátký životní cyklus. Jejich aktivní populace je na začátku nové sezóny zakládána znova a to vylíhnutím jedinců z klidových vajíček. Produkce takovýchto dormantních propagulí je pro druh cesta, jak vytrvat v nepředvídatelném prostředí, může být i mechanismem, který umožňuje jedincům druhu využít habitat bez predátorů a kompetitorů těsně po znovuzavlažení. Některé druhy díky diapauze překonají i velmi vysoké teploty nebo zmrznutí (Rotifera, Gilbert 1974; Fryer 1996). Tento typ adaptace na nepříznivé podmínky byl prokázán u řádů Copepoda (De Stasio 1989; Frisch 2002), Ostracoda (Rossi et al. 2004), Branchiopoda, tzn. Anostraca (Brendonck et al. 2000), Notostraca (Schönbrunner & Eder 2006), Conchostraca (Brendonck 1996), Cladocera (Vanoverbeke & De Meester 1997), Rotifera (Gilbert 1974; Sarma et al. 2005), Bryozoa (Freeland et al. 2000a), Porifera (Fell 1990).

Zatímco některé druhy přežívají v klidovém stádiu do doby, až nepříznivé podmínky povolí, jiní zůstávají mnohem déle. Uvádí se několik desítek let (Marcus et al. 1994) či dokonce až tři století (*Diaptomus sanguineus*, Hairston et al. 1995b). Takováto prodloužená diapauza nastává v případě, že jedinci nedostanou signál k líhnutí, a to například pokud nejsou zaplaveni vodou (zůstanou nad hladinou zaplavení) nebo naopak jsou-li moc hluboko v substrátu (Marcus et al. 1994; Philippi et al. 2001). Dále může být strategickou obranou proti kompetici díky disperzi v čase (Philippi et al. 2001) a také bet-hedging strategií (trade-off mezi průměrem a kolísáním fitness), která maximalizuje geometrický průměr fitness v rámci času, a to tak, že zredukuje její kolísání mírným snížením aritmetického průměru fitness každé generace (Philippi et al. 2001), tzn. že část líhnutí je vždy odloženo i když jsou pro líhnutí příznivé podmínky. Například u žábřonožky *Brachinecta sandiegonensis* (Branchiopoda: Anostraca). Simovich & Hathaway (1997) prokázali, že se ne všichni jedinci líhnou hned během první naplnění tůň vodou, část z nich zůstává dormantní a líhne se za stejných podmínek až v následných hydratacích. Tuto prodlouženou diapauzu může řídit bet-hedging strategie

Rozdělení diapauzy

Podle vnitřních a vnějších odlišností různých vývojových stádií (instarů) Alekseev & Starobogatov (1996) rozdělují diapauzu na embryonální, larvální a imaginální (adultní) typ. Každou z těchto diapauz rozlišují do tří podtypů – časný, prostřední a pozdní. Embryonální typ využívají zástupci Anostraca, Anomopoda, Ostracoda, někteří Copepoda (Calanoida) a většina zástupců Cladocera. Larvální diapauza je běžná u Copepoda (Calanoida a Cyclopoida) a konečně imaginální typ lze najít u Harpacticoida, Isopoda a Amphipoda (Alekseev & Starobogatov 1996).

Až na určité výjimky (Harpacticoida a někteří Decapoda), lze vysledovat souvislost mezi typem diapauzy a evolučním vývojem korýšů, přes embryonální typ diapauzy dlouhého trvání u primitivních Anostraca a Anomopoda (Branchiopoda), Ostracoda a Calanoida až po imaginální typ diapauzy krátkého trvání vývojově relativně mladých Isopoda, Amphipoda a Decapoda (Alekseev & Starobogatov 1996) a mezi trváním diapauzy a mořskými (většinou krátká nebo žádná diapauza) až terestrickými vnitrozemskými druhy (dlouhá diapauza).

Dle délky trvání lze diapauzu rozdělit na oligopauzu, mezopauzu a superpauzu. Oligopauza vede ke zdržení vitálních pochodů jedince na dobu kratší než je délka jeho ontogeneze nebo sezóny. Vyskytuje se u malých buchaneč (Cyclopoida) v dočasných vodách aridních oblastí. Mezopauza je svou délkou srovnatelná s trváním ontogeneze druhu (u krátkověkých živočichů) nebo délkou sezóny (Decapoda). Naopak superpauza svým trváním značně převyšuje ontogenezi druhu. Může trvat i řadu let a objevuje se u primitivních druhů korýšů, například u lupenonožců (Branchiopoda) (Alekseev & Starobogatov 1996). Lze také vysledovat negativní souvislost mezi délkou diapauzy a velikostí jedince druhu (Hairston & Cáceres 1996), velké druhy zooplanktonu mívají kratší diapauzu, než malé druhy zooplanktonního společenstva.

Brendonck (1996) rozlišuje dormanci na diapauzu – vnitřně zastavený vývoj a na klid (quiescenci), kdy je snížený stav metabolismu způsoben vnějšími podmínkami. Vajíčka pak rozděluje na klidová (při příznivých podmínkách může líhnouti nastat okamžitě) a na diapauzní (i při příznivých podmínkách se nelíhnou ihned po snesení, doba líhnutí je pevně dána embryonálním vývinem).

Hand (1991, podle Cáceres 1997) dormanci považuje za termín zahrnující jakoukoli klidovou formu vajíček bez ohledu na podněty požadované pro iniciaci a terminaci. Dormanci rozděluje na klid (quiescence) a diapauzu. Klidové formy pak podle něj zahrnují ty, které jsou indukovány nebo zadržovány nepříznivými vnějšími podmínkami: stádium hibernace, estivace, anhydriobiózy a kryptobiózy. Diapauza je pak zadržována interními fyziologickými podněty.

Produkce – množství dormantních propagulí

Hustota propagulí v sedimentech v rámci druhu kolísá, může ale dosáhnout hodnot až 10^6 m^{-2} (Cyclopoida, Fryer 1996). Jak voda v habitatu vysychá, zvyšuje se teplota (Blaustein et al. 1999), roste koncentrace rozpuštěných látek (Bonner et al. 1997) a snižuje se saturace kyslíku (Bonner et al. 1997). Tyto vnější faktory mohou sloužit jako signály k navození produkce diapauzních vajíček. Samotnou produkci kromě faktorů vnějších (ekologické podmínky) ovlivňují ještě faktory vnitřní (morfologické). Pokud bezobratlí predátoři upřednostňují jako kořist fertillní samice před sterilními, může to ovlivnit velikost produkce diapauzních vajíček. Dalším faktorem snižujícím počet vytvořených vajíček je napadení populace infekcí, je zřejmá i negativní závislost mezi hustotou samic v populaci a produkcí vajíček (Sarma 2005). Výše přísunu a kvalita potravy ovlivňuje velikost těla samice a tím nepřímou i výši produkce vajíček (Alekseev & Lampert 2001).

Líhnutí

Jedinci různých druhů v takto vysoce nepředvídatelném prostředí jako jsou dočasné vody, vyžadují sérii impulsů k líhnutí (De Stasio 1989; Brendonck 1996). Stimuly pro indukci a terminaci diapauzy jsou nejspíše dány převažujícími klimatickými podmínkami prostředí, ve kterém se líhnou, přírodním výběrem pro maximalizaci přežití, růstu a reprodukce lokálních populací. Ukončení diapauzy (líhnutí, aktivace) navozuje zaplavení sedimentu vodou, změna fotoperiody (Alekseev & Starobogatov 1996) a teploty vody. Na dobu líhnutí může ještě zapůsobit stáří vajíček a tedy i hloubka, ze které se líhnou. Čím jsou vajíčka starší, tím jsou položena hlouběji v sedimentu a tím méně se k nim dostane podnětů k líhnutí (Marcus et al. 1994). Vajíčka v sedimentu, který neprošel fází vyschutí (tma, stále stejná teplota, nízká koncentrace rozpuštěného kyslíku) potřebují k vylíhnutí ještě další signál, a to například rozrušení sedimentu (Sarma 2005). Blaustein (1997) uvádí i sníženou rychlost líhnutí v přítomnosti predátorů ve vodě, jež může být odpovědí na signál o přítomnosti predátora - vylučovanými toxiny.

Podmínky pro líhnutí jedinců z klidových vajíček jsou druhově specifické (Cáceres & Schwalbach 2001) a mohou se lišit také v rámci samotného druhu (De Meester & De Jager 1993; Brendonck 1996; Cáceres 1998). Například morfologické odlišnosti ve skořápce klidových vajíček v rámci jedné snůšky některých druhů zooplanktonu (Rotifera) mohou navodit časově odlišené líhnutí (Bogoslavsky 1967, podle Gilbert 1974). To má poté za následek rozložení líhnutí v rámci několika sezón (prodloužení diapauzy), i do dalších příznivých období, a tedy dlouhodobé udržení populace (Brendonck 1996). V případě, že během jedné sezóny dojde k nepředvídatelnému úhynu všech nově vylíhlých jedinců, je tu vždy ještě zásoba propagulí, ze které se vylíhnou další jedinci ještě tu samou nebo až následující sezónu. Časově a početně nerovnoměrné líhnutí a překrytí generací během sezóny zvyšuje možnost vyvolání změn v genotypu. Tato genová variabilita uvnitř populace pak může

způsobit, že alespoň někteří jedinci budou mít částečně adaptivní genotyp, který jim umožní přežít v nových, neznámých podmínkách (Gilbert 1974).

Mnoho druhů má svá klidová stádia (vajíčka) vybavena několika obaly. Vnější obal (skořápka) obvykle chrání vajíčko proti poškození nebo malým predátorům, v případě pigmentace, i proti UV záření (Fryer 1996), nemusí to ale být prevence proti ztrátě vody. Přítomnost tohoto vnějšího obalu často vede k delšímu vývoji jedince (od aktivace líhnutí až po reprodukci) a k možným ztrátám predací nebo kompeticí (Alekseev & Starobogatov 1996). Díky osmotické absorpci vody do vajíčka dojde ke zvětšení prostoru okolo jedince, tím se napne vnitřní elastická membrána a způsobí prasknutí vnější, neelastické membrány, popř. skořápky (Fryer 1996). Po dodatečném prasknutí vnitřní elastické membrány následuje vylíhnutí samotného jedince.

Líhnutí obvykle probíhá na začátku sezóny (Albritton & White 2004). Je zpravidla rozloženo do několika dnů až týdnů, největšího maxima zpravidla dosahuje na začátku tohoto období. Následné změny abiotických podmínek ale mohou podnítit další fázi líhnutí (Brendonck 1996). Nejnižší podíl líhnutí z celkového počtu vajíček se zdá být u subtropických až pouštních druhů a to kvůli nízké šanci následného úspěšného rozmnožení (Brendonck 1996).

Samice vylíhlé z klidových vajíček dříve dospívají a mají vyšší reprodukční rychlost růstu, větší konečnou velikost těla, vyšší plodnost než ty, které pocházejí z partenogenetického rozmnožování (Arbaciauskas & Gasiunaite 1996). Díky nakombinování genotypů od obou rodičů, je u nich i větší pravděpodobnost, že v následující sezóně při vystavení různým kombinacím podmínek prostředí alespoň někteří z nich dokáží vytvořit vajíčka a zajistit tak přežití druhu.

Důsledky diapauzy

Vzhledem k tomu, že mortalita vajíček v sedimentu je velmi nízká, řádově 1% rok⁻¹ (Hairston et al. 1995b), akumulace klidových vajíček v sedimentu vytváří jakýsi „archív“ ekologických a evolučních změn (Brendonck & De Meester 2003). Přítomnost banky v populaci pomáhá změnit populační dynamiku efektivním prodloužením generační doby populace, která je produkuje. Z toho důvodu má banka také vysoký potenciál ovlivnit výsledek interakcí uvnitř společenstva (Cáceres 1998), například změnit výsledky kompetičního boje (Hairston et al. 1995a, podle Hairston & Cáceres 1996) nebo zpomalit rychlost odpovědi na selekci (Hairston & De Stasio 1988, podle Hairston & Cáceres 1996). Dlouhověkost vajíček také částečně vysvětluje druhové bohatství a odlišnost ve složení společenství například mezi blízce sousedícími mokřady (Brock et al. 1999). Při každoroční produkci nových vajíček, a tím doplnění stávající banky propagulí, a rozložení líhnutí do několika sezón (Shiel et al. 2002), je tedy druh se svou bankou propagulí prakticky ochráněn proti vymření v důsledku

proměnlivého prostředí (Brendonck 1996). Zvláště v krátce trvajících dočasných vodách, je vysoký potenciál pro rychlý vývoj populace a produkce nových klidových vajíček nezbytný pro dlouhodobé udržení populace (Schröder et al. 2007). Diapauza poskytuje únik před nepříznivým obdobím, udržuje také genetickou a druhovou variabilitu (Ellner & Hairston 1994), genový tok (Bilton et al. 2001) a podporuje druhovou koexistenci (Ricci 2001).

Ztráta fáze vysychání může vyústit ve snížení biodiverzity uvnitř systému (Nielsen et al. 2000). To dokazuje, že vysychání je důležitý proces uvnitř ekosystému dočasných vod.

Závěr

Ze současných poznatků vyplývá, že dočasné vodní habitaty jsou unikátní biotopy, které z hlediska bioty nejsou nijak ochuzené. Navzdory všudypřítomnosti dočasných vod a zvýšenému zájmu ekologů, mnoho živočichů, které obývají tyto habitaty a interakce mezi nimi, stále zůstává nepoznáno.

Tato bakalářská práce bude sloužit jako podklad pro mou budoucí magisterskou práci. V ní bych se chtěla zabývat kolonizací zooplanktonu experimentálních tůní v CHKO Kokořínsko a sledováním diverzity zooplanktonu, speciálně korýšů, v periodických tůních v nivách českých a moravských řek (Labe, Orlice, Morava, Bečva, Dyje, Svratka, Odra). Zde bude cílem zjistit vztah diverzity zooplanktonu k abiotickým a biotickým parametrům těchto tůní.

Tůně, kterým bych se chtěla věnovat ve své magisterské práci, se vyskytují v záplavových oblastech řek, proto je u těchto biotopů v říčních nivách důležitý aspekt záplav. Každoroční záplavové události mohou rozvrátit stabilitu abiotických podmínek v biotopu, mohou šířit zooplankton podél toku, a tím měnit biotické interakce, poklesem či vzrůstem diverzity druhů nebo naopak udržovat metapopulační strukturu. Extrémní povodně mohou tento efekt mnohonásobně zesílit. Tůně, jež se plní jarními záplavami většinou začínají vysychat na konci jara a v létě bývají už zcela vyschlé. U zooplanktonu v takovémto prostředí, například u jarních tůní v listnatých lesích, navozuje tvorbu klidových vajíček postupné ubývání světla dopadajícího na vodní hladinu spolu s ubýváním vody.

Některé tůně jsou v blízkosti nebo uvnitř lesa. Z hlediska pasivní disperze zde budou hrát významnou roli terestrická zvířata než například vodní ptáci, kteří obývají více otevřená stanoviště. Takovými vhodnými vektory pro pasivní přenos klidových stádií mohou být např. kanci. Pro odstranění parazitů ze srsti, se válejí v rozmáčené půdě nebo právě v mělkých tůních, a tak pomáhají roznosu propagulí. Prakticky jakákoli zvířata, která obývají lesní biotop a nějakým způsobem přijdou do styku s vodou v tůni (nádrži), mohou pomoci roznést klidová stádia do okolí, např. i malí pěvci, kteří se chodí do tůní napít nebo vykoupat.

Seznam literatury

- Anholt, B. R. & Werner, E. E., 1995. Interaction between food availability and predation mortality mediated by adaptive behavior. *Ecology* 76 (7), 2230-2235.
- Arbaciauskas, K. & Gasiunaite, Z. R., 1996. Growth and fecundity of *Daphnia* after diapause and their impact on the development of a population. *Hydrobiologia* 320 (1-3), 209-222.
- Arnér, M., Koivisto, S., Norberg, J. & Kautsky, N., 1998. Trophic interactions in rockpool food webs: regulation of zooplankton and phytoplankton by *Notonecta* and *Daphnia*. *Freshwater Biology* 39, 79-90.
- Albritton, Ch. J. & White, D. S., 2004. Hatching of Rotifer eggs from reservoir sediment. *Southeastern Naturalist* 3 (2), 359-370.
- Alekseev, V.R. & Starobogatov, Y.I., 1996. Types of diapause in Crustacea: definition, distribution, evolution. *Hydrobiologia* 320, 15-26.
- Alekseev, V. & Lampert, W., 2001. Maternal control of resting-egg production in *Daphnia*. *Nature* 414 (6866), 899-901.
- Baber, M. J. & Babbitt, K. J., 2003. The relative impacts of native and introduced predatory fish on a temporary wetland tadpole assemblage. *Oecologia* 136, 289-295.
- Becker, P., 1975. Island colonization by carnivorous and herbivorous Coleoptera. *The Journal of Animal Ecology* 44 (3), 893-906.
- Beladjal, L., Dierckens, K. & Mertens, J., 2007. Dispersal of fairy shrimp *Chirocephalus Diaphanus* (Branchiopoda: Anocostraca) by the Trout (*Salmo trutta*). *Journal of Crustacean Biology* 27 (1), 71-73.
- Black, A. R. & Dodson, S. I., 1990. Demographic costs of *Chaoborus* – induced phenotypic plasticity in *Daphnia pulex*. *Oecologia* 83, 117-123.
- Bilton, D.T., Freeland, J.R. & Okamura, B., 2001. Dispersal in freshwater invertebrates. *Annual Review of Ecology and Systematics*. 32, 159-181.
- Baltfour-Browne, W. A. F., 1958. *British water beetles*. London: Ray Society 210 pp.
- Blaustein, L., Kotler, B. P. & Ward, D., 1995. Direct and indirect effects of a predatory backswimmer (*Notonecta maculata*) on community structure of desert temporary pools. *Ecological Entomology* 20 (4), 311-318.
- Blaustein, L., Friedman, J. & Fahima, T., 1996. Larval *Salamandra* drive temporary pool community dynamics: evidence from artificial pool experiment. *Oikos* 76 (2), 392-402.
- Blaustein, L., 1997. Non-consumptive effects of larval *Salamandra* on crustacean prey: can eggs detect predators? *Oecologia* 110, 212-217.
- Blaustein, L., Garb, J.E., Shebitz, D. & Nevo, E., 1999. Microclimate, developmental plasticity and community structure in artificial temporary pools. *Hydrobiologia* 392, 187-196.
- Blaustein, L. & Schwartz, S. S., 2001. Why study ecology in temporary pools? *Israel Journal of Zoology* 47, 303-312.
- Blaustein, L., Kiflawi, M., Eitam, A., Mangel, M., & Cohen, J. E., 2004. Oviposition habitat selection in response to risk of predation in temporary pools: mode of detection and consistency across experimental venue. *Oecologia* 138 (2), 300-305.
- Bohonak, A. J., 1998. Genetic population structure of the fairy shrimp *Branchinecta coloradensis* (Anostraca) in the Rocky Mountains of Colorado. *Canadian Journal of Zoology*. 76 (11), 2049-2057.
- Bohonak, A.J., 1999. Dispersal, gene flow, and population structure. *The Quarterly Review Biology* 74 (1), 21-45.

- Bohonak, A. J. & Whiteman, H. H., 1999. Dispersal of the fairy shrimp *Branchinecta coloradensis* (Anostraca), Effects of hydroperiod and salamanders. *Limnology and Oceanography* 44, 487-493.
- **Bogoslavsky, A. S., 1967. Materials to the study of the resting eggs of rotifers. Communication 2. *Byull. Mosk. Obsheh. Ispyt. Prir.* 72, 46-67. (v ruštině)
- Boileau, M. G., Hebert, P. D. N. & Schwartz, S. S., 1992. Non-equilibrium gene frequency divergence-persistent founder effects in natural populations. *Journal of Evolutionary Biology* 5 (1), 25-39.
- Boix, D., Sala, J., Gascón, S. & Brucet, S., 2006. Predation in a temporary pond with special attention to the trophic role of *Triops cancriformis* (Crustacea: Branchiopoda: Notostraca). *Hydrobiologia* 571, 341-353.
- Bonner, L.A., Diehl, W.J. & Altig, R., 1997. Physical, chemical and biological dynamics of five temporary dystrophic forest pools in Central Mississippi. *Hydrobiologia* 353, 77-89.
- **Boulton, A. J., 1989. Over-summering refuges of aquatic macroinvertebrates in two intermittent streams in Viktoria, The Transactions of the Royal Society of South Australia 113: 23-34.
- Brendonck, L., 1996. Diapause, quiescence, hatching requirements: What we can learn from large freshwater branchiopods (Crustacea: Branchiopoda: Anostraca, Notostraca, Conchostraca). *Hydrobiologia* 320 (1-3): 85-97.
- Brendonck, L. & Riddoch, B.J., 1999. Wind-borne short-range egg dispersal in anostracans (Crustacea: Branchiopoda). *Biological Journal of the Linnean Society* 67 (1), 87-95.
- Brendonck, L., De Meester, L. & Riddoch, B. J., 2000. Regional structuring of genetic variation in short-lived rock pool populations of *Branchipodopsis wolffi* (Crustacea: Anostraca). *Oecologia* 123, 506-515.
- Brendonck, L. & De Meester, L. 2003. Egg banks in freshwater zooplankton: evolutionary and ecological archives in the sediment. *Hydrobiologia* 491, 65-84.
- Brock, M.A., Smith, R.G.B. & Jarman, P.J., 1999. Drain it, dam it- alteration of water regime in shallow wetlands on the New England Tableland of New South Wales, Australia. *Wetlands Eco Man* 7 (1-2), 37-46.
- Brock, M. A., Nielsen, D. L., Shiel, R. J., Green, J. D. & Langley, J. D., 2003. Drought and aquatic community resilience: the role of eggs and seeds in sediments of temporary wetlands. *Freshwater Biology* 48, 1207-1218.
- Cáceres, C. E., 1997. Dormancy in invertebrates. *Invertebrate Biology* 116 (4), 371-383.
- Cáceres, C. E., 1998. Interspecific variation in the abundance, production, and emergence of *Daphnia* diapausing eggs. *Ecology* 79 (5), 1699-1710.
- Cáceres, C. E. & Schwalbach, M. S., 2001. How well do laboratory experiments explain field patterns of zooplankton emergence, *Freshwater Ecology* 79, 1179-1189.
- Cáceres, C.E. & Soluk, D.A., 2002. Blowing in the wind: a field test of overland dispersal and colonization by aquatic invertebrates. *Oecologia* 131, 402-408.
- Claussen, D. L., Hopper, R. A. & Sanker, A. M., 2000. The effects of temperature, body size, and hydration state on the terrestrial locomotion of the crayfish *Orconectes rusticus*. *Journal of Crustacean Biology* 20 (2): 218-223.
- Cohen, G. M. & Shurin, J. B., 2003. Scale-dependence and mechanisms of dispersal in freshwater zooplankton. *Oikos* 103 (3), 603-617.
- Connor, E. F. & McCoy, E. D., 1979. The statistics and biology of the species-area relationship. *The American Naturalist* 113 (6), 791-833.
- Davies, R. W., Linton, L. R. & Wrona, F. J., 1982. Passive dispersal of four species of freshwater leeches (Hirudinoidea) by ducks, *Freshwater Invertebrate Biology* 1 (4), 40-44.

- Davies, C. P., Simovich, M. A. & Hathaway, S. A., 1997. Population genetic structure of a California endemic branchiopod, *Branchinecta sandiegonensis*. *Hydrobiologia* 359, 149-158.
- Davy-Bowker, J., 2002. A mark and recapture study of water beetles (Coleoptera – Dytiscidae) in a group of semi-permanent and temporary ponds. *Aquatic Ecology* 36,435-446.
- De Meester, L., 1993. Inbreeding and outbreeding depression in *Daphnia*. *Oecologia* 96 (1), 80-84.
- De Meester, L. & De Jager, H., 1993. Hatching of *Daphnia* sexual eggs. II. The effect of age and a second stimulus. *Freshwater Biology* 30 (2), 227–233.
- De Meester, L., Gomez, A., Okamura, B., Schwenk, K., 2002. The Monopolization Hypothesis and the dispersal-gene flow paradox in aquatic organisms. *Acta Oecologica* 23: 121-135.
- De Roeck, E. R.M., Artois, T. & Brendonck, L., 2005. Consumptive and non-consumptive effects of turbellarian (*Mesostoma* sp.) predation on anostracans. *Hydrobiologia* 542, 103-111.
- De Stasio, B. T., 1989. The Seed Bank of a Freshwater Crustacean copepodology for the plant ecologist. *Ecology* 70 (5), 1377-1389.
- **Dingle, H. 1996. Migration. The Biology of Life on the Move. Oxford, UK: Oxford University Press. 480 pp.
- Ellner, S. & Hairston, N. G., 1994. Role of overlapping generations in maintaining genetic variation in a fluctuating environment. *The American Naturalist* 143, 403-417.
- Eklöv, P. & Halvarsson, C., 2000. The trade-off between foraging activity and predation risk for *Rana temporaria* in different food environments. *Canadian Journal of Zoology* 78 (5), 734-739.
- Eterovick, P. C. & Sazima, I., 2000. Structure of an anuran community in a montane meadow in southeastern Brazil: effects of seasonality, habitat, and predation. *Amphibia-Reptilia* 21 (4), 439-461.
- Figuerola, J. & Green, A. J., 2002. Dispersal of aquatic organisms by waterbirds: a review of past research and priorities for future studies. *Freshwater Biology* 47, 483-494.
- Figuerola, J., Green, A. J. & Santamaría, L., 2003. Passive internal transport of aquatic organisms by waterfowl in Donana, south-west Spain. *Global Ecology and Biogeography* 12 (5), 427-436.
- Figuerola, J., Green, A. J., Black, K. & Okamura, B., 2004. Influence of gut morphology on passive transport of freshwater bryozoans by waterfowl in Donana (southwestern Spain). *Canadian Journal of Zoology* 82 (6), 835-840.
- Freeland, J. R., Noble, L. R. & Okamura, B., 2000a. Genetic consequences of the metapopulation biology of a facultatively sexual freshwater invertebrate. *Journal of Evolutionary Biology* 13 (3), 383-395.
- Freeland, J. R., Romualdi, Ch. & Okamura, B., 2000b. Gene flow and genetic diversity -- a comparison of freshwater bryozoan populations in Europe and North America. *Heredity* 85 (5), 498-508.
- Freeland, J. R., May, M., Lodge, R. & Conrad, K. F., 2003. Genetic diversity and widespread haplotypes in a migratory dragonfly, the common green darner *Anax junius*. *Ecological Entomology* 28 (4), 413-421.
- Frisch, D., 2002. Dormancy, dispersal and the survival of cyclopoid copepods (Cyclopoida, Copepoda) in a lowland floodplain.
- Fryer, G., 1996. Diapause, a potent force in the evolution of freshwater crustaceans. *Hydrobiologia* 320, 1-14.
- Gilbert, J. J., 1974. Dormancy in rotifers. *Transactions of the American Microscopical Society*. 93 (4), 490-513.

- Green, A. J. & Sanchez M. I., 2006. Passive internal dispersal of insect larvae by migratory birds, *Biology Letters* 2 (1), 55-57.
- ** Hairston, N. G. & De Stasio, B. T., 1988. Rate of evolution slowed by a dormant propagule pool. *Nature* 336 (6196), 239-242.
- **Hairston, N. G. Jr, Ellner, S. & Kearns, C. M., 1995a. Overlapping generations: The storage effect and the maintenance of biotic diversity. *Population dynamics in ecological space and time*, University Chicago Press, Chicago, IL, USA, 109-145.
- Hairston, N. G. Jr, Van Brunt, R. A., Kearns, C. M. & Engstorm, D. R., 1995b. Age and survivorship of diapausing eggs. *Ecology* 76 (6), 1706-1711.
- Hairston, N.G. & Caceres, C.E., 1996. Distribution of crustacean diapause: Micro- and macroevolutionary pattern and process. *Hydrobiologia* 320, 27-44.
- **Hand, S. C., 1991. In *advances in comparative and environmental physiology* 8. (ed. Gilles, R.), 1-50. Berlin, Heidelberg: Springer Verlag.
- Hastings, A., 1980. Disturbance, coexistence, history, and competition for space. *Theoretical Population Biology* 18 (3), 363-373.
- Horne, F. R., 1966. Effect of Digestive Enzymes on Habitability of *Artemia salina* eggs. *Transactions of the American Microscopical Society* 85 (2), 271-274.
- **Howard, D. J. & Berlocher S., 1998. *Endless Forms: Species and Speciation*. Oxford, UK: Oxford University Press.
- Hulmans, A., Bracke, S., Moreau, K., Riddoch, B. J., De Meester, L. & Brendonck, L., 2007. Dormant egg bank characteristics and hatching pattern of the *Phallocryptus spinosa* (Anostraca) population in the Makgadikgadi Pans (Botswana). *Hydrobiologia* 571, 123-132.
- Jarnagin, S. T., Swan, B. K. & Kerfoot, W. C., 2000. Fish as vectors in the dispersal of *Bythotrephes cederstroemi*: diapausing eggs survive passage through the gut. *Freshwater Biology* 43 (4), 579-589.
- Johnson, L.E., Ricciardi, A. & Carlton, J.T., 2001. Overland dispersal of aquatic invasive species: A risk assessment of transient recreational boating. *Ecological Applications* 11 (6), 1789-1799.
- Kelly, L. C., Bilton, D. T. & Rundle, S. D., 2001. Population structure and dispersal in the Canary Island caddisfly *Mesophylax aspersus* (Trichoptera, Limnephilidae), *Heredity* 86 (3), 370-377.
- **Kerney, M. P., 1999. *Atlas of the land and freshwater molluscs of Britain and Ireland*. Colchester: Harley. 264 pp.
- Kleiven, O. T., Larsson, P. & Hobaek, A., 1992. Sexual reproduction in *Daphnia magna* requires three stimuli. *Oikos* 65 (2), 197-206.
- Kwasny, D. C., Wolder, M. & Isola, C. R., 2004. Technical guide to best management practices for mosquito control in managed Wetlands. Central Valley Joint Venture's.
- Lahr, J., Diallo, A. O., Ndour, K. B., Badji, A. & Diouf, P. S., 1999. Phenology of invertebrates living in a sahelian temporary pond. *Hydrobiologia* 405, 189-205.
- Leoni, B., Cotta-Rasmusio, M. & Margaritora, F. G., 1998. Seasonal succession of cladocerans in a ricefield in Italy. *Hydrobiologia* 391, 239-245.
- Lewontin, R. C., 1965. Selection for colonizing ability. In *the genetics of colonizing species*, (ed. Baker, H. K.), 77-93. Academic Press, New York.
- **Lincoln, R., Boxshall, G. & Clark, P., 1998. *A dictionary of ecology, Evolution and Systematics*. Cambridge, UK: Cambridge University Press. 350 pp.
- Lüning, J., 1992. Phenotypic plasticity of *Daphnia pulex* in the presence of invertebrate predators: morphological and life history responses. *Oecologia* 92, 383-390.

- Mahoney, D. L., Mort, M. A. & Taylor, B. E., 1990. Species richness of calanoid copepods, cladocerans and other branchiopods in Carolina Bay temporary ponds. *American Midland Naturalist* 123, 244-258.
- Marcus, N. H., Lutz, R. V., Burnett, W. & Cable, P., 1994. Age, viability, and vertical distribution of zooplankton resting eggs from an anoxic basin: Evidence of an egg bank. *Limnology and Oceanography* 39 (1), 154-158.
- Marcus, V. & Weeks, S. C., 1997. The effects of pond duration on the life history traits of an ephemeral pond crustacean, *Eulimnadia texana*. *Hydrobiologia* 359 (1-3), 213-221.
- McArthur, R. H. & Wilson, E. O., 1967. The theory of island biogeography. Princeton University Press., Princeton, NJ.
- McLachlan, A. & Ladle, R., 2001. Life in the puddle: behavioural and life-cycle adaptations in the Diptera of tropical rain pools. *Biological Reviews* 76 (3), 377-388 .
- McPeck, M. A. & Holt, R. D., 1992. The evolution of dispersal in spatially and temporally varying environments. *American Naturalist* 140 (6), 1010-1027.
- Morin, P. J., 1983. Predation, competition, and the composition of larval anuran guilds. *Ecological Monographs* 53 (2), 119-138
- Nadeau, T. L. & Rains, M. C., 2007. Hydrological connectivity between headwater streams and downstream waters: how science can inform policy. *Journal of the American Water Resources Association* 43 (1), 118-133.
- Nielsen, D.L., Smith, F.J., Hillman, T.J. and Shiel, R.J., 2000. Impact of water regime and fish predation on zooplankton resting egg production and emergence. *Journal of Plankton Research* 22 (3), 433-446.
- Nielsen, D.L., Hillman, T.J., Smith, F.J., Shiel, R.J., 2002. The influence of seasonality and duration of flooding on zooplankton in experimental billabongs. *River Research and Application* 18 (3), 227-237.
- Nilsson, A. N. & Svensson B. W., 1995. Assemblages of dytiscid predators and culicid prey in relation to environmental factors in natural and clear-cut boreal swamp forest pools. *Hydrobiologia* 308 (3), 183-196.
- Pechman, J. H. K., Scott, D. E., Gibbons, J. W. & Semlitsch, R. D., 1989. Influence of wetland hydroperiod on diversity and abundance of metamorphosing juvenile amphibians. *Wetlands Ecology and Management* 1 (1), 3-11.
- Peltzer, P. & Lajmanovich, R. C., 2004. Anuran tadpole assemblages in riparian areas of the Middle Paraná River, Argentina. *Biodiversity and Conservation* 13, 1833-1842.
- Perez-Bote, J. L., Del Viejo, A. M., Garcia, J. M. & Rodriguez, S. P., 2005. Evidence of dissemination of *Triops cancriformis mauritanicus* Ghigi, 1921 (Branchiopoda, Notostraca) cysts by the red swamp crayfish, *Procambarus clarkii* (Girard, 1852) (Decapoda, Cambaridae). *Crustaceana* 78 (4), 481-485.
- Petrusek, A., Tollrian, R., Schwenk, K., Haas, A. & Laforsch, C., "Crown of thorns" protects (Daphnia) against an ancient predator: an exceptional inducible defense discovered by DNA barcoding. (unpublished manuscript), in prep.
- Philippi, T.E., Simovich, M.A., Bauder, E.T., Moorad, J.A., 2001. Habitat ephemerality and hatching fractions of a diapausing anostracan (Crustacea : Branchiopoda). *Israel Journal of Zoology* 47 (4), 387-395.
- Proctor, V. W., Malone, C. R. & Devlamin, V. L., 1967. Dispersal of aquatic organisms -- viability of disseminules recovered from the intestinal tract of captive killdeer. *Ecology* 48 (4), 672.
- Relyea, R. A. & Werner, E. E., 2000. Morphological plasticity in four larval anurans distributed along an environmental gradient. *Copeia* 2000 (1), 178-190.
- Ricci, C., 2001. Dormancy pattern in Rotifers. *Hydrobiologia* 446/447, 1-11

- Richter-Boix, A., Llorente, G. A. and Montiori, A., 2007. A comparative study of predator-induced phenotype in tadpoles across a pond permanency gradient. *Hydrobiologia* 583, 43-56.
- Richardson, J.M.L., 2002. Burst swim speed in tadpoles in habiting ponds with different top predators. *Evolutionary Ecology Research* 4, 627-642.
- Richter-Boix, A. , Llorente, G.A. & Montiori, A., 2007. A comparative study of predator-induced phenotype in tadpoles across a pond permanency gradient. *Hydrobiologia* 583, 43-56.
- Rossi, V., Bartoli, M., Beliaev, C., Gandolfi, A., Salvado, E., & Menozzi P., 2004. Egg diapause and clonal structure in parthenogenetic populations of *Heterocypris incongruens* (Ostracoda). *Hydrobiologia* 320 (1-3), 45-54.
- Sanchez, M.I., Green, A. J., Amat, F. & Castellanos, E. M., 2007. Transport of brine shrimps via the digestive system of migratory waders, dispersal probabilities depend on diet and season. *Marine Biology* 151 (4), 1407-1415.
- Sarma, S. S. S., Gulati, R. D. & Nandini, S., 2005. Factors affecting egg-ratio in planktonic rotifers. *Hydrobiologia* 546, 361-373.
- Scott, M. A. & Murdoch, W. W., 1983. Selective predation by the backswimmer, *Notonecta*. *Limnology and Oceanography* 28 (2), 352-366.
- Serrano, L. & Fahd, K., 2005. Zooplankton communities across a hydroperiod gradient of temporary ponds in the Donana National Park (Sw Spain). *Wetlands* 25 (1), 101-111.
- Shiel R.J., Green, J.D. & Tan, L.W., 2002. Microfaunal and resting stage heterogeneity in ephemeral floodplain pools, upper River Murray floodplain, Australia. *Verhandlungen der Internationalen Vereinigung für Theoretische und Angewandte Limnologie* 27, 3738-3741.
- Shurin, J. B., Havel, J. E., Leibold, M. A. & Pinel-Alloul, B., 2000. Local and regional zooplankton species richness- A scale-independent test for saturation. *Ecology* 81 (11), 3062-3074.
- Schneider, D. W. & Frost, T. M., 1996. Habitat duration and community structure in temporary ponds. *Journal of the North American Benthological Society* 5 (1), 64-86.
- Schönbrunner, I.M. & Eder, E., 2006. pH-related hatching success of *Triops cancriformis* (Crustacea, Branchiopoda, Notostraca). *Hydrobiologia* 563, 515-520.
- Schröder, T., Howard, S., Arroyo, M. L. and Walsh, E. J., 2007. Sexual reproduction and diapause of *Hexarthra* sp. (Rotifera) in short-lived ponds in the Chihuahuan Desert. *Freshwater Biology* 52 (6), 1033-1042.
- Schönbrunner, I. M. & Eder, E., 2006. pH-related Hatching Success of *Triops cancriformis* (Crustacea: Branchiopoda: Notostraca). *Hydrobiologia* 563, 515-520.
- Simovich, M.A. & Hathaway S.A., 1997. Diversified bet-hedging as a reproductive strategy of some ephemeral pool anostracans (Branchiopoda). *Journal of Crustacean Biology* 17 (1), 38-44.
- Skelly, D. K., 1996. pond drying, predators, and the distribution of pseudacris tadpoles. *Copeia* 3, 599-605.
- Slusarczyk, M., 1995. Predator-induced diapause in *Daphnia*. *Ecology* 76, 1008-1013.
- Slusarczyk & Rigielska, 2004. Fish faeces as the primary source of chemical cues inducing fish avoidance diapause in *Daphnia Magna*.
- Spencer, M. S., Blaustein, L., Schwartz, S. S. & Cohen, J. E., 1999. Species richness and the proportion of predatory animal species in temporary freshwater pools: relationships with habitat size and permanence. *Ecology Letters* 2, 157-166.
- Spencer, M. & Blaustein, L., 2001. Hatching responses of temporary pool invertebrates in response to environmental signals. *Israel Journal of Zoology* 47, 397-418.

- Spencer, M., Blaustein, L. & Cohen, J. E., 2002. Oviposition habitat selection by mosquitoes (*Culiseta longiareolata*) and consequences for population size. *Ecology* 83 (3), 669-679.
- Srivastava, D. S., 2006. Habitat structure, trophic structure and ecosystem function- interactive effects in a bromeliad-insect community. *Oecologia* 149, 493-504.
- Svensson, B. W., 1998. Local dispersal and its life-history consequences in a rock pool population of a gyrid beetle. *Oikos* 82 (1), 111-122.
- Therriault, T. W. & Kolasa, J., 2001. Dessication frequency reduces species diversity and predictability of community structure in coastal rock pools. *Israel Journal of Zoology* 47, 477-489.
- Vanoverbeke, J. & De Meester, L., 1997. Among-population genetic differentiation in the cyclical parthenogen *Daphnia magna* (Crustacea, Anomopoda) and its relation to geographic distance and clonal diversity. *Hydrobiologia* 360, 135-142.
- Vos, C. C. et al., 2001. Genetic similarity as a measure for connectivity between fragmented populations of the moor frog (*Rana arvalis*). *Heredity* 86, 598-608.
- Ward, D. & Blaustein, L., 1994. The overriding influence of flash floods on species-area curves in ephemeral Negev Desert Pools: A consideration of the value of island biogeography theory. *Journal of Biogeography* 21 (6), 595-603.
- Watt, P.J., Nottingham, S.F. & Young, S., 1997. Toad tadpole aggregation behaviour: evidence for a predator avoidance function. *Animal Behaviour* 54, 865-872.
- Welborn, G. A., Skelly, D. K. & Werner, E. E., 1996. Mechanisms creating community structure across a freshwater habitat gradient. *Annual Review of Ecology & Systematics* 27, 337-363.
- Wisenden, B.D., Chivers, D.P. & Smith, R.J.F., 1997. Learned recognition of predation risk by *Enallagma* damselfly larvae (Odonata, Zygoptera) on the basis of chemical cues. *Journal of Chemical Ecology* 23, 137-151.
- Wilcox, Ch., 2001. Habitat size and isolation affect colonisation of seasonal wetlands by predatory aquatic insects. *Israel Journal of Zoology* 47, 459-475.
- Williams, D. D., 2006. *The biology of temporary waters*. Oxford, UK. Oxford University Press.
- Zedler, P. H., 2003. Vernal pools and the concept of „isolated wetlands“. *Wetlands* 23 (3), 597-607.

** nepřímé citace