

**UNIVERZITA KARLOVA V PRAZE  
PŘÍRODOVĚDECKÁ FAKULTA  
KATEDRA EKOLOGIE**



**Vliv možnosti šíření berušek vodních (*Asellus aquaticus*, Isopoda) na  
geografickou distribuci genealogických linií**

**Bakalářská práce**

Antonín Střížek

**Vedoucí práce: RNDr. Veronika Sacherová PhD.**

**Praha 2009**



## ABSTRAKT

Možnost šířit se do okolí je klíčová pro každý živočišný druh naší planety. Je nutná pro genový tok, ale také pro kolonizaci nových stanovišť či stanovišť, kde daný druh vymizel a opět se tam navrací. Důležité je jaký charakter prostředí má, jestli je souvislé jako například oceán, nebo step, či nespojitě a ohraničené různými bariérami, tedy má-li takzvaně ostrovní charakter. Druhy, které žijí ve stabilním prostředí, to znamená, že toto prostředí nepodléhá častým výkyvům a disturbancím, nemusí tolik investovat do schopnosti přežít nepříznivé podmínky. Pokud je tedy stanoviště nestabilní a při tom nesouvislé a neprovázané, musejí mít druhy, které ho obývají, schopnost mnohem lépe přečkávat nepříznivá období, a zároveň být schopny osidlovat nová stanoviště. Tyto dvě schopnosti spolu často velice úzce souvisí, jelikož stádium, ve kterém rostlina či živočich přečkávají nepříznivá období, tedy stádium rezistentní, funguje zpravidla i jako stádium dispersní, tedy určené k migraci. Porovnáváním genů příbuzných populací můžeme studovat dynamiku procesu šíření a do jisté míry také mapovat a rekonstruovat různé procesy, například již proběhlé kolonizace. Beruška vodní *Asellus aquaticus* (Crustacea) obývá sladkovodní stojaté tůně, ale i mírně tekoucí vody, její areál není tedy ani kontinuální, ani čistě ostrovního charakteru, ale zároveň není celkově propojen. Beruška ovšem nemá žádná trvalá stádia a její schopnost šířit se je omezena pouze na dospělé jedince, kteří využívají dočasných propojení tůní během povodní. Také se předpokládá, že je schopna překonat malé vzdálenosti po souši. Tato bakalářská práce shrnuje podmínky, které na našem území panovaly v období čtvrtohor a silně ovlivnily strukturu dnešní fauny a flory. Dále tato bakalářská práce shrnuje možnosti šíření a přečkávání nepříznivých podmínek, jak beruškou vodní, tak i ostatními sladkovodními bezobratlými, a popisuje biotop periodické tůně, která funguje jako dobrý model ke zkoumání procesů kolonizace a šíření specifické fauny, která tůně obývá.

**Klíčová slova:** *Crustacea, Isopoda, beruška vodní, Asellus aquaticus, refugium, Pleistocén, šíření*

## ABSTRACT

The dispersal ability is crucial to every species of our planet. It is necessary for gene flow, but also for colonization of new habitats or habitats from which species disappeared and try to recolonize them. The character of the environment is important. For example, whether it is continuous, such as the ocean or steppe, or disconnected and bounded by various barriers, thus having a so-called insular character. Species which lives in stable environment, i.e. environment with low frequency of fluctuations and disturbance, doesn't need to invest so much into the ability to survive unfavourable conditions. If a habitat is both instable and discontinuous, species inhabiting it must develop much better ability to survive unfavourable period and at the same time to be able to colonize new habitats. These two abilities are often very closely linked together, because resting stage usually serves as dispersal stage as well. Comparing genes of closely related populations we can study the dynamics of the dispersal and to some extent also to map and reconstruct various processes such as historical colonizations. Isopod species *Asellus aquaticus* (Crustacea) inhabits freshwater ponds, but also moderately flowing water, its habitat is therefore neither continuous nor purely insular. However, isopods have no permanent stage and its ability to disperse is limited to adults, who use temporary connection of pools during floods. It also assumes that it is able to overcome a short distance by land. This bachelor thesis summarizes the environmental conditions of European landscape during the Quaternary period which strongly influences the structure of today's fauna and flora. Furthermore, this essay summarizes abilities to disperse and to survive unfavourable conditions of both isopods and other freshwater invertebrates, and describes temporary ponds, which present a suitable model habitat for studying the processes of colonization and dispersal of specific fauna inhabiting these ponds.

Key words: *Crustacea, Isopoda, Asellus aquaticus, refugium, Pleistocen, dispersal*

## Obsah

Úvod.....	6
<b>1. Kolonizace Evropy v průběhu čtvrtohor.....</b>	<b>7</b>
1.1. Stručný úvod podmínek panujících ve čtvrtohorách.....	7
1.2. Střídání dob ledových a meziledových a Holocén.....	7
1.3. Metody zkoumání.....	9
1.4. Genetické analýzy a fylogeografie.....	9
1.5. Refugia – model stahování a rozšiřování se (contraction/expansion).....	10
1.6. Hybridní zóny.....	12
1.7. Život v refugiích a čas divergence.....	13
1.8. Severní kryptická refugia.....	14
1.9. Působení Pleistocéních cyklu na migraci berušky vodní ( <i>Asellus aquaticus</i> , Linnaeus, 1758).....	15
<b>2. Možnosti šíření sladkovodních bezobratlých.....</b>	<b>18</b>
2.1. Charakteristika biotopu.....	18
2.2. Metody zkoumání.....	19
2.3. Aktivní šíření.....	19
2.4. Pasivní šíření.....	20
2.5. Trvalá stádia – přehled jednotlivých významných skupin.....	21
2.5.1. Rezistentní vajíčka a cysty.....	21
2.5.2. Rezistentní dospělá a juvenilní stádia.....	26
2.6. „Vaječné banky“.....	27
<b>3. Biologie a ekologie berušky vodní (<i>Asellus aquaticus</i>).....</b>	<b>28</b>
3.1. Systematické zařazení berušky vodní a charakteristika řádu Isopoda.....	28
3.2. Stavba těla berušky vodní ( <i>Asellus aquaticus</i> ).....	29
3.3. Rozmnožování a způsob šíření.....	29
<b>4. Biotop: Periodická sněžní tůň.....</b>	<b>30</b>
4.1. Charakteristika tůně.....	30
4.2. Jarní tůň v České republice.....	31
4.3. Vlastnosti a původ vody v tůních.....	32
4.4. Vztah obyvatel tůně k teplotě, oslunění a koncentraci plynů CO <sub>2</sub> a O <sub>2</sub> .....	33
4.5. Vysychání tůní.....	34
4.6. Obyvatelé sněžných tůní.....	34
<b>5. Phylogeografické studie a příprava k diplomové práci.....</b>	<b>35</b>
<b>Závěr.....</b>	<b>37</b>
<b>Seznam použité literatury.....</b>	<b>38</b>

## Úvod

Beruška vodní (*Asellus aquaticus*) je drobný korýš z řádu Isopoda, který je mimo Pyrenejský poloostrov a menší oblasti ve Středomoří rozšířen téměř po celé Evropě. Obývá stojaté i tekoucí vody a živí se listovým opadem a bakteriemi, které na opadu žijí. Rozšíření berušky, stejně jako ostatních druhů Evropy, je ovlivněno Pleistocénními cykly, tedy střídáním dob ledových a meziledových (glaciálů a interglaciálů). Během střídání těchto období se druhy střídavě rozšiřovaly na odledněná území, nebo se stahovaly do jižních refugií, podle toho, které období probíhalo. Fylogeografickými, morfologickými, či paleontologickými metodami je možné zkoumat procesy spojené s těmito pohyby areálů rozšíření a vyvozovat jaký vliv má na toto rozšíření schopnost jednotlivých organismů šířit se. Zmíněnými metodami je možné dále zkoumat například rychlosti šíření, mapovat trasy, kterými se druhy šířily a zkoumat geografickou distribuci genealogických linií.

# 1. Kolonizace Evropy v průběhu čtvrtohor

## 1.1. Stručný úvod podmínek panujících ve čtvrtohorách

Pro správné pochopení celé problematiky přítomnosti nejen berušky vodní, ale drtivé většiny všech živočichů a rostlin na našem území, se musíme vrátit na začátek čtvrtohor neboli kvartéru, který začal zhruba před 2,5 miliony let. Do doby, kdy planetární podmínky jako složení atmosféry, rozložení kontinentů, intenzita slunečního záření apod. již byla v podstatě shodná s dneškem (Ložek 1999). Zvířata, rostlinstvo, neživá příroda a celé ekosystémy, se začaly vyvíjet do současné podoby. Hlavní část kvartéru Pleistocén (odvozeno z řečtiny Pleistos – nejvíce, kainos – nové) se datuje od 1,8 milionů let před dneškem (BP) a končí společně s posledním glaciálem 10 300 let BP. Po něm následuje Holocén, který přetrvává do dnes. Během Pleistocénu se na planetě cyklicky střídala relativně suchá a studená období, kdy bylo velké množství vody koncentrováno na pólech v podobě velké masy ledu a období, kdy vládlo teplejší, vlhčí podnebí a voda uvolněná z pólů se promítla ve zvýšené hladině světových oceánů. Tento cyklus je obecně znám jako střídání dob ledových a meziledových, neboli glaciálů a interglaciálů. Tento cyklus probíhal a stále probíhá již mnoho miliónů let, ale v průběhu pleistocénu asi 1 milion let B.P. se ustálil na periodě 100 000 let trvající glaciál a 20 000 let trvající interglaciál (Ložek 1999). Na našem území kolísaly průměrné roční teploty přibližně mezi  $-4\text{ }^{\circ}\text{C}$  v glaciálu a  $+10\text{ }^{\circ}\text{C}$  v interglaciálu. Poslední glaciál, jak již bylo zmíněno, skončil přibližně před 10 000 lety a severní Evropu začalo postupně opouštět zalednění. Následný interglaciál, který přetrvává dodnes, se vyznačuje mnohými odlišnostmi než předcházející interglaciály. Tyto změny jsou způsobeny činností člověka, druhu, který se právě v této době masivně rozmohl a obsadil a přetvořil v podstatě celou planetu. Toto nejmladší období, čas příchodu člověka, dostalo název Holocén (odvozeno z řečtiny Holos – celé, kainos – nové).

## 1.2. Střídání dob ledových a meziledových a Holocén

Střídání glaciálů a interglaciálů má největší dopad na živou přírodu. Střídání fyzikálních a s nimi i biotických podmínek bylo mezi těmito obdobími tak drastické, že jen velmi výjimečně byly organismy schopné přežít delší dobu na jednom místě i během střídání dob ledových a meziledových. Doba ledová byla na našem území charakteristická

především velmi suchým, chladným, kontinentálním podnebím, je však nutné zdůraznit, že pevninský ledovec našeho území nikdy plně nepokrýval. V dobách maximálního zalednění zasahoval ledovec do povodí řeky Odry na okraji severní Moravy a hraničních oblastí severních Čech. Hlavním biotopem zde byla takzvaná sprašová step, která má dnes obdoby v jižních částech Sibíře, nebo v severním Mongolsku, v Evropě nikoli. Půda se vyznačovala právě velkým nedostatkem vláhy a humusu, byla silně nevyvinutá, surová, bohatá na vápenec  $\text{Ca CO}_3$  a další minerální soli. Formovala se během dlouhých ledových dob za pomoci větrné akumulace, což byl v podstatě jediný sedimentační proces v té době. V některých místech naší republiky má spraš, jak se tato půda nazývá, mocnost až několik metrů (Ložek 1999). Ve vyšších polohách se projevoval nárůst vlhkosti, proto zde nejspíš vyrůstaly i odolné dřeviny, například borovice, nebo modřín, celkový ráz krajiny byl však bezlesý. Díky jinému vlhkostnímu režimu se zde vyskytovala fauna dnes nacházená i na mnohem teplejších místech, nikdy zde však nebyly lesní druhy.

Doba meziledová, představovala naprostý opak. Celá střední Evropa byla téměř souvisle zalesněna, podnebí bylo vlhké a teplé, z půdy byly rychle vyčerpány minerální soli a naplnila se humusem. Tato charakteristika platí však jen pro poslední interglaciály, nikoli pro Holocén. Ten je zásadně ovlivněn činností člověka. Člověk na našem území sice žije již sta tisíce let, ale až příchodem člověka schopného pěstovat a chovat, tedy měnit přírodní krajinu v zemědělskou, se zásadně změnil proces přechodu glaciálu na interglaciál a s tím také celkový ráz krajiny. Porovnáním skutečností zjištěných o posledním interglaciálu se současným stavem v Holocénu, můžeme odvodit, jak silný tento lidský zásah je. Předně v Holocénu nedošlo k souvislému zalesnění, díky vzniku polí, luk a pastvin. To umožnilo množství stepních druhů z dob glaciálu setrvat na našem území. Na konci Pleistocénu došlo také k vyhynutí velkých býložravých savců v čele s mamutem a srstnatým nosorožcem, ostatní jako kůň Przewalského, pižmoň nebo sob se přesídlili. Dá se předpokládat, že vyhynutí velkých savců souvisí s rozmnožením člověka, ale přímé důkazy k tomu nejsou. Jasně však zůstává, že od doby, kdy se na území Evropy usadil člověk ovládající zemědělství, se vývoj přírody začal ubírat jiným směrem než kdy dřív (Ložek 1999).



### 1.3. Metody zkoumání

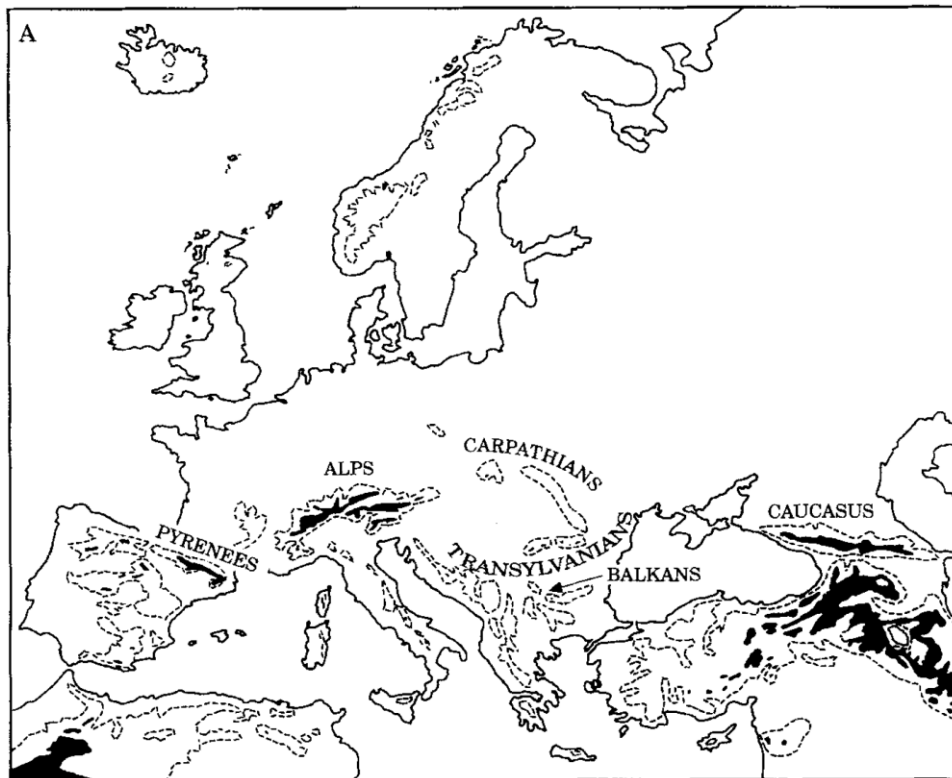
V dnešní době vědci využívají stop zanechaných přírodou k přesnější dataci a studiu těchto cyklů. Zjišťují zbytky tehdejších živočichů a rostlin, druhů, které žijí i dnes, a podle jejich současných nároků na prostředí a současné biogeografie odvozují charakter prostředí, ve kterém byly jejich zbytky objeveny, tedy charakter prostředí, ve kterém žily v minulosti. Nejčastěji se takto používá pylová analýza, kterou poprvé použil v roce 1916 švédský geolog Lennart von Post (Ložek 1999), a která se vzápětí velice rozšířila a hojně se používá dodnes. Metoda je součástí paleobotaniky, jejíž princip spočívá ve zkoumání rostlinných zbytků (otisky listů, semena a od r. 1916 i pyl) v různých vrstvách sedimentu. Podle hloubky vrstvy je možná datace a tedy zisk informace, co v dané době na dané lokalitě rostlo. Úskalím těchto technik je fakt, že rostlinné zbytky se dobře uchovávají jen ve vlhkém prostředí, chudém na kyslík (rašeliny, slatiny) a proto nikdy nedosáhneme celoplošného obrazu tehdejší flory. V opačných podmínkách, tedy v suchých vápenitých půdách, se naopak dobře uchovávají ulity měkkýšů a kosti obratlovců, tedy předměty paleozoologie. Nejlepších výsledků tedy docílíme kombinací těchto metod, doplněných o poznatky z pedologie, sedimentologie a archeologie.

### 1.4. Genetické analýzy a fylogeografie

Z poznatků zjištěných jmenovanými archeologickými metodami vychází nejmodernější metoda zvaná fylogeografie. Tento vědní obor zkoumá principy a procesy, které mají vliv na geografickou distribuci genových linií uvnitř i mezi blízkými příbuznými druhy, přičemž rozsah geografické škály závisí na otázkách, které si klademe. V praxi to vypadá tak, že se sbírají vzorky populací z různých oblastí a u nich se pak porovnává rozrůzněnost určitého genu. Podle toho jaký gen zvolíme (s jak vysokou mutační rychlostí), tak časově vzdálené diferenciace můžeme mapovat. Pokud si tedy zvolíme rychle mutující gen, u živočichů například gen pro COI z mitochondriální DNA (Hebert *et al.* 2003), nebo u rostlin gen pro plastidové DNA (Taberlet *et al.* 1998, Hewitt 1999), ale také mitochondriální DNA (Sinclair *et al.* 1999), můžeme zkoumat i relativně velmi nedávné diferenciace (méně než 500 000 let) v rámci jediného druhu. Tyto vnitrodruhové diferenciace jsou velice vhodné pro výzkum relativně nedávných událostí, jako je vliv střídání glaciálů a interglaciálů v pleistocénu na rozmístění organismů.

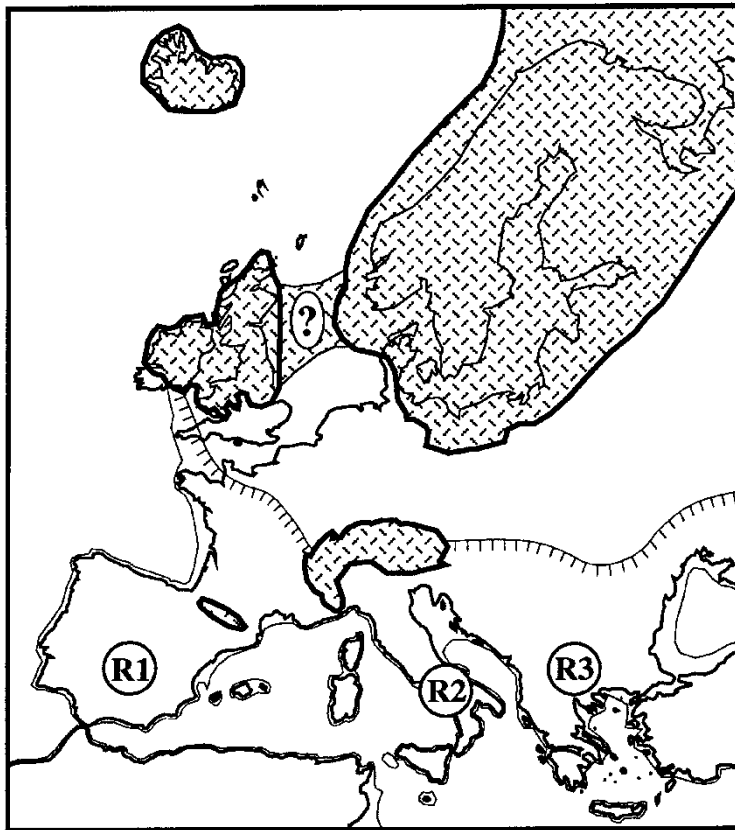
## 1.5. Refugia – model stahování a rozšiřování se (contraction/expansion)

Jak již bylo řečeno, většina dnešní fauny a flory nebyla schopna odolávat tvrdým podmínkám glaciálu a proto po jeho začátku druhy adaptované na vlhké a teplé klima vymíraly a byly nahrazovány jinými druhy. Jejich vymření však nebylo definitivní, to dokazuje skutečnost, že po konci glaciálu byly schopny opět rekolonizovat svá původní stanoviště. Toto se dá nazvat contraction/expansion model (Taberlet *et al.* 1998). Princip tohoto modelu spočívá v tom, že se populace během nepříznivých podmínek glaciálu stahují do tak zvaných refugií a po jeho skončení se opět rozšiřují zpět do původního areálu. Tento trend je dobře doložen na celé severní polokouli (Meyran & Taberlet 1998), ale v Evropě má svá specifika díky jedinečné geografii Evropy.



**Obr. 1:** Na mapě Evropy jsou zakresleny hlavní evropská pohoří mající východo-západní orientaci. Černé plochy jsou místa s nadmořskou výškou nad 2000 metrů, přerušovanou čarou jsou znázorněny oblasti s nadmořskou výškou nad 1000 metrů. Převzato z Hewitt (1999).

Celá Evropa tvoří poloostrov s východo-západní orientací a všechny hlavní velká pohoří (Pyreneje, Alpy, Transylvánie, Karpaty a Kavkaz) jsou také východo-západně orientované (viz obr. 1). Hlavní jižní bariery tvoří Středozemní moře, do kterého vybíhají tři poloostrovy orientované na jih (Pyrenejský/Iberský, Itálie/Apeninský a Balkánský). Jak vyplývá z výzkumů (Taberlet *et al.* 1998, Hewitt 1999) právě tyto tři poloostrovy představují klasická refugia, ve kterých v době glaciálu přeživali živočichové a rostliny, které v severních oblastech nepřežily (viz obr. 2), a odkud na začátku teplých období zpětně osidlovaly Evropu.



**Obr. 2:** Na mapě Evropy jsou písmeny R1 až R3 označena tři klasická refugia nacházející se na třech poloostrovech vybíhajících do Středozemního moře. Vyčárkovaný prostor označuje místa trvale pokrytá ledem v době posledního glaciálu před 20 000 až 18 000 lety, plná čára kolem pobřeží znázorňuje pobřežní čáru v době, kdy byla hladina oceánů o 100 metrů niž než dnes. Zubatá čára znázorňuje předpokládanou hranici trvale zamrzlé půdy, neboli permafrostu. Převzato z Taberlet *et al.* (1998)

Toto zpětné osidlování se však řídí podle určitých pravidel a proto u různých druhů vykazuje podobné rysy. Hewitt (1996, 1999) na základě genetických studií pojednává o způsobu a rychlosti osidlování, které například pro borovici a lísku dosáhlo rychlosti 1500 m/rok a pro olši dokonce 2000 m/rok. Ale i po zemi se šířící tvorové jako například kobylka *Chorthippus parallelus* kolonizovala rychlostí 300 m/rok. Úspěšně kolonizovala nejspíš vždy jen jediná linie z daného refugia, proto všichni potomci této linie napříč celým kolonizovaným územím jsou geneticky homogenní, kolonizace dalších linií ze stejného refugia byla v podstatě znemožněna díky vnitrodruhové kompetici. Nový kolonizátor by musel vytlačit a nahradit původního, což je samozřejmě mnohem pomalejší a složitější proces, než zabírání volného prostoru.

## 1.6. Hybridní zóny

Kolonizaci často zahájily různé linie z různých refugií současně, většinou hned na počátku interglaciálu. Podle toho, jak rychle se dané linie šířily, kolonizovaly volné niky, až se v jednu chvíli setkaly a jejich další šíření se tím zastavilo. Důsledkem toho je skutečnost, že mnoho druhů živočichů i rostlin v Evropě má dvě nebo tři nebo i více (pokud došlo ke kolonizaci i z Asie) geograficky a geneticky dobře oddělených populací. Na místě, kde se různé linie setkaly, došlo k částečnému promíchání jejich populací a tím ke vzniku takzvaných hybridních zón (Taberlet *et al.* 1998, Hewitt 1999). Obr. 3 ukazuje obvyklou lokalizaci těchto hybridních zón. Obvyklé umístění těchto zón je závislé na mnoha okolnostech, které jsou dílem jedinečných událostí v průběhu jednotlivých kolonizací. Taberlet *et al.* (1998) porovnával fylogeografii deseti organismů od savců, přes obojživelníky, hmyz, až po stromy, a žádný ze sledovaných druhů neměl historii kolonizace po posledním glaciálu shodnou s ostatními. Určité trendy však byly pro více druhů společné. Například to, že z apeninského refugia ve třech z deseti případů neproběhla žádná rekolonizace díky přírodní bariéře v podobě horského masivu Alp (Šlechtová *et al.* 2004).



**Obr. 3:** Na mapě Evropy jsou šipkami znázorněny hlavní trasy rekolonizace probíhající po skončení glaciálu. Širokými pruhy jsou znázorněny nejčastější lokalizace hybridních zón, čili míst kde se setkávají geneticky odlišné linie kolonizující z různých refugií. Převzato z Taberlet *et al.* (1998)

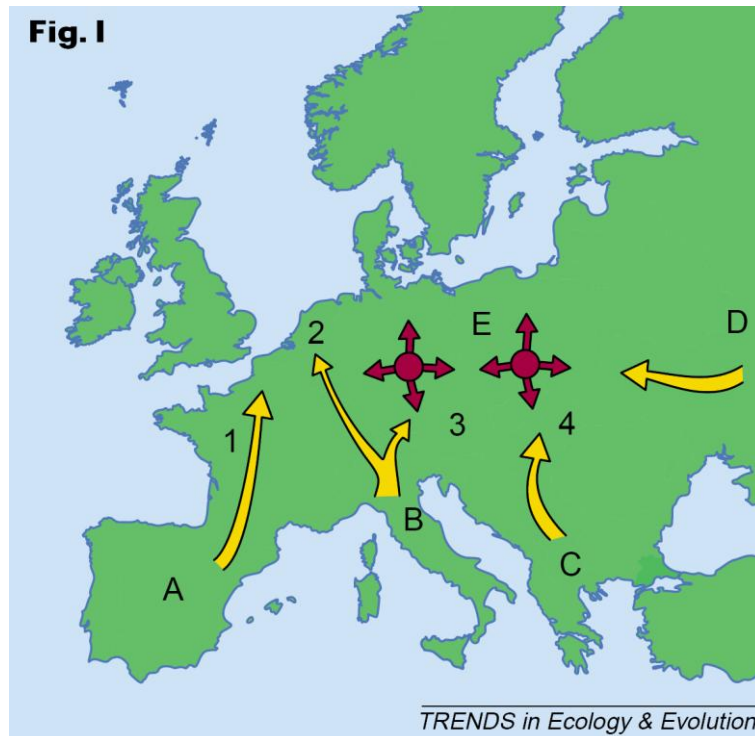
### 1.7. Život v refugiích a čas divergence

Důležité jsou ale i procesy, které probíhaly v samotných refugiích během interglaciálů. Při zvyšující se teplotě přestaly být podmínky v refugiích pro některé organismy optimální, a ty proto musely také migrovat, ne avšak na sever, nýbrž pouze do vyšších nadmořských výšek. Tato migrace měla úplně jiný charakter než kolonizace volných nik. Byla mnohem pozvolnější, jelikož se v žádném případě neotevíral velký neosídlený prostor, spíše se jen pozvolně posouvala hranice možného osídlení o malou vzdálenost. U populací trvale zůstávajících v refugiu postupně narůstala genetická variabilita, protože tyto populace byly ve stabilním prostředí a na změny podmínek v průběhu střídání glaciálů a interglaciálů reagovaly pouze zmíněnými drobnými posuny. Současně nedocházelo k promíchávání genů mezi populacemi z různých refugií. Během glaciálů tomu bránilo nevhodné podnebí a bariera pohoří, během interglaciálů zase kolonizující populace, které území zaplnily a pro další již

nezbyly volné niky (Hewitt 1999). S tím souvisí poslední aspekt týkající se klasických refugií a to čas divergence, tedy okamžiku, kdy došlo k rozrůznění populací jednoho druhu v různých evropských regionech. Je skoro téměř jisté, že k izolaci a následnému rozrůznění jednotlivých populací určitého druhu docházelo v podstatě hned v době první kolonizace, tedy v době prvotního příchodu určitého druhu do střední a severní Evropy a ne až v průběhu Pleistocénu (Taberlet *et al.* 1998).

## 1.8. Severní kryptická refugia

Výše popsaný poměrně jednoduchý model stahování se z nepříznivých podmínek a opětovného rozšiřování po jejich ústupu neodpovídá některým dalším zjištěním. Existují názory, že mimo hlavní poloostrovní refugia mohla existovat také alternativní refugia umístěná více na sever, například na území Maďarska nebo Belgie (Stewart & Lister 2001, Willis *et al.* 2000). Předpokládá se, že v určitých lokálně specifických podmínkách (například v krasových údolích) mohl být narušen homogenní ráz chladné a suché glaciální stepi a mohly se ostrůvkovitě vyskytovat zalesněné plochy. S tím také souvisí přítomnost fauny, která byla často závislá spíše na zalesnění než na teplotě. A naopak mnohé glaciální stepní druhy zůstávají na svém území i v době interglaciálů, pokud se zde již z jakýchkoli důvodů tato step, louka, pastvina, či obecně nezalesněná oblast udrží. Pokud tedy existovala v době glaciálu území se správným mikroklimatem pro trvalou existenci lesa, a Willis *et al.* (2000) dokazují že ano, mohly tyto ostrovy fungovat jako severní refugia i pro živočichy. Možné důkazy jsou jak archeologické, například četné nálezy zbytků stromů s přesnou datací pomocí radiokarbonové analýzy (Stewart & Lister 2001, Willis *et al.* 2000), tak genetické, dokazující existenci unikátních linií borovice lesní *Pinus sylvestris* (Linnaeus, 1753) ve Skotsku (Sinclair *et al.* 1999) či berušky vodní (*Asellus aquaticus*) ve Slovinsku (Verovnik *et al.* 2005), které nepocházejí z žádného klasického refugia (Taberlet *et al.* 1998, Hewitt 1999) a tedy musely diferencovat někde jinde, tedy nejspíše v alternativním severním refugiu. Obr. 4 ukazuje, jak alternativní severní refugia mohou ovlivnit klasické rekolonizační trasy. V případě existence těchto refugií také vznikají hybridní zóny, jejichž lokalizace je samozřejmě jiná a nejspíš neodpovídá klasickým hybridním zónám.



**Obr. 4:** Na mapě Evropy jsou znázorněny možné kolonizační události v reakci na existenci kryptických refugií. Je tak rozšířen jednoduchý model klasických refugií z jižních poloostrovů a dálného východu (na mapě označeny písmeny A,B,C,D), hypotetickou existencí severněji uložených kryptických refugií (na mapě označeno písmenem E). Tato refugia mohou vyvolat následující situace: 1) serverní refugia nejsou překážkou kolonizace, 2) směr kolonizace se odkloní z původního směru, 3) kolonizace se zastaví, 4) kolonizace pokračuje a vznikne tak hybridní zóna, nebo dojde k úplnému promíchání linií. Převzato z Stewart & Lister (2001)

### 1.9. Působení Pleistocénních cyklů na migraci berušky vodní

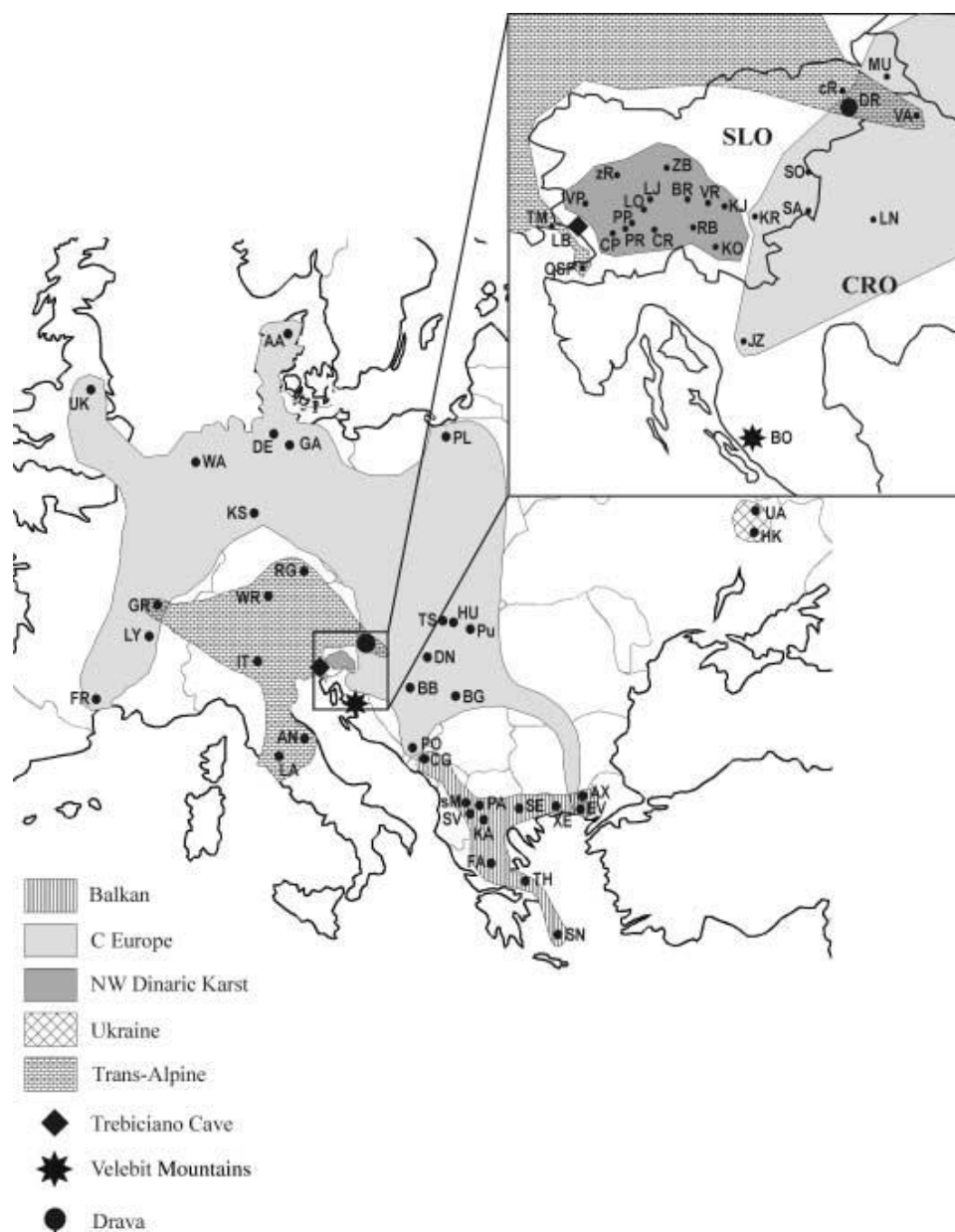
(*Asellus aquaticus*, Linnaeus, 1758)

V dnešní době je beruška vodní (*Asellus aquaticus*) rozšířena téměř po celé Evropě, vyjma pyrenejského poloostrova a malých území ve Středomoří. Centrum její diverzity jak morfologické tak genetické se nachází v Dinárském krasu, to je území rozkládající se na jihu Slovinska a severu Makedonie (Verovnik *et al.* 2005, Prevorčnik *et al.* 2009). Zde se nachází i šest poddruhů berušky vodní (Verovnik *et al.* 2004) včetně jeskynních forem. Pro zkoumání osidlování Evropy beruškou vodní si výše zmínění dva autoři vybrali odlišné přístupy. Verovnik *et al.*(2005) zvolili metodu klasické fylogeografie, porovnávali sekvence mitochondriálního genu cytochrom-oxidázy (COI) a jaderného genu pro RNA (28S). Prevorčniková *et al.* (2009) zvolili morfologickou metodu, a to zkoumání velikosti dýchací plošinky na exopoditu pátého pleopodu (viz kapitola 3.2.). Oba kolektivy autorů se v

odebírání vzorků zaměřili především na Dinárský kras, ale vzorky odebírali i v jiných částech Evropy, tak aby pokryli celý areál rozšíření berušky vodní v Evropě. Z práce Verovníka *et al.* (2005) jasně vyplývá závěr, že beruška vodní má šest geneticky dobře oddělených linií. Tři jsou malé a lokální, dvě z nich izolované přímo v Dinárském krasu (skupiny SZ Dinárský kras a Trebicianská jeskyně), třetí izolovaná populace je více na jih ve Velebitských horách. Zbylé tři linie opustily hranice svého refugia a kolonizovaly Evropu. Jedna postupovala směrem na západ a jih a osídlila území Alp a severní Itálie (Trans-Alpinská skupina). Druhá postupovala na sever a východ a rozrostla se po celém zbytku Evropy (středoevropská skupina). Část této skupiny ale směřovala na jih, kde vytvořila poslední samostatnou balkánskou skupinu (viz obr. 5). Na území východního Slovinska na řece Drávě byla objevena největší genetická variabilita a z fylogenetických analýz vyplynulo, že toto území je jednoznačně ve fylogenetickém stromu bazální, tedy že se nejdříve oddělilo od hypotetického společného předka. Trans-Alpinská skupina se středoevropskou zde tvoří hybridní zónu a v blízkosti se nachází také skupiny SZ Dinárského krasu a Trebicianské jeskyně. Trans-Alpinská skupina se středoevropskou tvoří ještě další dvě hybridní zóny a to v jižním Německu a východní Francii.

Prevorčniková *et al.* (2009) ve svých předešlých pracích zjistili, že porovnávání poměru velikosti dýchací plošinky na exopoditu pátého pleopodu je nejvhodnější morfologický ukazatel pro jejich výzkum vztahu mezi populacemi. Podle poměru velikosti dýchací plošinky na exopoditu pátého pleopodu si rozdělili vzorky do tří skupin: skupina s „velkými“ dýchacími ploškami, „středními“ a „malými“. Za nejmodernější a nejrozšířenější typ považuje berušky s „malými“ dýchacími ploškami (méně než 40 % plochy exopoditu), ty obývají většinu Evropy. Naopak za původní typ, který je rozšířen pouze na území Dinárského krasu a blízkého okolí, považují berušky s „velkými“ dýchacími ploškami (více než 55 % plochy exopoditu). Berušky se „středně“ velkými dýchacími ploškami jsou roztroušeny po různých oblastech Evropy. Autoři diskutují možnost, že změny poměru velikosti dýchacích plošinek jsou vyvolány reakcí na prostředí. Prevorčniková *et al.* (2009) své výsledky z morfologických studií srovnávají se závěry z fylogeografického výzkumu berušky vodní (Verovník *et al.* 2005). Závěry jejich práce výsledky fylogeografického výzkumu nikterak nevyvrací, naopak právě Dinárský kras či jeho blízké okolí je oběma kolektivy autorů považován za refugium umístěné severně od klasického balkánského refugia (Taberlet *et al.* 1998). Jiné refugium, jak vyplývá z obou prací, beruška vodní nemá.





**Obr. 5:** Na mapě Evropy jsou znázorněna území, která jsou osídlena beruškou vodní (*Asellus aquaticus*). Na mapě jsou vyznačeny oblasti, které odpovídají jednotlivým genealogickým liniím (dále skupinám) a jednotlivé body na mapě s písmeny jsou místa odkud byly odebrány zkoumané vzorky (písmena u těchto bodů jsou kódy jednotlivých lokalit). Území označené svislým šrafováním připadá balkánské skupině, světle šedé území středoevropské skupině, kostkované trans-alpínské skupině a kosočtvercované skupině ukrajinské, která nepochází z refugia na řece Drávě a je geneticky velice vzdálená, takže ani není jisté, zdali se jedná o stejný druh. V detailu na Slovinsko je tmavě šedou barvou znázorněna skupina severozápadního Dinárského krasu, kosočtvercem izolovaná populace Trebiciánské jeskyně a hvězdou izolovaná populace Velebitských hor. Černým kolečkem je znázorněno předpokládané refugium berušky vodní v povodí řeky Drávy. Převzato z Verovnik *et al.* (2005)

## 2. Možnosti šíření sladkovodních bezobratlých

### 2.1. Charakteristika biotopu

Limnetické, neboli kontinentální vodní ekosystémy se samozřejmě v četných ohledech diametrálně liší od ekosystémů terestrických. Je zde jiný chemický, světelný, teplotní, gravitační režim a mnoho dalších podmínek jako vodní proud, zamrzání hladiny, povodně apod., které nemají v jiných ekosystémech obdoby. Tato kapitola bude však zaměřena na odlišnosti vodních ekosystémů od terestrických s ohledem na možnosti prostorového šíření bezobratlých organismů v tomto stanovišti.

Jednou ze základních věcí, se kterou se musí obyvatelé vod vypořádat, je absence spojitosti jak říčních systémů, tak stojatých vod, od dočasných tůní až po velká jezera a nádrže. Schopnost vodních organismů překonat suchou zem je naprosto klíčová k přežití druhu, zejména u organismů obývajících méně stabilní prostředí. Pokud by se nedokázaly dostatečně šířit, nedocházelo by ke genetické výměně mezi populacemi a jednotlivé populace by se tak stávaly náchylnějšími na nemoci a parazity. V případě výkyvů podmínek, ať už dlouhodobých, jako je změna klimatu, či krátkodobých, jako je například toxifikace nebo vyschnutí, by populace vyhynula bez potomstva. Schopnost přežít a šířit se po suché zemi nemusí jedinec mít, a v drtivé většině ani nemá, v průběhu celého života. Právě naopak u většiny vodních bezobratlých do životního cyklu zařazeno stádium schopné se šířit (tzv. disperzní). U vodního hmyzu to zpravidla bývá okřídlený dospělec, který se šíří aktivně pomocí letu. U jiných skupin jako například koryši (Crustacea), houbovci\* (Porifera), mechovky (Bryozoa), je disperzním stádiem vajíčko nebo nějaký typ cysty, schopné přečkat někdy i překvapivě dlouhou dobu v suchém stavu a po kontaktu s vodou dát vzniknout novému organismu. Šíření lze tudíž rozdělit na aktivní šíření a pasivní šíření.

---

\* České jméno pro kmen Porifera - houbovci je alternativní a ještě ne zcela zaběhnutý novotvar pro původní název: živočišné houby. Do českého jazyka se jej snaží prosadit například Zrzavý (2006)

## 2.2. Metody zkoumání

Stejně jako při zkoumání rekolonizačních cest se i při zkoumání možnosti šíření vodních organismů kombinují klasické metody s novými molekulárními studiemi. Klasickou metodou je odchyt, fyzické označení a znovudochycení jedince. Tato metoda sice slouží primárně k odhadu velikosti populace, ale lze ji dobře využít i ke sledování pohybu jedinců v krajině (Bilton *et al.* 2001). Dospělce vodního hmyzu lze označit použitím jednoduchých barev. U jedinců žijících celý život ve vodě by mohlo docházet ke smývání barev, používá se proto různé děrování nebo broušení exoskeletu, nebo navazování korálek (Bilton *et al.* 2001). Tyto způsoby značení jsou ale značně problematické z důvodu nutnosti označit velký počet jedinců a také díky možnosti, že takto označený jedinec změní své normální chování. Začínají se používat i modernější metody, a to značení pomocí izotopů nebo miniaturních přívěsných vysílaček. Dále se také zkoumá pasivní šíření na tělech nebo v zažívacích trakttech suchozemských živočichů. Všechny tyto metody jsou ale nedokonalé v tom, že pokud se nám po náročném značení a počítání jedinců podaří získat alespoň částečnou představu o počtech šířících se jedinců, podá nám to jen velmi omezenou informaci o reálném rozptylu a úspěšné migraci jedinců. Na druhou stranu genetické metody, které jsou založené na stejném principu jako genetické metody zkoumající fylogeografii, tedy porovnávání genů rychle kumulujících mutace u jedinců z různých stanovišť, nám může odhalit intenzitu genetické výměny a na jak velkých územích. Nedo víme se však nic o podobě a kvalitativní stránce těchto procesů.

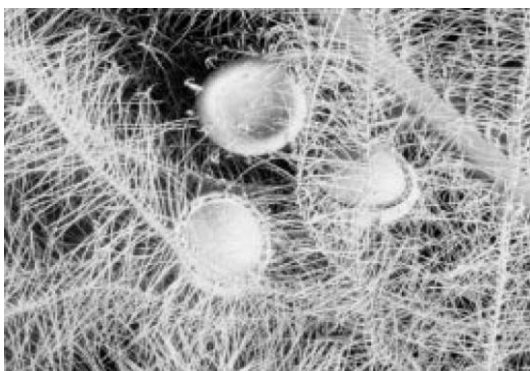
## 2.3. Aktivní šíření

Jak již bylo řečeno, aktivně se šíří především vodní hmyz, který má životní cyklus rozdělen na vodní larvu a okřídleného dospělce neboli imágo. Výjimkou jsou dvě významné skupiny vodního hmyzu: ploštice (Heteroptera) a brouci (Coleoptera), kteří mají celý životní cyklus spojený s vodním prostředím. Imága obou těchto řádů mají okřídlené formy schopné letu, ale především u ploštic je velmi častý výskyt bezkřídlých jedinců i celých populací. Signifikantně je v dočasných tůních přítomno větší procento okřídlených, disperse schopných jedinců, než v podmínkách stabilních biotopů (Scudder 1987). To dokazuje schopnost změny morfologie jako reakci na vnější podmínky. Tato schopnost se vyskytuje u mnoha vodních bezobratlých a bude diskutována v dalším textu v souvislosti s pasivní migrací. Pravidlem,

kterým se zřejmě hmyz při aktivním šíření řídí, je preference směru šíření a to jednosměrně proti proudu toku (Williams & Williams 1993). Larvy žijící v tocích se celý svůj život pohybují pouze ve směru proudu, kterým jsou strhávány, a proto je pro dospělé důležité posouvat se proti proudu tak, aby nedošlo k vyhubení populace v daném toku. I když se proudu aktivně brání pohybem a vyhledáváním mikrostanovišť, kde není proud tak silný, a pasivně tvarem svého těla, jejich schopnost migrovat tokem proti proudu je zanedbatelná.

## 2.4. Pasivní šíření

Schopnost pasivního šíření je velmi úzce spojena se schopností vytvářet resistantní stadia (trvalá, dormantní, ve vegetačním klidu). Tato stadia nejčastěji vytvářejí vodní bezobratlí, kteří mají celý životní cyklus vázaný na vodní prostředí, tedy ne hmyz (výjimku tvoří skupiny Coleoptera a Heteroptera, kteří ovšem mají dospělé schopné letu) a zároveň obývají přechodné a proměnlivé prostředí. Důkazem nutnosti trvalých stádií, pro dlouhodobé přežívání bezobratlých živočichů v těchto přechodných vodních prostředích je absence ryb, které trvalá stadia nemají a jsou závislé na stabilním prostředí a pasivně se šíří jen velmi těžko. Nejčastějšími vektory uskutečňujícími pasivní šíření jsou v malé míře vítr (Brendonck & Riddoch 1999), vodní proud neboli drift a pohybující se živočichové (Bilton *et al.* 2001). Živočišnými vektory mohou být jiní vodní bezobratlí (viz obr. 7), nebo také vodní obratlovci, především útroby či povrch těl vodních ptáků (viz obr. 6) nebo velkých savců, na kterých se mohou pasivně šířit i dospělci vodních bezobratlých (Thiéry 1997). Za pasivní šíření by se dalo možná také považovat unášení větrem některých letu špatně schopných imág vodního hmyzu (Kelly *et al.* 2001). Za adaptaci, podporující pasivní šíření a schopnost přežít nepříznivé podmínky se považuje závislost vytváření resistantních stádií na podmínkách stanoviště. Pokud se nestálé prostředí začne negativně měnit ať už abioticky (vyschnutí, zamrznutí, anoxie) či bioticky (predace, kompetice), vede to u vodních bezobratlých ke zvýšené produkci resistantních stádií a tedy i k větší šanci obsadit příznivější stanoviště. Další důležitou adaptací k pasivnímu šíření resistantních stádií je přímo jejich podoba, tedy například různá tvarová přizpůsobení (háčky na zachytávání), lepkavé obaly pro zlepšení schopnosti ulpět na povrchu daného živočicha či schopnost neporušeně projít zažívacím traktem vodních ptáků.



**Obr. 6:** Statoblast mechovky *Cratella mucedo* zachycený v ptačím peří. Převzato z Bilton et al. (2001)



**Obr. 7:** Larvy vodních roztočů *Eylais* sp. na těle klešťanky obecné (*Sigara falleni*). Roztoči zde parazitují a zároveň jsou transportováni. Převzato z Bilton et al. (2001)

## 2.5. Trvalá stádia – přehled jednotlivých významných skupin

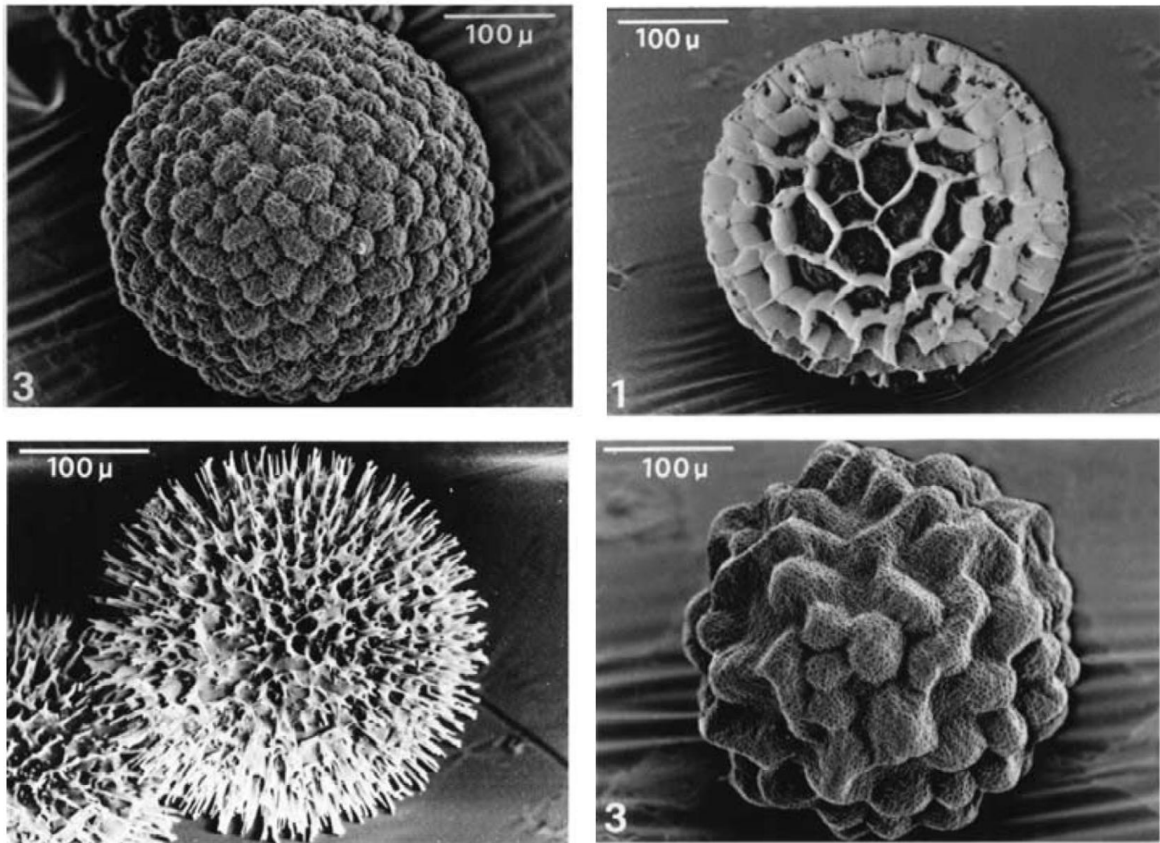
Zde je nutné říct, že pod termínem trvalé nebo rezistentní stadium se ukrývá široká škála fyziologických stavů, které jsou indukovány různými činiteli a během evoluce vznikly několikrát u různých skupin nezávisle. Obecně klidovým stádiem (jinak hibernace, cryptobiosa, anhydrobios) nazýváme stadium bezprostředně vyvolané reakcí na limitující faktory, zatímco stav automaticky vnitřně vyvolaný nazýváme diapauza (Brendonck & De Meester 2003)

### 2.5.1. Rezistentní vajíčka a cysty

#### Anostraca (Crustacea: Branchiopoda) - Žábronožky

Žábronožky jsou typickými obyvateli snad všech druhů dočasných vod a jsou nejvíce taxonomicky rozrůzněnou skupinou „velkých“ lupenonožců (všechny skupiny mimo Cladocera - perloočky). Žijí na všech kontinentech (Brendonck *et al.* 2008). Jejich taxonomie je do této chvíle z největší části založena na morfologii druhých antén samců (Brendonck *et al.* 2008). Žábronožky mají rezistentní vajíčka, která klesají ke dnu a velmi dobře snášejí vyschnutí. Detailní morfologie vajíček žábronožek je značně rozmanitá (obr. 8) a s rozvojem elektronové skenovací mikroskopie (SEM) je možné tyto povrchové struktury vajíček velice

dobře dokumentovat. Povrchové struktury těchto vajíček nám mohou dobře sloužit k determinaci skupin žijících na dané lokalitě i v době, kdy nejsou k dispozici dospělí jedinci. Vedou se však spory, zdali je tato metoda dostatečně spolehlivá. U některých skupin se totiž vyskytuje vnitrodruhová variabilita. Morfologie vajíček často není druhově specifická, buď se v jedné taxonomické skupině, vytvořené podle morfologie dospělců, vyskytují různé typy vajíček a nebo se naopak u jedinců z různých taxonomických skupin vyskytují vajíčka podobná (Mura 2001).

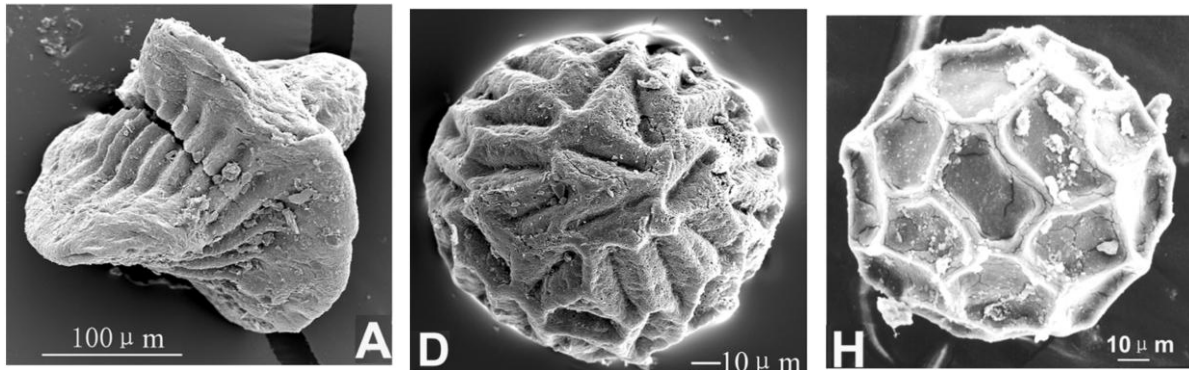


**Obr. 8:** Příklady některých morfotypů žabronožčích vajíček (levý horní *Chirocephalus croaticus*; pravý horní *Chirocephalus diaphanus*; levý spodní *Chirocephalus carnuntanus*; pravý spodní *Chirocephalus josephinae*). Převzato z Mura (2001)

#### Notostraca, Spinicaudata, Laevicaudata (Crustacea: Branchiopoda) - listonozi a škeblovky

Listonozi (Notostraca) mají pouze dva rody a považují se za živoucí fosílie. Jejich na první pohled impozantní fenotyp se nezměnil již více než 250 milionů let (Longhurst 1955 podle Brendonck *et al.* 2008). V dnešní době je jejich taxonomie založena téměř výhradně na genetických analýzách.

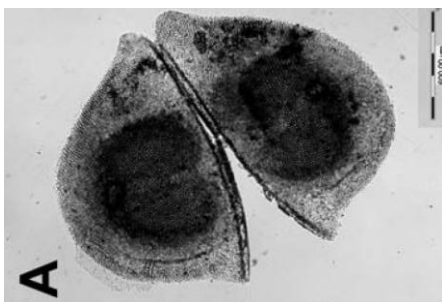
Skupina škeblovek (Spinicaudata a Laevicaudata) obsahuje něco přes sto druhů drobných korýšů. Díky časté morfologické plasticitě a také díky malému počtu studií je jejich taxonomie, založená na genetických analýzách jen částečně. Zatím je značně nejasná a stále se vyvíjí (Brendonck *et al.* 2008). Obě skupiny vytvářejí trvalá vajíčka, která se velikostí a povrchovou ornamentací podobají žábřonožčím (obr. 9), ale jejich využití pro taxonomické určování je ještě složitější než u žábřonožek.



**Obr. 9:** Příklady některých morfotypů škeblovčích vajíček (levý *Limnadia lenticularis*; prostřední *Limnadia urukhai*; pravý *Leptestheria nanjingensis*). Převzato z Shen & Huang (2008).

#### Cladocera (Crustacea: Branchiopoda) – perloočky

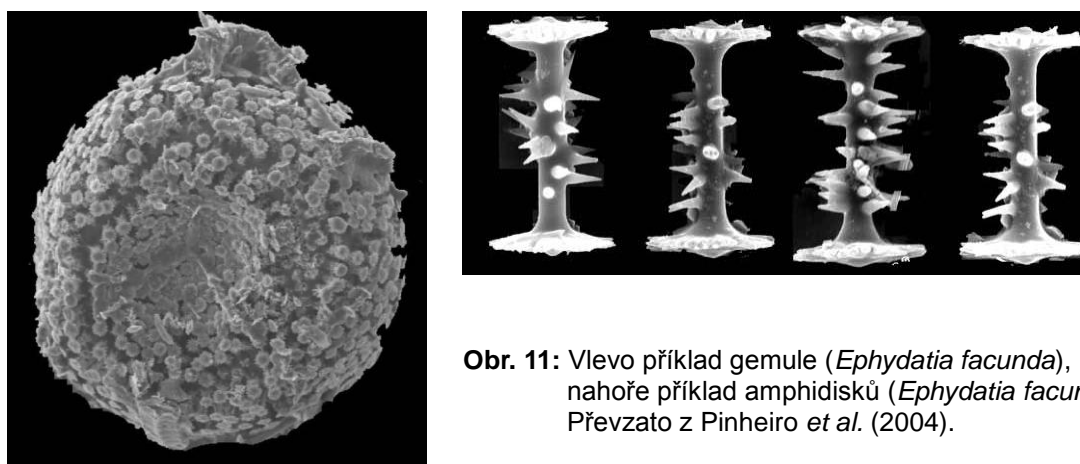
Perloočky se rozmnožují cyklickou partenogenezí. Při zhoršení podmínek prostředí dochází k pohlavní fázi cyklu a oplozená vajíčka, která jsou rezistentní a podstatně větší než neoplozená, jsou ukládána do speciální ochranné obálky tvořené částí schránky mateřského jedince; tento útvar se nazývá ehippia (obr. 10). Tvar ehippia a počet vajec a jejich umístění v něm bývá druhově specifický. Jsou i druhy perlooček, které ehippia vůbec nevytváří a rezistentní vajíčka mají volná (Gyllström & Hansson 2004). Ehippia většiny perlooček plavou na hladině a mohou být snadno přenášena větrem nebo na peří či srsti obratlovců.



**Obr. 10:** Příklad ehippia (prázdné ehippium otevřené, tak že obal je „otevřený jako kniha“). Převzato z Marková *et al.* (2006).

### Kmen Porifera – houbovci

Tito živočichové s velice jednoduchým tělem reagují na nepříznivé podmínky vytvořením klidových stádií obecně známých jako gemmule (Simpson 1984 podle Cáceres 1997). Toto klidové stadium však vytvářejí pouze porifera ze třídy Demospongiae, a to také ne všichni, někteří mořští i sladkovodní zástupci tuto schopnost nemají. Obecně se gemmule považují za přezimující stadium, ale kdy přesně je porifera začnou vytvářet, závisí i na jiných podmínkách a načasování je tedy značně proměnlivé. Některé gemmule snesou krátkodobé vyschnutí či anoxii, některé jsou schopné přečkat i více než jednu zimu. Gemule (obr. 11) je kulovitý útvar, jehož povrch tvoří malé, sklerotizované částičky (amphidisky), které do sebe zapadají a jsou navzájem propletené sponginem. Uvnitř gemule je uloženo několik multipotentních buněk. Některé Demospongiae dokážou také krátkodobě vytvořit latentní čili nečinnné stadium regresí a uzavřením komor v kanálovém systému svého těla (Cáceres 1997).



**Obr. 11:** Vlevo příklad gemule (*Ephydatia facunda*), nahoře příklad amphidisků (*Ephydatia facunda*). Převzato z Pinheiro *et al.* (2004).

### Kmen Cnidaria – žahavci

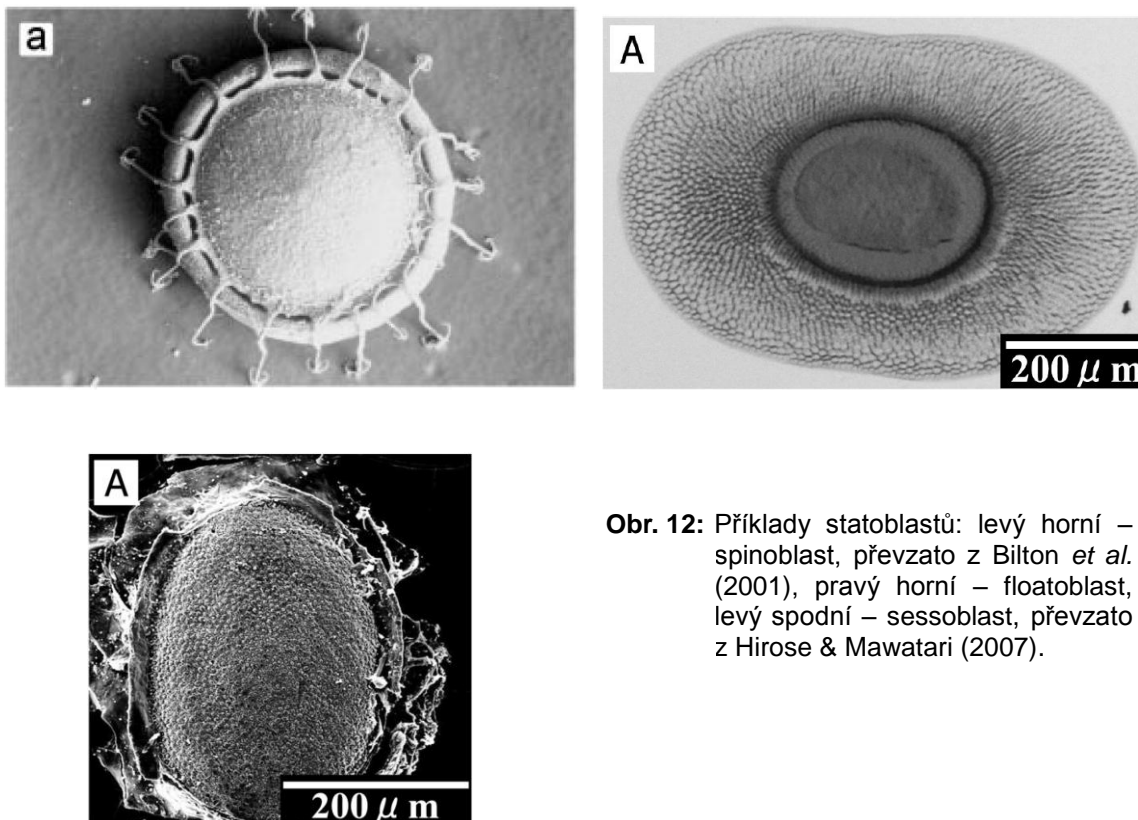
Žahavci mají většinu zástupců mořských. U nich se trvalá stádia ve většině skupin nevyskytují, jen některé medúzy (třída: Scyphozoa) jsou za nepříznivých podmínek schopné vytvářet dva typy cyst. Ve fázi polypa jsou vytvářeny podocysty a ve fázi planuly planulocysty. Brewer a Feingold (1991) testovali vliv teploty na produkci medúzích cyst v severoamerické řece Niatic. Laboratorně potvrdili, že s nárůstem teploty v průběhu jara stoupá produkce obou typů cyst. V době poklesu teploty se začínají z cyst tvořit polypová stádia a dochází ke strobilaci, čili uvolňování dospělých medúz. Všichni zástupci třídy Hydrozoa, která je krom dvou rodů výhradně sladkovodní, jsou schopni vytvářet klidová stadia různých typů, například některé druhy nezmara (*Hydra* sp.) vytvářejí pohlavní klidová



vejce. Klidová stadia této třídy však nevydrží živatascopná déle než jeden rok (Cáceres 1997).

### Kmen Bryozoa – mechovky

V této skupině se objevují dva typy rezistentních stádií statoblasty a hibernakula. Funkčně se nikterak neliší, rozdílný je ale jejich vznik. Statoblasty se vytvářejí v tělní dutině dospělých mechovek sladkovodní třídy Phylactolaemata, kdežto hibernakula vyrůstají vně kolonie mechovek převážně mořské třídy Gymnolaemata. Statoblasty se dále dělí podle funkce a morfologie na tři typy: floatoblasts, sessoblasts a spinoblast (obr. 12)



**Obr. 12:** Příklady statoblastů: levý horní – spinoblast, převzato z Bilton *et al.* (2001), pravý horní – floatoblast, levý spodní – sessoblast, převzato z Hirose & Mawatari (2007).

### Monogononta (Rotifera) – točivky

Monogononta se od své sesterské skupiny Bdelloidea liší schopností vytvářet trvalá vajíčka. Tito vírníci obývají od sladkých vod po pobřeží vody moří a množí se cyklickou partenogenezí. Během nepříznivých podmínek začnou plodit samce a po oplození vznikají sexuální rezistentní vajíčka. Ta jsou také schopna přežít více let, ale nejsou tak tolerantní na vysoké teploty jako rezistentní stadia Bdelloideí.

## 2.5.2. Rezistentní dospělá a juvenilní stádia

### Copepoda (Crustacea: Maxillopoda) - klanonožci

Klanonožci mají pouze pohlavní rozmnožování a vyvíjejí se přes larvu. Během vývoje prochází přes pět (jen řád Cyclopoida) až šest larválních stadií zvaných nauplius. Následuje pět stadií zvaných kopepoditová, tato stadia jsou již morfologicky podobná dospělcům. Řád Cyclopoida (buchanky) má rezistentní nejčastěji čtvrté a páté kopepoditové stádium, někdy ale také druhé a třetí. Některé druhy však mají rezistentní dospělé samice, dokonce i s oplodněnými vajíčky. Trvalá vajíčka známa nejsou. Naopak u řádu Calanoida (vznášivky) jsou trvalá vajíčka častější, ale objevují se i rezistentní dospělci či čtvrtý a pátý kopepodit (Gyllström & Hansson 2004).

### Bdelloidea (Rotifera) – pijavenky

Pijavenky jsou jedna z dvou hlavních tříd vířníků. Jsou to vířníci výhradně sladkovodní až semiterestriční. Při vysychání stanoviště upadnou dospělé samice, které se množí pouze partenogeneticky, do stavu anhydrobiosy a vytvoří tak soudečkovité rezistentní stadium, ve kterém vydrží i několik let.

### Kmen Mollusca – měkkýši

Žádná ze sedmi tříd měkkýšů nevytváří specializovaná rezistentní stádia, ale mnoho druhů plžů (Gastropoda) i mlžů (Bivalvia) je schopných hibernace. Někteří sladkovodní mlži a předořábří plži se dokážou zahrabat do sedimentu, pevně sevřít své lastury, či zavřít operculum (víčko ulity) a vydržet tak až po dobu jednoho roku. Plicnatí plži, kteří operculum nemají, se dokážou zavíčkovat pomocí hlenu, tato zátka se nazývá epiphragma. Někteří slimáci se dokážou zahrabat do půdy a vytvořit ze svého těla kokon (Cáceres 1997). Nutno zmínit, že některé parazitické larvy sladkovodních mlžů se pasivně šíří na těle hostitelských ryb.

### Kmen Annelida – kroužkovci

Všichni zástupci této skupiny, kteří se mohou potýkat s výkyvy prostředí, tedy především sladkovodní a suchozemští zástupci, ale i některé pobřežní druhy, odolávají nepříznivým podmínkám jednoduchým zavrtáním se do půdy či sedimentu. Tam se obalí slizem a přečkávají různě dlouhou dobu jako kulovité či válcovité cysty (Cáceres 1997).

## Kmen Tardigrada – želvušky

Želvušky vytvářejí opravdu pozoruhodně odolná rezistentní stadia. Ve stavu kryptobiozy vydrží některé druhy nejen dlouhý čas a obrovské rozpětí teplot, ale také vysoký tlak a dokonce i silnou radiaci. Díky těmto schopnostem je želvuška považována za nejodolnějšího tvora planety. Stav kryptobiozy se u želvušek dělí na čtyři typy podle toho jakým faktorem je vyvolána: anhydrobioza – nedostatek vody, vyschnutí, cryobioza – zmrznutí, osmobioza – osmotický tlak, anoxybioza – nedostatek kyslíku (Cáceres 1997). Mimo stav kryptobiozy dokáží některé druhy želvušek vytvářet také cysty, těmi se blíže zabívali Guidetti *et al.* (2006). Cysty mají několik silných vrstev kutikuli, které želvušky sintetizují během tvoření cysty.

## 2.6. „Vaječné banky“

Tento z angličtiny přeložený termín (egg bank) se používá pro jev poprvé popsáný v rostlinné říši. Je to schopnost uložit do substrátu zárodky budoucích jedinců, kteří jsou zde schopni vydržet několik sezón, v některých případech i nesmírně dlouhou dobu. Trvalá vajíčka vodních bezobratlých se do substrátu dostanou tak, že po jejich vypuštění/naklazení sedimentují na dno. Po opětovném vytvoření příznivých podmínek se ne všechna vajíčka líhnou, zpravidla část přečká do další vegetační sezóny. Trvalá vajíčka vodních bezobratlých tak neslouží pouze k šíření v prostoru, ale také k šíření v čase, a to má přímý vliv na genetickou strukturu dalších populací. Tohoto jevu využívá mnoho vědních oborů přes taxonomii, paleolimnologii, populační ekologii až po ochranu přírody (Brendonck & De Meester 2003). Pokud dobře porozumíme struktuře a dynamice vaječné banky, která je ovlivňována mnoha faktory, můžeme ze substrátu čerpat informace o historii i o současném životě na stanovišti. Strukturou a dynamikou vaječných bank rozumíme především množství vajíček, jejich rozptyl, místa a čas vzniku a depozice, predaci, choroby, rozrušování sedimentu, v tomto ohledu je vytvoření kompletní analýzy všech faktorů ovlivňujících vaječné banky nadmíru složitý úkol. Také samice různých druhů koryšů preferují pro odkládání svých vajíček různé substráty či rostliny a místo, kde se vajíčka uloží je také ovlivněno strmostí či prostupností dna (Thiéry 1997)

### 3. Biologie a ekologie berušky vodní (*Asellus aquaticus*)

#### 3.1. Systematické zařazení berušky vodní a charakteristika řádu Isopoda

Zařazení berušky vodní (*Asellus aquaticus*) do systému je zde uvedeno podle Martin & Davise (2001).

Podkmen: **Crustacea** (korýši)

Třída: **Malacostraca** (rakovci)

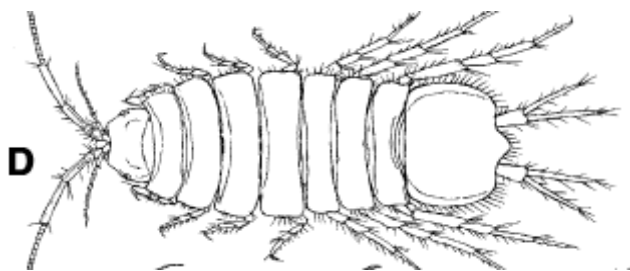
Řád: **Isopoda** (stejnonožci)

Podřád: **Asellota**

Čeleď: **Asellidae**

Druh: *Asellus aquaticus* (Linneus, 1758) – beruška vodní

Řád Isopoda je velice rozmanitá skupina korýšů, která se vyskytuje ve všech oblastech od terestrických ekosystémů až po hlubiny oceánu. V tuto chvíli je známo více než 10 300 druhů, z čehož 950 druhů tedy přibližně 9 % žije v kontinentálních vodách (Wilson 2008). Vysoký počet limnetických druhů je do jisté míry zapříčiněn velkým množstvím endemitů. Poměrně široký areál výskytu berušky vodní (*Asellus aquaticus*) je v této skupině spíše výjimkou. Největší objevený stejnonožec *Bathynomus giganteus* žije v hlubinách Atlantiku a měří okolo půl metru (Barradas-Ortiz *et al.* 2003). Určitě široké veřejnosti neznámějšími zástupci Isopoda v naší republice jsou všudypřítomné suchozemské stinky (čeleď: Porcellionidae) a svinky (čeleď: Armadillidiidae), kterým je i beruška vodní (*Asellus aquaticus*) na první pohled podobná. Morfologicky je tato skupina poměrně konzistentní s tělem dorsoventrálně zploštělým (obr.13), i když některé hlubokomořské a podzemní formy mají různé odchylky z všeobecného tělního plánu. Sladkovodní druhy jsou nejčastěji všežravci živící se detritem (73,5 %), jsou zde ale zastoupení také ektoparazitě, mrchožrouti i dravci (Wilson 2008). Isopoda pečují o svá vajíčka, samice je nosí ve speciálním břišním vaku zvaném marsupium, dokud se z nich nevylíhnou mladí, kteří se již od počátku podobají dospělcům, mají tedy přímý vývoj a vnitřní oplození.



**Obr. 13:** Beruška vodní\* (*Asellus aquaticus*), převzato z Wilson (2008).

### 3.2. Stavba těla berušky vodní (*Asellus aquaticus*)

Tělo berušky vodní se skládá ze tří částí. Hlavy, thoraxu a telsonu. Hlavu tvoří cephalotorax, tedy srostlý hlavový a první thorakální článek. Nese dva páry tykadel a čtyři páry příústních končetin. Thorax je složen ze sedmi volných článků, z nichž každý nese po jednom páru kráčivých končetin, pereopodů. Kromě prvního páru sloužícího k příjmu potravy, jsou pereiopody hlavním pohybovým orgánem. Beruška s jejich pomocí leze po povrchu dna nebo po vegetaci, aktivně plavat nedokáže, i když při nebezpečí často obratně uniká pomocí krátkých temp. Samice mají na bázi končetin chitinosní lamely (oostegity), které tvoří uzavřený prostor na hrudi, výše zmíněné marsupium. Telson vznikl srůstem šesti abdominálních článků a vypadá jako mohutný poslední tělní článek. Z jeho spodní strany je pět párů pleopodů a poslední je pár uropodů. Pleopody mají tvar blanitých lístků a slouží k dýchání (Lellák *et al.* 1972).

### 3.3. Rozmnožování a způsob šíření

Beruška vodní (*Asellus aquaticus*) je odděleného pohlaví, ke kopulaci může dojít jen v krátkém období, kdy jsou během svlékání otevřené pohlavní otvory samice. Proto se samci pevně drží na hřbetu samice již dlouhou dobu před kopulací. Okolo 50 až 150 oplozených vajíček samice klade do marsupia, kde se dále vyvíjejí (Lellák *et al.* 1972). Berušky nevytvářejí žádná rezistentní stadia, vajíčka se líhnou uvnitř marsupia a samici opouštějí mláďata velká zhruba jeden milimetr, morfologicky podobná dospělci. V našich podmínkách se během sezony vystřídají dvě generace berušek: jarní a podzimní.

---

\* Na obrázku má beruška vodní z grafických důvodů mírně zkrácená tykadla.

Podzimní generace přečkává zimu ve vlhkém sedimentu nebo v řekách, tito jedinci dosahují větších velikostí těla oproti druhé generaci, která se líhne na jaře a po rozmnožení hyne (Pešková 2008). Předpokládá se, že se berušky šíří podél toku přímo řekou nebo při povodních. Není vyloučeno, že se na krátké vzdálenosti dokážou přesunovat po suché zemi, avšak žádný výzkum na toto téma nebyl dosud proveden.

## **4. Biotop: Periodická sněžní tůň**

### **4.1. Charakteristika tůň**

Periodická sněžní tůň (jinak periodická jarní tůň, periodická tůň, anglicky: vernal pool, temporary pond) je přesně definovaný termín, který označuje tůň vymezenou mnoha abiotickými i biotickými faktory, včetně fauny, která dokáže přežít pouze v těchto specifických podmínkách. Tůň je svým charakterem přesný případ nespojitého „ostrovního“ biotopu. Tvůrcové, kteří ho obývají, musejí být schopni překonávat bariery mezi jednotlivými tůňemi, aby zajistili genetický tok a byli schopni osídlit nově vzniklá stanoviště. K tomu se ještě přidává druhý aspekt a to dočasnost biotopu způsobená jeho vysycháním. Bezobratlí živočichové, kteří se na tyto podmínky adaptovali, musejí mít schopnost přežít nepříznivé podmínky a rozšířit na vysoké úrovni. Periodická tůň tak představuje modelové prostředí na výzkum schopnosti šíření druhu. Pokud porovnáme genetickou variabilitu druhů obývajících pouze tento biotop, ale mají odlišnou strategii šíření (například porovnat druh šířící se pasivně s druhem šířícím se aktivně) můžeme usuzovat, který z těchto způsobů šíření je výhodnější a poznatky se pokusit aplikovat i na jiné skupiny. Organismy obývající tyto tůně jsou však závislí na tom, že se podmínky jako například změny ve vysychání, zamrzání, vyplavování, či zavodňování nezmění. To se ovšem díky špatnému hospodaření a neopatrné činnosti člověka často stává a to je důvodem, proč tyto lokality mizí z mapy Čech i Moravy a skupina živočichů, která je obývá, musí být chráněna zákonem (Rulík 1999, Mocek & Mitáková 2005).

Ideální periodická sněžní tůň je deprese v terénu vytvořená přirozenou cestou (např. pozůstatek slepého ramene řeky), nebo pomocí lidské činnosti především při stavbě železničních a silničních násypů nebo hrází. Je naplňována primárně podzemní a částečně srážkovou vodou v období prvního tání, zpravidla někdy koncem prosince až ledna. Voda

pochází z roztátého sněhu, který přiteká podloží v říční nivě. Od chvíle prvního zaplnění tůň vodou dochází k pravidelnému zamrznání přes noc a rozmrznání přes den. Tůň se zpravidla nachází na louce nebo v listnatém lese, kde díky tomu, že jsou stromy ještě bez listů, je dostatek slunečního záření. Podloží tůň bývá písčité, ale zároveň překryto silnou vrstvou opadaného listí a zbytků odumřelých vodních rostlin. Tůň musí existovat přibližně 9 až 12 týdnů a průměrná teplota vody by neměla přesahovat 5 °C, aby se společenstvo, které tůň obývá, mohlo rozvinout. Koncem dubna, kdy se začne výrazněji oteplovat a hladina podzemní vody začne klesat, tůň vyschne, to znamená, že její dno je nad hladinou podzemní vody. Případné jarní či letní povodně nemusí tůň příliš ohrozit, pokud nedojde k příliš velkému odplavení horní vrstvy sedimentu, nebo naopak zasypání tůň štěrkem. Pro rozvoj některých druhů je důležité, aby v tůni nebyly žádné ryby, pokud jsou do tůň jarní povodní přineseny, obvykle významně potlačí společenstvo drobných korýšů. Ale vzhledem k tomu, že tůň vysychají, ryby hynou a neohrožují tak existenci tohoto habitatu trvale. Kromě ryb se může vrcholovým predátorem stát i velké množství vodních ptáků nebo obojživelníků.

#### 4.2. Jarní tůň v České republice

Za hlavní faktor umožňující existenci těchto tůň lze považovat jejich umístění v krajině. Tůň jsou napájeny podzemní vodou a pokud dojde k rozvodnění, tak i povodňovou. Na stanovišti se musí sezónně střídát nadbytek vody spojený se zvýšenou hladinou řek a podzemní vody a poté suché, teplé, aridní léto se sníženým průtokem. Tyto podmínky jsou splněny pouze v nížinách v okolí velkých řek (v zeměpisných vymezeních se pro jednoduchost pohybujeme pouze v prostoru naší republiky, ale periodické sněžné tůň se samozřejmě nacházejí i v okolí jiných velkých řek mírného pásu) a to především v okolí řek Moravy, Odry, Dyje a Labe (Měkotová & Rulík 1995, Sovíková 1996, Měkotová *et al.* 1996, Mocek & Mitáková 2005). Z menších řek mají význam ještě jejich přítoky do nadmořské výšky přibližně 250 m n. m. Okolí takových toků se nazývá inundační pás, je to zjednodušeně masa vody tekoucí půdou pod i kolem řeky a obsahuje mnohonásobně větší objem vody než samotná řeka. Hladina řeky je v podstatě totožná s hladinou podzemní vody, proto když se při kultivaci říčního toku různými jezy, hrázemi, či úpravou koryta pro lodní dopravu příliš sníží její hladina, nedochází k napouštění tůň a ty zůstávají trvale suché. Dříve byly tyto tůň hojně podél celých zmíněných toků, ale již od konce 19. století a hlavně v průběhu druhé poloviny

20. století jich začalo ubývat, především z důvodu zemědělského využití těchto lokalit a regulací řek (Mocek & Mitáková 2005). Dnes jsou tyto tůňe pouze na malých lokalitách, které mají spíše charakter izolovaných ostrovů a musí být státem chráněné. V Čechách je to ne příliš bohaté východní Polabí (Pardubicko a okolí Hradce Králové, Týnec nad Labem, Lázní Bohdaneč, Poděbrad...) a na Moravě CHKO Litovelské Pomoraví a největší a nejvýznamnější CHKO Poodří. Pro tyto Moravské lokality je typická přítomnost tak zvaných smuh, což je místní název pro tůňe vzniklé z oddělených ramen řeky. Jsou dlouhé a může v nich docházet k mírnému proudění vody a mohou se dočasně spojovat s řekou. Vyjmenované lokality jsou významné z důvodu specifického společenstva drobných korýšů, podobné tůňe, ve kterých však tyto živočichové nežijí, můžeme najít v nivě téměř jakékoli řeky. Problém je, že většina českých řek je dlouhodobě regulovaných a nivy jsou odvodněné.

#### 4.3. Vlastnosti a původ vody v tůňích

Dalším faktorem je kvalita vody a způsob, jakým se dostává do tůňe. Základním způsobem je prosakování podzemní vody v průběhu zimy, kdy nastávají částečné oblevy. Vody nebývá tolik, nedochází k jejímu rozlití z břehů, tůň je tedy plněna vodou pocházející z roztátého sněhu, příležitostně doplňována místními srážkami (Valoušek 1951). Během zavodňování tůňe se z rezistentních vajíček začínají okamžitě líhnout žábřonožky, později listonozi a jiní vodní bezobratlí (pokud jsou jejich vajíčka přítomna v sedimentu). Toto líhnutí probíhá pouze ve vodě čisté, pocházející ze sněhu či deště (Kapler 1939). Vajíčka se nezačnou líhnout ve vodě staré, říční či rybníční. Brauer (1877 podle Šrámek & Houšek 1950) při pokusu s líhnutím vajíček žábřonožek v akváriu zjistil, že se vajíčka začala líhnout až poté, co byl do akvária přidáván led. V průběhu jarních oblev pak obvykle dochází k vylití řeky z břehů, ale to jsou již obyvatelé tůňí vylíhnutí a často i pohlavně dospělí. Role povodní také není dosud úplně zřejmá. Starší autoři mají za to, že povodně jsou nutné k šíření těchto živočichů po krajině (Valoušek 1951). Pokud byli totiž odebíráni z rozvodněných stanovišť, objevovali se jen řídce, zato však v široké oblasti, což znamená, že byli proudem rozseti po okolí, kde snad mohli snést svá vajíčka a založit nové populace. Povodně ale mají spíše záporné dopady. Pokud byli obyvatelé tůňí loveni z nerozvodněných stabilních tůňí, objevovali se i v obrovských počtech na jednom místě, což zajišťovalo, že zde byla populace stabilní a dalo se téměř s jistotou předpokládat, že je zde najdeme i příští sezónu. Pokud ale



byla tůň vyplavena povodní, mohli z ní být jedinci i s vajíčky odneseni, nebo vajíčka mohla být překryta vrstvou nového sedimentu, který mohl zabránit jejich líhnutí (Valoušek 1951). Populace v takové tůni tak mohla být ztracena a už se tam nemusela znovu objevit. Další nepříznivý faktor, který mohou povodně způsobit, je zanesení ryb do smuh a tůní. Ty sice nepřežívají do další sezóny, ale v daném roce zcela potlačí stávající populace planktonních organismů. Důležitý je také vztah mezi chemizmem vody a společenstvem tůní. Bylo zjištěno, že nelze určit jednoznačný parametr v chemizmu vody, který by koreloval s výskytem žábronožek, listonohů, nebo obou druhů současně (Valoušek 1951). Měkotová *et al.* (1996) zkoumali 167 tůní v CHKO Litovelské Pomoraví, ale nenalezli žádný signifikantní faktor ovlivňující jejich výskyt. pH vody i obsah solí a kyslíku se pohybuje ve velkých rozpětích, takže je jasné, že chemizmus není jednotícím faktorem pro tyto vody. Všechny studie byly ale prováděny v tůních v době, kdy již byly zaplněny vodou a společenstvo rozvinuté. Klíčový význam ale mají parametry tůní v okamžiku, kdy dochází k líhnutí jednotlivých členů společenstva. Každý člen může mít na vylíhnutí vajíček jiné nároky a může tak docházet k postupnému líhnutí různých skupin/druhů, ale pokud podmínky vhodné pro líhnutí nenastanou, daný taxon se v tůni v dané sezóně neobjeví. To odpovídá i řadě přírodních pozorování a pokusů s líhnutím některých členů společenstva, zejména žábronožek a listonohů (Šrámek & Houšek 1950, Měkotová *et al.* 1996).

#### 4.4. Vztah obyvatel tůně k teplotě, oslunění a koncentraci plynů CO<sub>2</sub> a O<sub>2</sub>

Žábronožka sněžní a listonoh jarní jsou stenotermní druhy. Vajíčka žábronožky sněžní se bez problémů líhnou v teplotě 0 °C i nižší. Líhnutí nebrání ani zvýšená koncentrace CO<sub>2</sub>, která v tůni panuje díky absenci cirkulace vody zapříčiněné zamrzlou hladinou tůně. Pro další vývoj metanauplií je už však zapotřebí pokles koncentrace CO<sub>2</sub> a nárůst koncentrace kyslíku, což je zajištěno za pomoci slunečního záření, které vodu ohřívá a vyvolává tak její cirkulaci. S prodloužením dne a vyšší teplotou začne led na hladině tůně rozmrazat a hladina se začne postupně ohřívát běžně až k teplotě 10 °C. To způsobí cirkulaci vody. Voda, která rozmrzá z 0 °C, začne při ohřívání klesat, protože voda má nejvyšší hustotu při 4 °C. Po celodenním ohřívání se u hladiny vytvoří vrstva teplé vody a pod ní jsou postupně chladnější vrstvy vod až ke spodní 4° vrstvě. Po západu slunce se začne voda opět ochlazovat a když se horní vrstva ochladí na 4° klesne ke dnu. Takto je zařízena cirkulace vody dvakrát denně a tak má tůň

neustále dostatek kyslíku, i když (a také díky tomu) u dna probíhá intenzivní bakteriální metabolická oxidace velkého množství listového opadu (Valoušek 1951). Navíc při nižší teplotě je ve vodě vyšší koncentrace kyslíku. Metanauplia žábřonožek se s dostatkem kyslíku mohou dál přeměňovat a dospívat. Další, kdo využívá slunečního záření, jsou listonozi jarní. Jejich vajíčka potřebují k líhnutí mnohem vyšší teplotu než vajíčka žábřonožky sněžní. Minimálně 10 °C (maximálně 24 °C), proto jsou jejich vajíčka opatřena tlustou alveolární vrstvou, která je nadnesena až k hladině, kde je potřebná teplota pro líhnutí (Rulík 1999). Vajíčka listonohů vyžadují také světlo, ve tmě se líhnou desetkrát pomaleji. Dospělá žábřonožka sněžní také využívá slunečních paprsků, využívá sluneční energii k nahřívání vaječných vaků s vyvíjejícími se vajíčky (Rulík 1999). Pokud teplota tůně překročí určitou mez, nebo jsou její výkyvy příliš velké, žábřonožky sněžní hynou. V druhé polovině existence tůní jsou ovšem stromy již olistěné a díky ostínění je v lesních tůních zpravidla udržována nižší teplota. Listonozi vydrží o něco více a uhynou až při vysychání tůně. Díky tomu se na rozdíl od žábřonožek častěji vyskytují v nestíněných polních a lučních rozlitiích.

#### 4.5. Vysychání tůní

Vysychání tůní bylo dříve také považováno za nezbytný faktor k funkci společenstva periodických sněžných tůní. Některé pokusy však ukázaly, že pro líhnutí vajíček není vyschnutí úplně nezbytné (Rulík 1999, Merta 2003). Rozhodně ale vysychání tůní přináší takto adaptovaným živočichům značné výhody. Vyschlá vajíčka se mnohem lépe rozšiřují po krajině, stačí malý kousek suchého sedimentu ze dna tůně a ve správných podmínkách z něho lze vypěstovat velké množství jedinců. Pak také vyschlá vajíčka listonohů mohou plavat po hladině a být zanesena na nová stanoviště. Další přínos dočasnosti způsobené vyschnutím je prevence proti predátorům (především rybám).

#### 4.6. Obyvatelé sněžných tůní

Společenstvo jarních tůní je z hlediska druhového zastoupení poměrně chudé. Rostlinstvo v lesních tůních většinou zcela chybí, luční tůně naopak v průběhu roku úplně zarostou, pokud nejsou příliš hluboké. Fauna je také poměrně chudá, i když s nárůstem teploty přibývají různé druhy především larev hmyzu v čele s komárem rodů *Aedes* a *Culex*.

Hlavními představiteli specifické fauny periodických tůní jsou drobní kryši (řád: Anostraca: *Eubbranchipus grubi*; řád: Notostraca: *Lepidurus apus*, *Triops cancriformis*; řád: Conchostraca: *Cyzicus tetracerus*, *Limnadia lenticularis*, *Lynceus brachyurus*; řád: Cladocera: *Daphnia magna*, *Daphnia pulex*, *Daphnia curvirostris*; Podtřída: Copepoda: *Diaptomus castor*, *Diaptomus ambloodon*, *Cyclops strenuus*) (Šrámek & Houšek 1950, Valoušek 1951). Dále zde samozřejmě najdeme i berušku vodní (*Asellus aquaticus*), přestože není striktně vázána na tento biotop a můžeme ji najít i v mírně tekoucích vodách.

## 5. Fylogeografické studie a příprava k diplomové práci

Má diplomová práce bude zaměřena na fylogeografii berušky vodní v českých povodích. Kromě genetické diverzity mezi povodími se bude práce také soustředit na zkoumání přítomnosti genetické diverzity v závislosti na lokalitě (berušky z tekoucích či stojatých vod). Práce bude prováděna na rychle mutujícím mitochondriálním genu pro cytochrom-oxidázu (COI), stejně jako to na berušce vodní provedli Verovnik *et al.* (2005). Podobné fylogeografické studie již byly úspěšně provedeny i na jiných drobných korýších.

Gouws *et al.* (2005) zkoumali fylogeografii jihoafrického Isopoda *Mesamphisopus* sp., aby potvrdili či vyvrátili existenci dvou kryptických druhů. Jako metodu zvolili sekvenaci genu pro cytochrom-oxidázu (COI) a analýzu alozymů.

Další fylogeografickou studií pro gen cytochrom-oxidázy (COI), tentokrát na blešivci *Gammarus lacustris* (Crustacea: Amphipoda), provedli ve francouzských Alpách Meyran & Taberlet (1998), kteří chtěli odhalit průběh postglacialní kolonizace a rozdílnost mezi severo- a jiho-alpskými populacemi tohoto korýše.

Na rod *Mysis* (Crustacea, Mysida) se s fylogenetickou studií zaměřili Audzijonytė *et al.* (2005), kteří kromě studií mitochondriálních genů (16S, COI and CytB), jaderných genů (ITS2, 18S) a alozymů, prováděli také morfologický výzkum. Autoři hledali původ kontinentálních glaciálních reliktních tohoto rodu, který, jak zjistili, patří do stejné skupiny jako druhy z Kaspického moře.

Väinölä *et al.* (2001) prováděli fylogeografickou studii mitochondriálních genů (COI) a alozymů u blešivce rodu *Gammaracanthus* (Crustacea: Amphipoda) a také hledali jeho původ.

Těchto několik pouze namátkou vybraných prací zde uvádím proto, aby bylo patrné,

že fylogeografické studie založené na sekvenaci genů, jsou dnes již poměrně rozšířenou praxí. A na beruškách samotných (Verovnik *et al.* 2004, 2005) i na jiných podobných drobných korýších již byly s úspěchem prováděny. Proto se dá očekávat, že i má diplomová práce přinese výsledky.

## **Závěr**

Beruška vodní (*Asellus aquaticus*) nevytváří žádná trvalá stádia, při svém šíření je tedy odkázána pouze na aktivní pohyb dospělců povodím. Největší genetické i morfologické diverzity dosahují populace lokalizované v Dinárském krasu, který se nachází v jižním Slovinsku a severní Makedonii. V blízkosti Dinárského krasu na řece Drávě se pravděpodobně nachází jediné glaciální refugium pro berušku vodní, které tak představuje kryptické vnitrozemní refugium. Berušky vodní tedy neosídlili Evropu z žádného klasického refugia ležícího na jednom ze severojižně orientovaných evropských poloostrovů (Pyrenejský, Apeninský, Balkánský). Na závěr bych chtěl poděkovat svojí školitelce RNDr. Veronice Sacherové PhD, za pomoc a trpělivost při tvoření této práce.

## Seznam použité literatury:

- Audzijonytė A., Damgaard J., Varvio Sirkka-L., Vainio J. K., Väinölä R.** (2005): Phylogeny of *Mysis* (Crustacea, Mysida): history of continental invasions inferred from molecular and morphological data. *Cladistics* 21: 575 – 596
- Barradas-Ortiz C., Briones-Fourzán P. & Lozano-Alvarez E.** (2003): Seasonal reproduction and feeding ecology of giant isopods *Bathynomus giganteus* from the continental slope of the Yucatán peninsula. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers* 50 (4): 495 – 513.
- Bilton D. T., Freeland J. R., & Okamura B.** (2001): Dispersal in freshwater invertebrates. *Annual Reviews Ecol. Syst.* 32:159 – 81
- Brendonck L., Rogers D. Ch., Olesen J., Weeks S. & Hoeh W R.** (2008): Global diversity of large branchiopods (Crustacea: Branchiopoda) in freshwater. *Hydrobiologia* 595:167 – 176
- Brendonck L. & Meester D. L.** (2003): Egg banks in freshwater zooplankton: evolutionary and ecological archives in the sediment. *Hydrobiologia* 491: 65 – 84
- Brendonck L. & Riddoch B. J.** (1999): Wind-borne short-range egg dispersal in anostracans (Crustacea: Branchiopoda). *Biological Journal of the Linnean Society* 67: 87 – 95.
- Brewer R. H. & Feingold J. S.** (1991): The effect of temperature on the benthic stages of *Cyanea* (Cnidaria: Scyphozoa), and their seasonal distribution in the Niantic River estuary, connecticut. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 152, Issue 1: 49 – 60
- Cáceres C. E.** (1997): Dormancy in invertebrates. *Invertebrate Biology* 116(4): 371 - 383.
- Gouws G., Stewart B. A., Matthee C. A.** (2005): Lack of taxonomic differentiation in an apparently widespread freshwater isopod morphotype (Phreatoicoidea: Mesamphisopidae: *Mesamphisopus*) from South Africa. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 37: 289–305
- Cruzan, M. B. and Templeton, A. R.** (2000): Paleogeography and coalescence: phylogeographic analysis of hypotheses from the fossil record. *Trends Ecol. Evol.* 15: 491 – 496
- Guidetti R., Boschini D., Rebecchi L. & Bertolani R.** (2006): Encystment processes and the “Matrioshka-like stage” in a moss-dwelling and in a limnic species of eutardigrades (Tardigrada). *Hydrobiologia* 558: 9 – 21
- Gyllström M. & Hansson Lars-A.** (2004): Dormancy in freshwater zooplankton: Induction, termination and the importance of benthic-pelagic coupling. *Aquat. Sci.* 66: 274–295
- Hebert P. D. N., Cywinska A., Ball S. L., deWaard J. R.** (2003): Biological identifications through DNA barcodes. *Proc. R. Soc. Lond. B* 270: 313 – 321
- Hewitt G. M.** (1999): Post-glacial re-colonization of European biota. *Biological Journal of the Linnean Society* 68: 87 – 112
- Hewitt G. M.** (1996): Some genetic consequences of ice ages, and their role in divergence and speciation. *Biological Journal of the Linnean Society* 58: 247 – 276

- Hirose Masato & Mawatari Shunsuke F.** (2007): Freshwater Bryozoa of Tonle Sap, Cambodia. *Zoological science* 24: 630 – 641
- Kapler Oldřich** (1939): Ze života vyšších lupenonožců (Euphyllopoda). *Příroda* 32, 2: 1 - 7
- 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: 370 – 377
- Lellák J., Kořínek V., Fott J., Kořínková J. & Punčochář P.** (1972). Biologie vodních živočichů. *Univerzita karlo – Praha*: pp. 220
- Longhurst, A. R.** (1955): A review of the Notostraca. Bulletin. *British Alabama Museum of Natural History, Zoology* 3: 3 – 57
- Ložek V.** (1999): Ochranařské otázky ve světle vývoje přírody. *Ochrana přírody* 54: pp. 49
- Marková S., Černý M., Rees D. J. & Stuchlík E.** (2006): Are they still viable? Physical conditions and abundance of *Daphnia pulex* resting eggs in sediment cores from lakes in the Tatra Mountains. *Biologia, Bratislava* 61/Suppl. 18: 135 – 146
- Martin J. W. & Davis G. E.** (2001): An Updated Classification of the Recent Crustacea. Los Angeles: Natural History Museum of Los Angeles County. pp. 132  
ISSN 1-891276-27-1
- Merta L.** (2003): Prehatching success of *Eubranchipus* (Siphonophanes) *grubii* (Crustacea, Anostraca) under the influence of some environmental factors. *Biologia* 58: 919 - 924
- Meyran J. C. & Taberlet P.** (1998): Mitochondrial DNA polymorphism among alpine populations of *Gammarus lacustris* (Crustacea: Amphipoda). *Freshwater biology* 39: 259 - 265
- Měkotová Jarmila; Rulík Martin** (1995): Program sledování jarních periodických tůní v CHKO Litovelské Pomoraví. *Ochrana přírody* 50,3: 67 - 70
- Měkotová Jarmila; Rulík Martin; Kršková Milena** (1996): Příspěvek k poznání rozšíření a ekologických nároků žábřonožky sněžní (*Siphonophanes grubii* Dybowski, 1860) a listonoha jarního (*Lepidurus apus* L., 1758) v CHKO Litovelské Pomoraví. – In: *sborník ze semináře: Ochrana biodiverzity drobných stojatých vod, Vlašim*
- Mocek Bohuslav; Mikátová Blanka** (2005): Žábřonožky (*Anostraca*) a listonošky (*Notostraca*) (Crustacea: Phyllopoda) východního polabí. *Vč. sb. přír. – Práce a studie*: 143 – 152
- Mura G.**(2001): Morphological diversity of the resting eggs in the anostracan genus *Chirocephalus* (Crustacea, Branchiopoda). *Hydrobiologia* 450: 173 – 185
- Pešková M.** (2008): Sezónní změny v populacích berušky vodní *Asellus aquaticus* (Crustacea: Isopoda) ve Středočeském kraji – Bakalářská práce. *Ostravská univerzita v Ostravě* pp. 50
- Pinheiro U. S., Hajdu E., Correa M. D.** (2004): First description of gemmules of *Ephydatia facunda* Weltner, 1895 (Porifera, Haplosclerida, Spongillidae) by scanning electron microscopy, with underwater observations of a large population from north-eastern Brazil. *Journal of Natural History* 38: 1071 – 1080

- Prevorčnik S., Jugovic J. & Sket B.** (2009): Geography of morphological differentiation in *Asellus aquaticus* (Crustacea: Isopoda: Asellidae) *J. Zool. Syst. Evol. Res.* 47(2): 124 – 131
- Rulík Martin** (1999): Možnosti ochrany kriticky ohrožených druhů koryšů ve vazbě na ochranu a revitalizaci říčních systémů a přírodě blízké způsoby protipovodňové ochrany v CHKO Litovelské Pomoraví. *Studie pro MŽ ČR*
- Scudder, G.G.E.** (1987): *Aquatic and semiaquatic Hemiptera of peatlands and marshes in Canada. Memoirs of the Entomological Society of Canada* 140: 65 – 98
- Shen Yan-bin & Huang Di-ying** (2008): Extant clam shrimp egg morphology: taxonomy and comparison with other fossil branchiopod eggs. *Journal of crustacean biology* 28(2): 352 – 360
- Simpson TL** (1984): *The Cell Biology of Sponges. Springer - Verlag, New York.* pp. 662
- Sinclair, W. T.; Morgan, J. D.; Ennos, R. A.** (1999): The postglacial history of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) in western Europe: evidence from mitochondrial DNA variation. *Molecular Ecology* 8: 83 – 88
- Šlechtová V., Bohlen J., Freyhof J., Persat H., Delmastro G. B.** (2004): The Alps as barrier to dispersal in cold-adapted freshwater fishes? Phylogeographic history and taxonomic status of the bullhead in the Adriatic freshwater drainage. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 33: 225 – 239
- Sovíková Lenka** (1996): Periodické tůňe v v CHKO Poodří. – In: *sborník ze semináře: Ochrana biodiverzity drobných stojatých vod*, Vlašim, 1996: 99 – 102
- Stewart John R. & Lister Adrian M.** (2001): Cryptic northern refugia and the origins of the modern biota. *TRENDS in Ecology & Evolution* Vol.16, No.11: 608 – 613
- Šrámek & Houšek R.** (1940): K rozšíření a biologii žábřonožky *Siphonophanes grubii* a listonožka *Lepidurus apus* ve východním polabí. *Věda přírodní* 20: 1 – 4
- Taberlet P., Fumagalli L., Vust-Saucy Anne-G., Cosson Jean-F.** (1998): Comparative phylogeography and postglacial colonisation routes in Europe. *Molecular Ecology* 7: 27 – 36
- Thiéry Alain** (1997): Horizontal distribution and abundance of cysts of several large branchiopods in temporary pool and ditch sediments. *Hydrobiologia* 359: 177 – 189
- Valoušek Bruno** (1951): Periodická sněžní tůň jako biotop. *Práce Moravskoslezské Akademie věd přírodních*, sv. 23, spis 20: 411 – 437
- Verovnik R., Sket B., Trontelj P.** (2005): The colonization of Europe by the freshwater crustacean *Asellus aquaticus* (Crustacea: Isopoda) proceeded from ancient refugia and was directed by habitat connectivity. *Molecular Ecology* 14: 4355 – 4369
- Verovnik R., Sket B., Trontelj P.** (2004): Phylogeography of subterranean and surface populations of water lice *Asellus aquaticus* (Crustacea: Isopoda). *Molecular Ecology*, 13: 1519 – 1532
- Väinölä R., Vainio J.K., Palo J. U.** (2001): Phylogeography of “glacial relict” *Gammaracanthus* (Crustacea, Amphipoda) from boreal lakes and the Caspian and White seas. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 58: 2247 – 2257



- Williams D. D. and Williams N. E.** (1993): The upstream/downstream movement paradox of lotic invertebrates: quantitative evidence from a Welsh mountain stream. *FreshwaterBiol.* 30: 199 – 218
- Willis K. J., Rudner E., Sümeği P.** (2000) The Full-Glacial Forests of Central and Southeastern Europe. *Quaternary Research* 53: 203 – 213
- Wilson G. D. F.** (2008): Global diversity of Isopod crustaceans (Crustacea: Isopoda) in freshwater. *Hydrobiologia* 595: 231 – 240
- Zrzavý J.** (2006): Fylogeneze živočišné říše. ISBN: 80-86960-08-0 pp. 255