

Přírodovědecká fakulta Univerzity Karlovy v Praze

Katedra ekologie



Bakalářská práce

Fylogeografie sladkovodních korýšů třídy

Branchiopoda

Phylogeography of freshwater crustaceans of the class

Branchiopoda

Lucie Vopařilová

školitel: RNDr. Veronika Sacherová

srpen 2009

Poděkování

Děkuji své školitelce RNDr. Veronice Sacherové za velmi cenné připomínky a rady, které mi poskytla při sepisování této bakalářské práce. Ráda bych také poděkovala svým rodičům, kteří mě po celou dobu studia vysoké školy velmi podporovali.

Abstrakt

Sladkovodní korýši z třídy Branchiopoda (Anostraca, Notostraca, „Conchostraca“, Cladocera) jsou schopni obývat dočasné vodní prostředí (efemérní vody) díky produkci dormantních stadií: trvalých vajíček ve stavu diapauzy a klidových vajíček. Tato stádia jsou též dobrými prostředky pro pasivní disperzi, která se může uskutečňovat různými vektory. Lupenonožci jsou starobylou skupinou korýšů, a proto se na jejich současné diverzitě a rozšíření podílela řada historických procesů, během kterých docházelo k vikariánčním i disperzním událostem. Relativně mladý vědní obor fylogeografie zkoumá příbuznost druhů či populací druhů ve vztahu k jejich geografickému rozšíření.

Ve své bakalářské práci jsem se pokusila shrnout, které faktory se podílejí na fylogeografii lupenonožců. Zaměřila jsem se především na disperzi a její vektory (organismy, vodní proud, vítr, lidské aktivity) a na historické procesy (formování kontinentů, klimatické změny), které jsem doložila konkrétními příklady z fylogeografických studií.

- klíčová slova: fylogeografie, Branchiopoda, disperze, vikariance, vektory disperze

Abstract

Freshwater branchiopod crustaceans (Anostraca, Notostraca, „Conchostraca“, Cladocera) are able to inhabit temporary waters due to the production of dormant stages such as diapausing resting eggs or quiescence eggs. These stages are also suitable for passive dispersal via various vectors. Branchiopods are an ancient group of crustaceans and therefore diverse historical processes involving vicariance and dispersal events affected their present diversity and distribution. Phylogeography, a relatively young discipline, studies relationships of species or populations concerning their geographic distribution.

Here, I briefly review factors forming phylogeography of branchiopods. I focus mainly on the dispersal and its vectors (organisms, water flow, wind, human activities) and on the historical events (formation of continents, climate changes) documented on model examples from phylogeographic studies.

- key words: phylogeography, Branchiopoda, dispersal, vicariance, dispersal vectors

Obsah

1. Úvod a cíle práce	3
2. Charakteristika koryšů třídy Branchiopoda	4
2.1 Základní představení skupiny	4
2.2 Stručná charakteristika jednotlivých skupin	5
3. Fylogeografie jako vědní obor	7
3.1 Historie oboru a jeho hlavní charakteristiky	7
3.2 Metody využívané ve fylogeografických studiích lupenonožců	8
4. Fylogeografie sladkovodních koryšů třídy Branchiopoda	10
4.1 Poznatky o současné diverzitě a rozšíření zástupců třídy Branchiopoda	10
4.2 Možnosti disperze sladkovodních koryšů třídy Branchiopoda	10
4.2.1 Disperze	10
4.2.2 Disperzní stádia lupenonožců	11
4.2.3 Vektory pasivní disperze	14
4.2.3.1 Organismy	14
4.2.3.2 Vítr	16
4.2.3.3 Vodní tok	17
4.2.3.4 Lidské aktivity	17
4.3 Historické procesy ovlivňující fylogeografii lupenonožců	18
4.3.1 Formování kontinentů	19
4.3.1.1 Rozpad Pangey v druhohorách	19
4.3.1.2 Rozdělení Laurasie	19
4.3.2 Výzdvih pohoří (orogeneze)	19
4.3.3 Klimatické změny	20
4.3.3.1 Změna klimatu na přelomu druhohor a třetihor	20
4.3.3.2 Glaciální cykly	20
4.4 Modelové studie	23
4.4.1 Fylogeografie perloočky <i>Daphnia magna</i> v Evropě	23
4.4.2 Fytogeografie druhu <i>Tanymastix stagnalis</i> (Anostraca)	25
4.4.3 Rekonstrukce invazní cesty druhu <i>Cercopagis pengoi</i> (Cladocera)	27
5. Závěr	29
6. Seznam citované literatury	30

1. Úvod a cíle práce

Sladkovodní bezobratlé organismy obývají habitaty oddělené od sebe suchozemským prostředím, jež je pro ně neobyvatelné. Avšak hodně sladkovodních taxonů má široké geografické rozšíření i přes tuto chybějící propojenost habitatů, což zaznamenal již Darwin (1860). Rozšíření organismů na Zemi může být vysvětleno dvěma biogeografickými principy – disperzí a vikariancí (Avisé 2000).

Značná část sladkovodních bezobratlých organismů není schopna aktivní disperze, a proto spoléhá pouze na pasivní disperzi sebe sama nebo svých propagulí. Pasivní disperze se může uskutečňovat různými vektory (živočichové, vítr, tok vody aj.) (Bilton a kol. 2001). Různorodé mechanismy a překážky však mohou disperzi různou měrou omezit nebo dokonce způsobit rozdělení stávajících populací. Mezi nejvýraznější patří geologické procesy jako je formování kontinentů, vznik pohoří a střídání glaciálních cyklů ve čtvrtohorách (Avisé 2000).

U všech zástupců třídy Branchiopoda (Anostraca, Notostraca, Cladocera a „Conchostraca“) nalezneme klidová stádia (vajíčka), která mohou být snadno šířena po krajině. Díky velké odolnosti těchto klidových vajíček navíc může docházet nejen k disperzi v prostoru, ale i v čase díky jejich depozici v sedimentech (Hairston 1996).

Fylogeografie jako obor se zabývá příbuzností populací nebo druhů ve vztahu k jejich geografickému rozmístění, a tak napomáhá odhalovat cesty šíření (invazních) druhů, glaciální refugia nebo vznik nových druhů (Avisé 2000).

Cílem mé bakalářské práce, zpracované formou rešerše, je zhodnotit schopnosti sladkovodních zástupců třídy Branchiopoda se šířit, stanovit mechanismy, které disperzi mohou bránit (v minulosti i současnosti) a shrnout genetickou strukturu současných populací u vybraných zástupců.

2. Charakteristika korýšů třídy Branchiopoda (lupenonožci)

2.1 Základní představení skupiny

Třída Branchiopoda je značně různorodá skupina korýšů, jejíž latinský i český název je odvozen od lupenitého tvaru končetin, který se vyskytuje u většiny zástupců (Dodson a Frey 1991).

Podle současných fylogenetických analýz je tato třída považována za monofyletický taxon (Olesen 2007), avšak názory na příbuzenské vztahy uvnitř skupiny se postupně vyvíjejí a mění (Brendonck a kol. 2008). Tradičně byla Branchiopoda dělena na čtyři řády: Anostraca, Notostraca, Conchostraca a Cladocera (Calman 1909, podle Richter a kol. 2007), avšak v 80. letech minulého století Fryer (1987) zpochybnil přirozenost některých vyšších taxonů (Conchostraca a Cladocera). Cladocera se ukázala jako monofyletická skupina, která obsahuje čtyři podřády (Anomopoda, Ctenopoda, Onychopoda, Haplopoda). Dřívější řád „Conchostraca“ je dnes považován za parafyletický taxon (vzhledem ke Cladocera a pravděpodobně i k Notostraca) a nyní je rozdělen do tří skupin: Leavicaudata, Spinicaudata a Cyclestherida (Richter a kol. 2007).

Lupenonožci jsou starobyklou skupinou organismů. Fosilní záznamy jsou doloženy ze svrchního kambria a za společného předka je považována *Rehbachella kinnekullensis*. (Walossek 1993, podle Brendonck a kol. 2008), Fosilní nálezy řádu Anostraca a Spinicaudata jsou známy z období devonu, Notostraca ze svrchního karbonu, Cyclestherida z permu a Laevicaudata z křídly (Negrea a kol. 1999). Perloočky (Cladocera) jsou zřejmě prvohorního původu (Negrea 1999, Dumont a Negrea 2002) – jednoznačné fosilie zástupců skupiny Anomopoda (dochovaná efipia a části karapaxu) jsou dochovány z druhohor (Smirnov 1992). Fosilní zbytky zbylých tří řádů jsou nalézány až ve čtvrtohorách a teprve nedávno byly objeveny fosilie zástupců řádu Ctenopoda z druhohor (Kotov a Korovchinsky 2006).

Většina druhů ze skupin Anostraca, Notostraca a Conchostraca (označována společně jako tzv. velcí lupenonožci) je vázána na dočasné vody (efemerní), které mohou vysychat na značnou část roku nebo i na více let; méně druhů obývá trvalé vody (jezera). V obou případech se může jednat o sladkovodní, slané či alkalické vody (Dumont a Negrea 2002). Výskyt těchto korýšů je značně ovlivněn přítomností vodních predátorů, především ryb, a to z důvodu jejich nízké pohyblivosti a malé schopnosti se predaci bránit (Korhola a Rautio 2001). Zástupce řádu Cladocera nalezneme především v dočasných a trvalých stojatých sladkých vodách, pouze málo druhů je schopno regulovat osmotický tlak a vyskytovat se tak

ve slaných vodách (brakické vody, vnitrozemská slaná jezera i oceán) (Korhola a Rautio 2001).

2.2. Stručná charakteristika jednotlivých skupin

Anostraca (žábronožky)

Jejich tělo je protáhlé, není kryto karapaxem, výrazným znakem jsou také stopkaté oči. Dospělí jedinci dosahují velikosti 7–100 mm. Charakteristické je pro ně plavání (pomocí končetin) ve vodním sloupci břišní stranou vzhůru, ačkoli při získávání potravy se žábronožky dokáží pohybovat i břišní stranou dolů (Dodson a Frey 1991). Většina druhů patří mezi omnivorní filtrátory, pouze několik druhů je dravých (potravou jsou vířníci, perloočky, buchanky či jiné žábronožky) (Brendonck a kol. 2008). Dýchání probíhá na epipoditových výběžcích na končetinách (Šrámek-Hušek a kol. 1962). Jsou to gonochoristé a vykazují sexuální dimorfismus. Vývoj je nepřímý – z vajíček se líhne naupliová larva (Dodson a Frey 1991).

Žábronožky jsou velmi rozmanitou skupinou čítající asi 300 druhů po celém světě. Většina taxonomie a fylogeneze je dnes založena na morfologii antén a genitálních znaků (Brendonck a kol. 2008, Brtek a Mura 2000).

Notostraca (listonozi)

Tělo s velkým počtem končetin je kryto velkým štítovitým karapaxem, který dosahuje (podle rodu) do různé délky abdomenu; oči jsou splynuté na horní straně karapaxu (Korhola a Rautio 2001). V dospělosti mohou dorůstat 10–58 mm (Dodson a Frey 1991). Jsou to především bentické organismy, pohybují se pomocí několika párů končetin s drápkou v sedimentu či se přichycují na rostliny (Kapler 1940). Listonozi se živí detritem, řasami, měkkými rostlinnými tkáněmi nebo živými či mrtvými bezobratlými živočichy, podíl živočišné složky se u zástupců liší (např. *Lepidurus apus* je výlučným masožravcem, jež loví i žábronožky na dané lokalitě, příp. i jedince svého druhu, zatímco *Triops cancriformis* je méně dravý - Kapler 1943). Dýchají pomocí epipoditového výběžku na končetinách (Šrámek-Hušek a kol. 1962). Listonozi jsou gonochoristé, ve vyšších zeměpisných šířkách se ale vyskytují převážně hermafroditické populace, Jejich vývoj probíhá nepřímo přes stádium naupliové larvy (Dodson a Frey 1991).

Tento řád obsahuje pouze dva rody (*Triops* a *Lepidurus*), které od své divergence před více než 250 miliony let prodělaly jen minimální morfologické změny, a proto bývají listonohové označovány za „živoucí fosilie“ (Longhurst 1955).

„Conchostraca“ (škeblowky) – Leavicaudata, Spinicaudata a Cyclestherida

Tito korýši mají tělo uzavřené v dvouchlopňovém karapaxu, pod nímž jsou ukryty i končetiny a složené oči. Tělo je buď laterálně zploštělé nebo téměř kulovité (rod *Lynceus*) (Kavka 2000). Škeblowky jsou nejmenší z velkých lupenonožců – dorůstají jen 2–16 mm (Dodson a Frey 1991). K plavání slouží 2. pár antén. Jejich potravou je drobný organický materiál, který získávají filtrací z vody nebo probíráním detritu (Korhola et Rautio 2001). Dýchají epipoditovými výběžky na končetinách (Šrámek-Hušek a kol. 1962). Škeblowky jsou odděleného pohlaví, ale podobně jako u listonohů se v severnějších oblastech vyskytují populace tvořené hermafrodity. Vývoj je nepřímý (naupliová larva) (Dodson a Frey 1991).

Ačkoliv jsou škeblowky běžně rozšířeny po celém světě, nebývala tato skupina předmětem intenzivního studia až do začátku 21. století, kdy se začala zkoumat především jejich morfologická systematika. Skupina Spinicaudata je zajímavá pro svou vysokou morfologickou plasticitu, což ztěžuje identifikaci druhů v některých taxonech. Dnes je popsáno asi 116 druhů škeblovek (Brendonck a kol. 2008).

Cladocera (perloočky)

Zástupci řádu Cladocera dosahují mikro- až makroskopických rozměrů (od 0,2 do 18 mm) (Forró 2008). Perloočky z druhově bohatého podřádu Anomopoda a Ctenopoda mají krátké tělo a dobře vyvinutý karapax, který kompletně zakrývá končetiny sloužící k filtraci a také k pohybu. U podřádů Onychopoda a Haplopoda je karapax redukovaný, kryjící pouze plodovou komůrku, a tito zástupci jsou draví. Na hlavě se nachází jedno složené oko a párové naupliové oko. Hlavním lokomočním orgánem pro dravé i filtrující perloočky je především druhý pár antén (Korhola et Rautio 2001). Dýchají celým povrchem těla. Perloočky jsou odděleného pohlaví, je u nich vyvinut sexuální dimorfismus. Typická je pro ně cyklická partenogeneze (tj. střídání pohlavního a nepohlavního rozmnožování). Vývoj je přímý, pouze u druhu *Leptodora kindti* se z vajíček líhne metanaupliová larva (Dodson a Frey 1991).

Je popsáno asi 620 druhů, přičemž celková diverzita je zřejmě několikrát vyšší díky přítomnosti kryptických druhů (Forró a kol. 2008).

3. Fylogeografie jako vědní obor

3.1 Historie oboru a jeho hlavní charakteristiky

Hlavní náplní fylogeografie je zkoumání historických procesů a principů, které mohou ovlivňovat geografické rozmístění jedinců a tím i jejich genealogických linií. Tento obor leží na pomezí několika jinak samostatných disciplín mikro- a makroevoluce a především umožňuje propojit tradičně oddělované obory jako je populační genetiky a fylogenetická biologie (Avisé 2000).

Fylogeografie je poměrně mladou disciplínou, jejíž vznik a rozvoj umožnily pokroky v molekulárně genetických metodách jak pro chromozomální, tak pro mimochromozomální DNA od 60. let 20. století. Pro první fylogeografické studie byla využívána živočišná mitochondriální DNA. Při výzkumu v 70. letech a na počátku 80. let 20. století byly objeveny hlavní molekulární a genetické vlastnosti mtDNA, které dávají této molekule speciální význam - mtDNA můžeme považovat za mikроеvoluční fylogenetický marker. Hlavními rysy mtDNA jsou dědičnost po mateřské linii, rychlá evoluce na úrovni sekvence nukleotidů a rozsáhlý vnitrodruhový polymorfismus na úrovni jedinců (Avisé 2000).

Fylogeografie spolu s ekogeografií jsou důležitými obory biogeografie, ale každý z těchto oborů se snaží vysvětlit rozšíření organismů odlišnými (avšak doplňujícími se) způsoby: fylogeografie vlivem historických procesů na rozšíření organismů, zatímco ekogeografie přirozeným výběrem. V historické biogeografii umožňuje fylogeografie odhadnout, jestli je za současnou distribuci genetických vlastností jedinců zodpovědná spíše vikariance, nebo disperze (Avisé 2000).

Podle vikariantského modelu došlo k oddělení příbuzných populací nebo taxonů vlivem rozčlenění původního souvislého areálu geografickými procesy (Croizat a kol. 1974) jako je například zvednutí horského pásma, které oddělilo nížinné taxony, rozpad kontinentu, jež postihl terestrické populace, nebo fyzické rozdělení vodní nádrže, které způsobilo oddělení populací vodních organismů. Tímto způsobem dochází k alopatričké speciaci. Podle disperzního modelu taxony získaly svůj současný areál pomocí aktivní nebo pasivní disperze, která se uskutečňovala z jednoho či více původních center výskytu jejich předka (Croizat 1974).

Od 70. let 20. století probíhaly mezi vědci spory o to, který z modelů má větší přínos pro biogeografii. Ačkoliv disperzní model byl původnější, větší vědecké zastání získala vikariance a to zejména díky již přijaté teorii o deskové tektonice a kontinentálním driftu

(Crisci 2001). Od přelomu 20. a 21. století se však začíná prosazovat společné používání obou těchto přístupů v historické biogeografii. Ronquist (1997) navrhl novou biogeografickou metodu, tzv. disperzní-vikarianční analýzu, která umožňuje rekonstruovat rozmístění předků druhu podle dané fylogeneze a to bez jakýchkoliv dřívějších hypotéz o uspořádání areálu druhu.

Právě molekulární data nám mohou pomoci porovnat vikarianční a disperzní hypotézy pro daný taxon tím, že zkombinujeme geografii a rozšíření daného taxonu s informacemi obsaženými ve fylogenetickém stromu (pořadí a doba odvětvení) (Avice 2000).

Současné výzkumné práce se snaží na základě genetických dat odhadnout demografický vývoj populací či stanovit období, kdy populace prošla „hrdlem lahve“ nebo naopak expandovala. Dalším předmětem zájmu je např. určení velikosti populace předka, datování genetického odlišení jedinců v populaci, objevení refugiálních území, určení rozsahu migrace, genového toku a fragmentace populace a odhadnutí souslednosti těch událostí, které vytvořily současné geografické rozmístění genotypů (Nichols a Freeman 2004, Templeton 2004).

3.2 Metody využívané ve fylogeografických studiích lupenonožců

Fylogeografické studie obecně jsou založeny na zjišťování míry příbuznosti mezi jedinci daného druhu na určitém území. Tuto genetickou strukturu populace nebo populací můžeme odvodit z genetických charakteristik jedinců za použití různých molekulárních markerů.

Ve fylogeografii lupenonožců jsou tradičně používanými markery pro zjištění genetické variability jedinců v regionálních populacích allozymy (tj. enzymy kódované různými alelami jednoho genu) - např. v pracích Taylor a kol. 1996, Weider a kol. 1999b. Na kontinentální či mezikontinentální úrovni nachází uplatnění především mitochondriální geny: cytochrom c oxidáza I (COI - Adamovicz a kol. 2009, Belyaeva a Taylor 2009, De Gelas a De Meester 2005) nebo některé podjednotky genu pro NADH dehydrogenázu (ND-4 a ND-5) (Weider a kol. 1999a, Marková a kol. 2007). Další možností jsou mitochondriální geny umístěné na malé a velké ribozomální podjednotce (12S rDNA a 16S rDNA) (Taylor a kol. 1996, Taylor a kol. 1998, Petrušek a kol. 2008) nebo tzv. ITS (internal transcribed spacer) – což jsou nefunkční oblasti ribozomální DNA, které jsou velmi variabilní (Chu a kol. 2001) a jejichž používání v populačně genetických studiích stoupá (Belyaeva a Taylor 2009, Petrušek a kol. 2007). Mikrosatelity (krátké repetitivní sekvence DNA) vykazují také velkou variabilitu díky poměrně vysoké mutační rychlosti. Z tohoto důvodu jsou vhodnější než allozymy a

mitochondriální DNA zejména v případech, kdy chceme odhalit nedávné události ovlivňující strukturu populace, např. izolaci subpopulací způsobené velkou vzdáleností (Pálsoon 2000, Brede a kol. 2006, Cesari 2007).

Různé oblasti genomu se liší ve způsobu dědičnosti (jaderná vs. mitochondriální dědičnost) a také se vyvíjejí různě rychle (u rodu *Daphnia* se gen pro COI vyvíjí přibližně 1,3krát rychleji než 12S rDNA (Schwenk a kol. 2000), 12S rDNA se vyvíjí asi 1,5krát rychleji než 16S rDNA (Taylor a kol. 1998), a proto se výběr molekulárních markerů odvíjí od toho, jak staré události a na jak velkém prostorovém měřítku chceme vysledovat. Často se pak ve studiích využívá kombinace různých mitochondriálních a jaderných markerů (např. Mergeay a kol. 2008, Thielsch a kol. 2009).

Získané sekvence haplotypů z jednotlivých oblastí DNA jsou následně uspořádány do genealogických stromů nebo sítí. Pro rekonstrukci fylogeneze můžeme použít dva základní přístupy: definování algoritmu (tj. přesného pořadí kroků) vedoucího ke konstrukci fylogenetického stromu, nebo definování kritéria optimálnosti pro porovnávání alternativních stromů (Holder a Lewis 2003).

Algoritmické metody pracují s distančními daty (tzn. že sekvence DNA musí být převedeny do formy genetických podobností nebo vzdáleností) a vedou poměrně rychle k vytvoření jediného fylogenetického stromu. Tyto distanční metody jsou často využívány pro vytvoření výchozího stromu. Metody založené na určení kritéria optimálnosti mohou pracovat přímo se sekvencemi DNA (znaková data) nebo s distančními daty. Protože princip těchto metod spočívá v porovnávání většinou velkého množství stromů, je dosažení výsledku (tj. vybrání nejlepšího možného stromu) zdlouhavé. Nejpoužívanějšími kritérii optimálnosti pro znaková data jsou maximální úspornost a maximální pravděpodobnost (Holder a Lewis 2003).

Podstatou maximální úspornosti (Maximum parsimony) je vybrání stromu, který má minimální celkovou délku – tj. strom s minimálním počtem evolučních kroků, které jsou potřebné pro objasnění vstupních dat. Sdílení společných znaků je zároveň vysvětlováno jejich společným původem. Metody maximální pravděpodobnosti (Maximum likelihood) jsou založeny na porovnávání alternativních fylogenetických stromů z hlediska pravděpodobnosti, jak dobře dokáží vysvětlit pozorovaná (vstupní) data. Výsledkem je strom s největší pravděpodobností. (Harrison a Langdale 2006). Metodě maximální pravděpodobnosti je podobný novější bayseovský přístup, který je založen na hledání takového fylogenetického stromu, který je co nejvíce shodný jak s evolučním modelem, který jsme si předem vytvořili, tak s našimi vstupními daty (Holder a Lewis 2003).

4. Fylogeografie sladkovodních korýšů třídy Branchiopoda

4.1 Poznatky o současné diverzitě a rozšíření lupenonožců

Zástupci třídy Branchiopoda se vyskytují po celém světě včetně polárních oblastí. Velcí lupenonožci (Anostraca, Notostaca, „Conchostraca“) dosahují největší početnosti a druhové bohatosti ve stepích a v pouštních či polopouštních oblastech, kde se objevují dočasné vodní nádrže (efemerní vody) o různé velikosti (Brendonck a kol. 2008). Největší rozmanitost perlooček je koncentrována v oblastech teplého mírného pásu a subtropů na obou polokoulích (Korovchinsky 2006).

Adamowicz a Purvis (2005) na základě svých výzkumů odhadují, že na světě je pravděpodobně alespoň dvakrát více druhů korýšů třídy Branchiopoda, než bylo dosud popsáno (cca 1180 popsáných druhů). Hlavním důvodem je zřejmě skutečnost, že některé biogeografické oblasti (zejména orientální, neotropická a etiopská oblast) jsou méně prozkoumané a není jasné taxonomické postavení druhů, které byly popsány pouze na základě morfologie. Poznatky o diverzitě lupenonožců jsou též zkreslené díky tomu, že druhy se širokým geografickým rozšířením bývaly často považované za kosmopolitní. První skupinou, u které byla prokázána kryptická diverzita a nekosmopolitní rozšíření na základě morfologických znaků, byly perloočky čeledi Chydoridae (Frey 1986). Další molekulární studie ukazují, že více jak 60 % druhů z řádu Cladocera kosmopolitní rozšíření nemá a ve skutečnosti se jedná o komplexy poddruhů či druhů (Brendonck a kol. 2008, Weider a kol. 1999a,b, Mergeay a kol. 2005, Marková a kol. 2007, Petrussek a kol. 2007, Belyaeva a Taylor 2009).

Celosvětové změny v užívání krajiny, především intenzivní zemědělství a urbanizace, vedou ve velkém měřítku k úbytku a zhoršení kvality dočasných vod a tím k ohrožení především velkých lupenonožců (Brendonck et Rogers 2008).

4.2 Možnosti disperze sladkovodních korýšů třídy Branchiopoda

4.2.1 Disperze

Většina sladkovodních bezobratlých organismů není schopna aktivní disperze, a proto spoléhá pouze na pasivní disperzi sebe sama nebo svých propagulí. Pasivní disperze se může uskutečňovat různými vektory: živočichové, vítr, proudění vody aj. (Bilton a kol. 2001).

Disperze, chápána jako proces šíření, může být definována různými způsoby. Stenseth a Lidicker (1992) považují za disperzi jednosměrné šíření organismů z domovské lokality na

lokalitu jinou. Obsáhlejší definici užívá ve své práci Bilton a kol. (2001), který jako disperzi označuje „pohyb jedinců či propagulí mezi prostorově (nebo časově) oddělenými lokalitami nebo populacemi“. Pojem disperze může či nemusí zahrnovat migraci, kolonizaci nebo genový tok (Bilton a kol. 2001).

Pokud se na disperzi podíváme z hlediska jednotlivce a populace, tak zjistíme, že existují jak výhody, tak nevýhody spojené s tímto procesem (Stenseth a Lidicker 1992). Hlavní výhody představují vyhnutí se křížení příbuzných jedinců (inbreeding), možnost usídlit se v novém prostředí s nízkou populační hustotou a nízkou kompeticí o zdroje a potenciální únik z nevhodných podmínek prostředí (např. přítomnost predátorů či parazitů). Nevýhodami disperze může být především problematické nalezení a osídlení nového vhodného stanoviště, riziko predace při disperzi, neschopnost nalézt partnera pro rozmnožování a pokles intenzity křížení nepříbuzných jedinců téhož druhu (outbreeding). Při neúspěšné disperzi je největším rizikem u pohlavně se rozmnožujících organismů inbreeding, zatímco nepohlavně se rozmnožující organismy jsou nejvíce ohroženy vysokými populačními hustotami (dojde k přesycení prostředí), predací a neschopností obrany před parazity či patogeny (Stenseth a Lidicker 1992).

Disperze může ovlivnit mnoho aspektů v evoluci a v populační genetice daného druhu, ale pouze tehdy, když po úspěšné kolonizaci dochází ke křížení mezi následujícími generacemi. Taková kolonizace bude mít za následek genový tok, čili přenos genů jedné populace do druhé. Disperze spojená s genovým tokem může působit na populaci druhu různou měrou. Může tak dojít k rozšíření areálu výskytu díky následné kolonizaci nových míst, jak je známo např. u mezikontinentální disperze sladkovodních perlooček (např. *Daphnia lumholtzi* - Havel a kol. 2000). Disperze může také ovlivnit pravděpodobnost extinkce v lokálních populacích, způsobenou introdukcí nových kolonistů, nebo zvýšení genetické diverzity (pozorováno např. na populacích sladkovodních mechovek druhu *Cristatella mucedo* – Freeland a kol. 2000). Disperze může silně omezit množství genetické diferenciace mezi populacemi: pokud je genový tok nízký, může dojít k evoluční nezávislosti populací a to pak může vést k reprodukční izolaci a speciaci (Spieth 1974).

4.2.2 Disperzní stádia lupenonožců

Všichni zástupci lupenonožců produkují během svého životního cyklu odolná dormantní stádia, nazývaná obvykle jako „trvalá vajíčka, diapauzní vajíčka nebo cysty“ (Brendonck 1996). Ačkoliv jsou tato stádia často označovaná jako „vajíčka“, jedná se o embrya s vývojem pozastaveným ve stádiu gastruly (Aleksev a Starobogatov 1996), která jsou

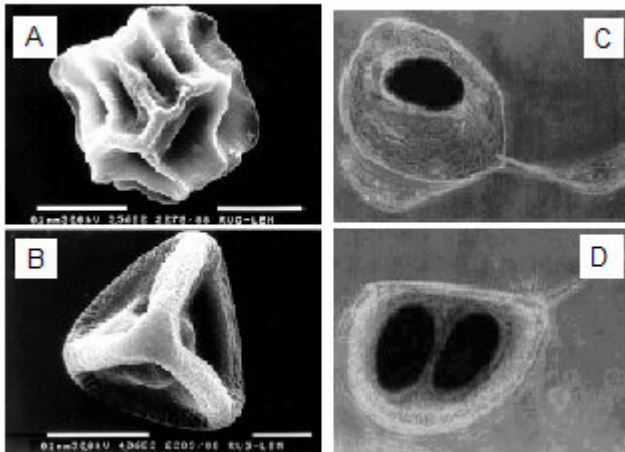
obklopena rezistentními obaly. Brendonck (1996) rozeznává dva typy dormantních vajíček: vajíčka ve stavu diapauzy a klidová vajíčka („quiescence“). Vajíčka ve stavu diapauzy se nelíhnou bezprostředně po nastolení příhodných podmínek, jelikož ukončení diapauzy je řízeno endogenně kombinací různých faktorů. Tzv. klidová vajíčka se vyskytují pouze u velkých lupenonožců a jejich líhnutí je řízeno exogenně a mohou tak rychle reagovat na podmínky prostředí.

Trvalá vajíčka umožňují lupenonožcům překonat nevhodné fyzikální podmínky, např. sucho, nízké či vysoké teploty, nízké koncentrace kyslíku ve vodě (Kapler 1939) či změnu salinity (Kapler 1940, Grey a kol. 2005), nebo biologické podmínky jako je zhoršená potravní nabídka, predace, kompetice (Hairston 1996), a současně jsou vhodnými prostředky pro pasivní disperzi (Bilton a kol. 2001).

Trvalá vajíčka mohou zůstávat ve stavu diapauzy několik sezón až mnoho let, ale jejich životaschopnost se postupně snižuje (Herzig 1985, podle Brendonck a De Meester 2003), nicméně Cáceres (1998) dosáhl vylíhnutí efipií perlooček ze sedimentu starého 125 let. Vajíčka vyprodukovaná v různých časových obdobích se tak postupně hromadí v sedimentu, což vede k vytváření tzv. vaječné banky („egg bank“) s vysokou genetickou a druhovou diverzitou (De Stasio 1989). Podmínky pro ukončení diapauzy a zahájení líhnutí jsou velmi druhově specifické a často se dokonce liší i mezi populacemi stejného druhu (Horne 1967). I za vhodných podmínek však dochází k líhnutí pouze části vajíček – tento podíl vylíhlých vajíček by měl teoreticky odpovídat jejich šanci na úspěšný růst a reprodukci (Cohen 1966, podle Brendonck a De Meester 2003).

Vajíčka velkých lupenonožců mají obvykle polokulovitý či kulovitý tvar, vyskytují se ale i čtyřhranné, diskovité nebo válcovité tvary (Obr. 1). Vajíčka jsou tvořena třemi obaly: embryonální membránou, alveolární vrstvou a vnějším odolným kortexem. Jeho povrchová skulptura či ornamentace je do jisté míry použitelná i pro identifikaci vajíček do vyšší taxonomické úrovně (příp. i do druhové úrovně), což je nejlépe prozkoumáno u žábřonožek a u některých škeblovek. Pokud dojde k opětovnému naplnění vodní nádržky/tůně vodou, část vajíček se uvolní z sedimentu a plove (díky vzduchu v alveolární vrstvě) ve vodním sloupci (Brendonck a kol. 1998, podle Brendonck a De Meester 2003). K vznášení ve vodě zřejmě mohou napomáhat i polokruhové pásy po obvodu vajíček (obdobné plovacím prstencům na stotoblastech mechovek), což pozoroval Vávra (1900) u škeblovky *Limnadia lenticularis*. Trvalá vajíčka u všech skupin velkých lupenonožců jsou odolná proti vyschnutí. Dříve se předpokládalo, že vyschnutí vajíček je podmínkou pro úspěšné líhnutí, avšak tento názor byl různými experimenty vyvrácen (Šrámek-Hušek 1940, podle Valoušek 1951; Merta 2003).

Vajíčka listonohů a některých žábřonožek jsou lepkavá (Kapler 1943, Brendonck a De Meester 2003), což umožňuje jejich přichycení k sedimentu nebo na ponořené rostliny a tím snížení možnosti jejich disperze a přenosu do nevhodných podmínek. U žábřonožky *Branchipodopsis wolfi* bylo dokonce zaznamenáno, že v rámci jedné populace dochází k produkci jak nelepkavých, tak lepkavých vajíček (Brendonck a Riddoch 1999).



Obr. 1: Trvalá vajíčka lupenonožců: A: *Eulimnadia cylindrova* (*Spinicaudata*), B: *Streptocephalus ovamboensis* (*Anostraca*) (převzato z Brendonck a kol. 2008), C: efípium perloočky rodu *Bosmina*, D: efípium perloočky rodu *Daphnia* (převzato z Brendonck a De Meester 2003)

Mezi perloočkami jsou nejlépe prozkoumaná klidová stádia u skupiny Anomopoda, kam patří dafnie, které vytvářejí nejvíce specializovaná klidová stádia. Jedno nebo dvě trvalá vajíčka jsou obklopena chlopněmi karapaxu a přiléhajícími částmi a tvoří společně složitou strukturu zvanou efípium (Obr. 1). Efípia dafnií se mohou zachytit na částice sedimentu, mrtvý organický materiál nebo na vegetaci, ale většina po krátké trvající plovací fázi nakonec klesne ke dnu (Carvalho a Wolf 1989). Zástupci čeledi Chydoridae a Macrothricidae mají primitivnější efípia a u některých druhů se pevně lepí na vhodné objekty, což brání jejich disperzi z lokality. Pelagicky žijící zástupci řádů Haplopoda a Onychopoda nevytvářejí efípia, jejich trvalá vajíčka jsou sférická a bez obalu a jsou ponechána volně ve vodě. Pouze vajíčka druhu *Polyphemus pediculus* jsou lepkavá a často se přichytí na vegetaci (Fryer 1996). U řádu Ctenopoda se vyskytují kulovitá nebo oválná vajíčka, která mohou mít hladký, hrbolatý nebo trnitý povrch (Korovchinsky a Boikova 1996, podle Brendonck a De Meester 2003). Vajíčka jsou obvykle ponechána volně, ale u některých druhů (*Sida crystallina*, *Pseudosida variabilis* a některé druhy rodu *Diaphanosoma*) je vnější obal lepkavý a vajíčka se mohou přilepit na vegetaci či jiné předměty. Proti vyschnutí na delší dobu jsou odolná pouze efípia řádu Anomopoda. U řádu Onychopoda a Haplopoda nebylo zaznamenáno, že by vajíčka snesla

vyschnutí lokality a u řádu Ctenopoda se odolnost proti vyschnutí liší mezi jednotlivými druhy (Fryer 1996).

Vnější skulpturovaná vrstva vajíček velkých lupenonožců může sloužit i jako obrana před predací. To dokládá např. De Roeck a kol. (2005) a Dumont a kol. (2002), kteří pozorovali, že ploštěnka *Mesostoma* sp. není schopná se živit trvalými vajíčky žábřonožek *Branchipodopsis wolffi* a *Chirocephalus diaphanus*. Stejně tak efipia perlooček nejsou snadno požitelná pro řadu organismů (Turbellaria, Gastropoda, Chironomidae aj) (Cáceres a Hairston 1998, podle De Roeck a kol. 2005). Přítomnost predátora může ovlivňovat vývoj vajíček i nepřímo. Pokud trvalá vajíčka „dokáží detekovat“ specifické chemické látky (tzv. kairomony) produkované predátorem přítomným na lokalitě, tak se začne líhnout pouze velmi malá frakce trvalých vajíček, což představuje obrannou strategii (De Roeck a kol. 2005).

4.2.3 Vektory pasivní disperze

Pasivní disperze bezobratlých organismů se může uskutečňovat větrem, vodním proudem, různými organismy a také lidskými aktivitami. V následujících odstavcích jsem shrnula zjištěné informace o těchto vektorech a jejich význam pro pasivní disperzi.

4.2.3.1 Organismy jako vektory pasivní disperze

Ptáci

Již Darwin (1860) poukazoval na to, že bezobratlé sladkovodní organismy se širokým rozšířením mohou být pravděpodobně přenášeny vodním ptactvem. Později bylo provedeno několik terénních i laboratorních studií s cílem prokázat, zda vodní ptáci mohou být považováni za běžné vektory pasivní disperze. Výsledky studií od Proctora a kol. (1967), Figueroly a kol. (2003, 2005) a Frishe a kol. (2007) potvrzují, že vodní ptáci jsou opravdu schopni přenášet životaschopná trvalá vajíčka lupenonožců, jak externě (na nohách či peří), tak interně (v zažívacím traktu). Avšak Jenkins a Underwood (1998) nepovažují přenos vajíček v zažívacím traktu za významný pro disperzi, protože z trusu kachen, který nechali inkubovat v laboratoři, se jim nepodařilo kultivovat žádné bezobratlé živočichy.

Migrace ptáků mohou ovlivňovat genetickou strukturu populací některých zástupců třídy Branchiopoda. Figuerola a kol. (2005) testovali následující hypotézu: pokud by byli vodní ptáci důležitým vektorem pro disperzi bezobratlých organismů, přesuny vodních ptáků by tak vypovídaly o genetické struktuře bezobratlých organismů lépe, než geografická vzdálenost mezi populacemi. Tento předpoklad potvrdili u studovaných severoamerických druhů perlooček *Daphnia ambigua* a *Daphnia laevis*. Odlišné trasy migrujících vodních ptáků

na západ a východ od arktického poloostrova Taimyr (Alerstam a kol. 1995, podle Weider a Hobæk 1997) mohou pravděpodobně přispívat k snížení genového toku mezi populacemi komplexu druhů *Daphnia pulex* mezi oblastmi na východ a západ od Taimyrského poloostrova (Weider et Hobæk 1997).

Výskyt a strukturu populace lupenonožců nelze v některých případech vysvětlit přenosem jejich vajíček vodními ptáky a to zejména tehdy, pokud vajíčka neslouží jako běžná potrava pro ptáky přítomné na lokalitě, reprodukční doba lupenonožce se neshoduje s obdobím migračních tahů ptáků, trasy migrace nezahrnují oblast výskytu lupenonožce (Beladjal a kol. 2007) a doba trávení je příliš krátká na to, aby k defekaci trusu s vajíčky došlo až po přesunu na jinou lokalitu (Figuerola a Green 2002).

Obojživelníci a ryby

Bohonak a Whiteman (1999) zjistili, že výskyt či absence žábronožky *Branchinecta coloradensis* v konkrétních tůňkách na sledované lokalitě je ovlivňován přítomností axolotla *Ambystoma tigrinum nebulosum* – jeho larvy i dospělci se druhem *B. coloradensis* živí. Bylo prokázáno, že klidová vajíčka *B. coloradensis* jsou schopna transportu v zaživacím traktu mloků do jiných tůňek v okolí, avšak odhad úspěšného líhnutí byl značně nízký (0,9 %).

U některých druhů lupenonožců je také možná disperze trvalých vajíček rybami. Větší pozornost byla již dříve věnována predaci ryb na perloočkách a jejich efopiích. Např. Mellors (1975) uvádí, že některé druhy ryb častěji konzumují dafnie s tmavými efipii a že efipia neztrácí svou životaschopnost po projití trávicím traktem ryb. Resistence trvalých vajíček na enzymy zaživacího traktu nabývá ještě většího významu pro zavlečené druhy (např. *Bythotrephes cederstroemi* ve Velkých jezerech v Severní Americe), které se tak snadněji mohou šířit na větší vzdálenosti a to jak v rámci jedné vodní nádrže (mezi litorální a pelagickou zónou), tak i říčními spojkami do dalších nádrží (Jarnagin a kol. 2000). Beladjal a kol. (2007) prokázali, že žábronožka *Chirocephalus diaphanus* může být díky rybám (mladým pstruhům) šířena i proti proudu do nádržek, které jsou díky tání sněhu propojeny malými stružkami.

Velcí savci

Rulík (1999) se domnívá, že trvalá vajíčka velkých lupenonožců obývajících lesní tůně se mohou zachytit na končetiny lesní zvěře (např. srnec, prase divoké), která tyto lokality navštěvuje, a být tak přenesena na nové lokality.

4.2.3.2 Vítr

Názory na význam větru jako vektoru pasivní disperze bezobratlých organismů se v literatuře poměrně liší, což je dáno hlavně tím, zda autoři uvažovali možnost disperze na krátké či dlouhé vzdálenosti. Odlišnosti výsledků níže zmiňovaných studií se zřejmě odvíjí od vybrané sledované lokality (efemerní vs. trvalé vodní plochy) a od použité metodiky (velikost sběracího zařízení, jejich počet, vzdálenost od sebe, výška nad zemí a jejich vzdálenost od zdrojové vodní plochy, doba experimentu).

Jenkins a Underwood (1998) nepovažují vítr za důležitý disperzní vektor, protože během své studie zachytili v experimentálních lapačích vzdálených 400 m a 150 m od nejbližších nádržek (které nevysychaly) pouze čtyři druhy vířníků a žádné zástupce korýšů. Brendonck a Riddoch (1999) zjistili při použití lepkavých pastí, umístěných poblíž efemerních nádrží, že jen malé množství klidových vajíček žábronožky *Branchinecta wolfi* je přenášeno větrem a to pouze na velmi krátkou vzdálenost (přibližně 1 m) a blízko při povrchu země.

Naopak Cáceres a Soluk (2002) společně s Cohenem a Shurinem (2003) předpokládají, že vítr hraje v disperzi sladkovodních organismů důležitou roli a může vést ke kolonizaci nového prostředí až do vzdálenosti 200 metrů od „zdrojové“ vodní plochy. Ve svých experimentech prokázali, že kolonizační rychlosti organismů byly podobné v umělých vodních nádržích přikrytých jemnou sítí, stejně jako v nádržích, kde živočichové (jakožto možné vektory) měli volný přístup. Míra kolonizace ale klesá po směru převládajícího větru (Cáceres a Soluk 2002).

Také Vanschoenwinkel a kol. (2008) podávají další přímé důkazy, že velké množství vodních bezobratlých živočichů se může snadno šířit větrem a že tento proces je častý, dokonce i během krátké doby pozorování (jeden měsíc). Narozdíl od výsledků Brendoncka a Riddocha (1999), Vanschoenwinkel a kol. (2008) ukazují, že klidová stádia různých bezobratlých organismů mohou být větrem vyzdvihnuta nejméně do 1,5 m nad povrchem země (v této výšce bylo umístěno „lapací“ zařízení).

Při shrnutí uvedených poznatků zjistíme, že disperze klidových stádií lupenonožců se odehrává pouze na kratší vzdálenosti (cca 200 m) a že vítr je dominantním faktorem pro šíření organismů mezi dočasnými vodními nádržemi, které jsou vyschlé po značnou část roku, přičemž je limitováno jejich propojení a kde nejsou přítomny živočišné vektory (obojživelníci, ptáci). Zatím neexistují žádné studie, ve kterých by vítr hrál klíčovou roli pro disperzi na větší vzdálenosti, je znám pouze mezikontinentální přenos hub a bakterií v oblacích prachu zvednutých při bouřích nad pouštěmi (Kellogg a Griffin 2006).

4.2.3.3 Vodní tok

Jezera nebo jen malé vodní nádrže mohou být trvale či dočasně propojeny sítí potůčků a stružek, které mohou usnadňovat disperzi mezi nimi. Propojenost nádrží vodním tokem umožňuje především disperzi klidových stadií, a to i na velké vzdálenosti. Pro disperzi na krátké vzdálenosti (např. sousední rybníčky) je významný i přenos aktivních planktonních jedinců, přičemž samičky perlooček mohou tímto způsobem přenést i svá efipia do nového prostředí (Michels a kol. 2001a).

Množství jedinců přenášených vodním tokem je u některých taxonů zooplanktonu závislé na hustotě zdrojové populace. Pozitivní a vysoce průkazná závislost byla nalezena především pro perloočky rodu *Ceriodaphnia* a zástupce č. Chydoridae (Michels a kol. 2001a). Populační hustota ve zdrojové nádrži může tak může být využita pro přibližný odhad disperzní rychlosti mezi populacemi – čím vyšší bude hustota ve zdrojové populaci, tím více jedinců podstoupí disperzi.

Složitá propojenost vodních nádrží (např. soustava malých rybníčků, které různě propojuje několik stružek) může ovlivňovat genetickou strukturu populací více než přímá geografická vzdálenost mezi vodními plochami (Michels a kol. 2001b)

Pro velké lupenonožce je typické, že se vyskytují v menších dočasných vodách, např. v prohlubních ve skalách nebo v tůňkách v lužních lesích. Pokud se tyto nádržky nachází blízko sebe, je možné, že při silných deštích dojde ke zvýšení hladiny vody a propojení nádržek stružkami či dokonce celkovému zaplavení dané lokality. Může tak dojít k výměně jedinců nebo trvalých vajíček mezi nádržkami, ale je tu i riziko, že jedinci nebo klidová stadia budou z jedné nádržky ve velké míře „vyplaveni“ a přitom žádní nebudou vodou přineseni. Tento způsob disperze propojením a zatopením území má značně lokální charakter (přibližně 100 m) a přispívá tak ke snižování genetické struktury populace v dané lokalitě (Hulsmans a kol. 2007).

4.2.3.4 Lidské aktivity

Rozmanité lidské činnosti, zejména však lodní doprava a úmyslné či neúmyslné introdukce původních i nepůvodních druhů značně ulehčují disperzi některým vodním bezobratlým živočichům.

Velké lodi mohou transportovat početné nepůvodní druhy mezi kontinenty v balastní vodě (Ricciardi a MacIssac 2000) (tj. voda čerpaná do tzv. balastních nádrží v lodi, které slouží k vyrovnávání podélného náklonu a ponoru lodi). Tímto způsobem byly do Severní Ameriky zavlečeny perloočky *Daphnia lumholtzi* pravděpodobně z Afriky (Sorensen a

Sterner 1992) nebo *Bythotrephes cederstroemi* z Baltského moře (Berg a Garton 1994). Klidová stádia sladkovodního zooplanktonu (Cladocera, Rotifera a Copepoda) jsou schopná přežívat v sedimentu v nádržích na balastní vodu a mohou se pravděpodobně líhnout i ve tmě uvnitř těchto nádrží (Bailey a kol. 2003). Vystavení salinitě může ovlivnit životaschopnost trvalých vajíček – některá měla úspěšnost líhnutí 25 % i při salinitě okolo 30 ‰, avšak vyšší procento líhnutí (více jak 65 %) bylo pozorováno při nízkých hodnotách salinity (do 2,5 ‰). Tyto výsledky tak poukazují na to, že vysoká salinita by mohla redukovat možnost zavlečení nepůvodních druhů v balastní vodě v mezikontinentální lodní dopravě. V současné době také platí pro mezikontinentální lodní dopravu nařízení, že před veplutím do přístavu musí své nádrže na balastní vodu vypustit a znovu naplnit slanou vodou, aby byly zničeny všechny organizmy, které s původní balastní vodou byly přineseny (Bailey a kol. 2003).

Vybudování říčních kanálů mezi dříve nepropojenými toky umožnilo také šíření organismů v balastní vodě lodí, což je známo např. pro dravou perloočku *Cercopagis pengoi*, která se rozšířila z Černého do Baltského moře pravděpodobně přes říční systém Donu a Volhy (Cristescu a kol. 2001).

Disperze lupenonožců může být také ovlivněna samotnou přítomností člověka a jeho aktivitami na dané lokalitě. Při rekreačních aktivitách, jako je např. turistika, jízda horským kole nebo jízda terénními automobily může docházet k přenosu trvalých vajíček v bahně, které ulpí na botách člověka nebo na dopravních prostředcích (Kavka 2000). Pohyb po lokalitě s vyschlými nádržkami může způsobit poškození povrchové ochranné krusty a umožní tak odnos vajíček větrem. Úbytek trvalých vajíček z dané nádržky a naopak jejich přenos do jiné, tak následně může ovlivnit populační dynamiku a genetickou diverzitu druhu v dané lokalitě (Graham a Wirth 2008).

4.3 Historické procesy ovlivňující fylogeografii lupenonožců

Jelikož je třída Branchiopoda starobyklou skupinou, vyskytující se již od svrchního kambria (prvohory) (Walossek 1993, podle Brendonck a kol. 2008), evoluce a rozšíření jejich zástupců bylo ovlivněno řadou geologických a klimatických procesů v historii naší planety (Sanmartín a kol. 2001). Podrobný popis vývoje naší planety by byl nad rámec této rešerše (výstižný přehled je uveden např. v práci Sanmartín a kol. 2001), a proto zde ve stručnosti uvádím jen ty historické procesy, které měly zásadní vliv na fylogeografii lupenonožců a zaměřuji se více na holarktickou oblast.

4.3.1 Formování kontinentů

Zásadní vliv na dnešní přítomnost či nepřítomnost zástupců třídy Branchiopoda v různých zoogeografických oblastech mělo složitě formování kontinentů.

4.3.1.2 Rozpad Pangey v druhohorách

V druhohorách (v juře – před 180 miliony let) došlo k rozdělení superkontinentu Pangea na Gondwanu (dnešní Jižní Amerika, Afrika, Antarktida, Austrálie a Indický poloostrov) a Laurasii (dnešní Asie, Evropa, Grónsko a Severní Amerika) (Sanmartín a kol. 2001). Současné rozšíření některých taxonů lupenonožců odráží jejich původ na těchto dvou dřívějších prakontinentech. Gondwanský původ je připisován např. žábronožkám čeledi Parartemiidae (Austrálie), škeblovkám rodu *Lepthesteriella* (Afrika, Madagaskar a Asie) a druhu *Cyclestheria hislopi* (pantropický druh) (Brendonck a kol. 2008) a většině druhů perlooček rodu *Ctenodaphnia* (Heywood 1983, podle Korhola a Rautio 2001) a druhu *Daphnia lumholtzi* (Sorensen a Sterner 1992). Laurasijského původu jsou zřejmě žábronožky čeledi Tanyastigiidae (palearktická oblast), škeblovky rodu *Cyzicus* a *Eocyclus* (Eurasie, Severní Amerika, Afrika) (Brendonck a kol. 2008).

4.3.1.3 Rozdělení Laurasie

V následujícím období druhohor - v křídě, došlo k rozdělení Laurasie moří na dvě oblasti: tzv. Eurameriku (ostrůvky dnešní Evropy a východ Severní Ameriky) a Asiameriku (Asie a západ Severní Ameriky propojené Beringovou úžinou).

Oddělení těchto dvou oblastí způsobilo např. vznik dvou evolučních linií rozeznávaných v komplexu arktických druhů perlooček *Daphnia pulex* (tzv. *pulicaria* a *tenebrosa*) (Colbourne a kol. 1998). Podobný scénář platí i pro druh *Daphnia magna*, jejíž evropské a severoamerické populace jsou geneticky vzdálené (De Gelas a De Meester 2005).

4.3.2 Výzdvih pohoří (orogeneze)

Výzdvih horských pásem může vést k alopatrické speciaci taxonů (citace), avšak v literatuře týkající se fylogeografie lupenonožců je zmiňován jen minimálně. Dobrým příkladem však může být výzdvih Apalačského pohoří v miocénu (mladší třetihory), který zřejmě vedl k oddělení populací dvou linií druhu *Daphnia obtusa* (NA1 a NA2) (Penton a kol. 2004).

4.3.3 Klimatické změny

4.3.2.1 Změna klimatu na přelomu druhohor a třetihor

Na přelomu druhohor a starších třetihor přispívala pozice souše a moří k intenzivnější teplotní výměně mezi nižšími a vyššími zeměpisnými šířkami (Razumovsky 1971, Zherikhin 1978, podle Korovchinsky 2006). To mělo za následek, že globální klima postrádalo výrazný gradient teplot a srážek (téměř všude bylo subtropické až tropické podnebí) a taxony tak mohly mít prakticky pankontinentální rozšíření. K podstatné změně došlo na konci eocénu (prostřední období starších třetihor), kdy pokles teploty způsobil vznik klimatického gradientu mezi rovníkovým a mírným pásem: v rovníkovém pásu došlo k zvýšení teploty, v mírném pásu se klima stalo chladnějším. To vedlo k hromadné extinkci druhohorních a starších třetihorních taxonů, které byly vázány na vlhké tropické prostředí a nedokázaly se přizpůsobit novým klimatickým podmínkám.

Korovchinsky (2006) se domnívá, že tato změna podnebí způsobila extinkci některých vyšších (naddruhových) taxonů řádu Cladocera a také „Conchostraca“, které byly dříve rozšířeny na celé Pangee, příp. na Gondwaně a Laurasii, o čemž svědčí dnešní vzdáleně izolované druhy či populace. Vhodné mírné až subtropické klima zůstalo zachováno v pásu mezi 30. (příp. 50.) rovnoběžkou na obou polokoulích, což vedlo k tomu, že v těchto oblastech dnes nalezneme největší druhovou bohatost jak perlooček (Korovchinsky 2006), tak i velkých lupenonožců jako jsou např. žábřonožky rodu *Branchinella* a *Streptocephalus* (Brendonck a Riddoch 1997) nebo poddruhy listonoha *Triops cancriformis* (Longhurst 1955, Williams 1968).

4.3.2.2 Glaciální cykly

Již v posledním období třetihor (pliocénu, přibližně před 2,4 miliony let) se arktický ledovec začal rozrůstat a vytvářet pevninské ledové štíty na severu Eurasie a Severní Ameriky (Web a Bartlein 1992). Začal tak cyklický vývoj podnebí, který se nejvíce projevil ve starších čtvrtohorách (pleistocénu) střídáním chladných a suchých ledových dob (glaciálů) a teplejších a vlhčích meziledových dob (interglaciálů), přičemž doby ledové zahrnovaly chladnější a teplejší výkyvy (stadiály a interstadiály). V čtvrtohorách proběhlo několik glaciálních cyklů (tradičně se rozeznává pět ledových dob, avšak zřejmě jich bylo mnohem více), jejichž délka trvání se během pleistocénu měnila. Původní krátký cyklus o délce 40 000 let se ve středním pleistocénu změnil na sérii dlouhých glaciálních cyklů, ve kterých glaciály trvaly asi 100 000 let a interglaciály 20 000 let. V mladším pleistocénu se odehrál pouze jediný cyklus, který

zahrnuje poslední interglaciál a poslední dobu ledovou trvající přibližně 100 000 let (Ložek 1973).

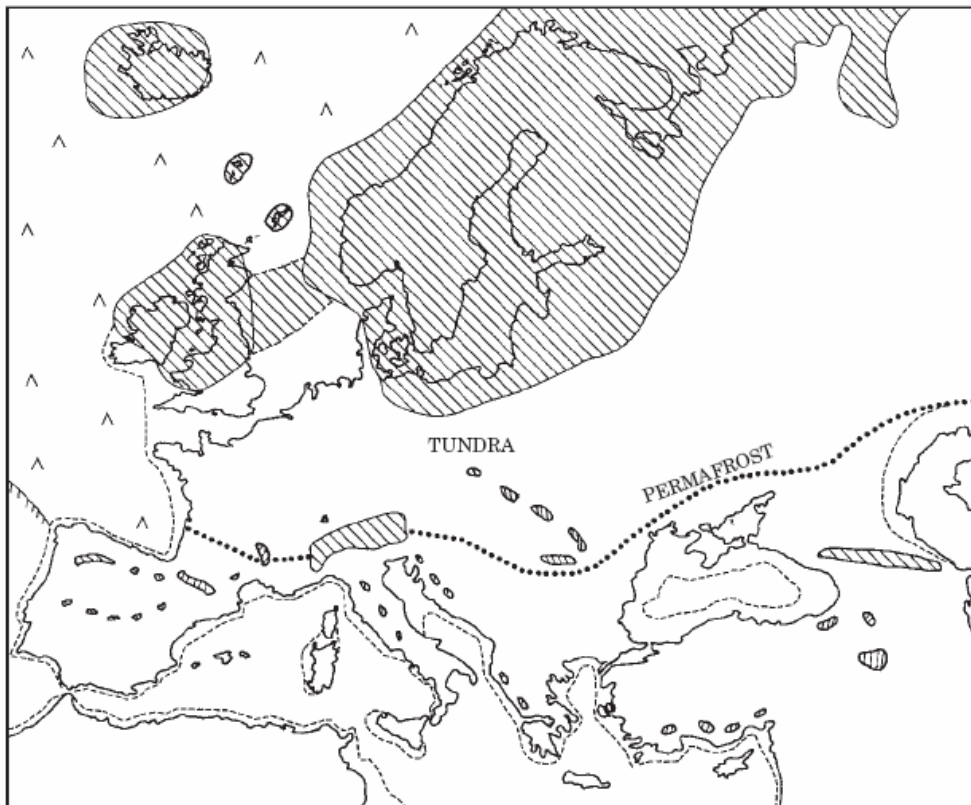
Ačkoliv jsou glaciální cykly způsobovány především Milankovičovými cykly sluneční aktivity (Weertman 1976), tak nástup ledové doby je podmíněn i dalšími faktory, jako je především přítomnost dostatečně velké a mocné pevniny v blízkosti pólů, určitého množství srážek, nepřítomnost teplých mořských proudů u pevniny aj. (Cílek 1995). Podle Milankovičovy teorie jsou cykly sluneční aktivity dány třemi jevy, které se liší svou periodicitou: sklon zemské osy (periodicita 40 000 let), excentricita eliptické dráhy, po které Země obíhá kolem Slunce (periodicita 100 000 let) a precese zemské osy (periodicita 19 nebo 21 000 let) (Cílek 1995). Kombinace těchto jevů vytvářejí soubor klimatických oscilací, jež se projevovaly odlišně v různých časových obdobích a v různých částech světa, v závislosti na zeměpisné šířce, pozici kontinentu vůči oceánu a oceánským proudům, rozlehlosti kontinentu a rozsáhlosti a orientaci pohoří (Hewitt 1996).

Rozsah zalednění holarktické oblasti (tj. Eurasie a Severní Ameriky) se lišil z již výše jmenovaných důvodů. V Severní Americe zasahoval masivní Laurentinský ledový štít od Grónska až na 40°s.š. a pokrýval i oblast dnešních Velkých jezer, zatímco Skandinávský ledový štít dosáhl v Evropě (Obr. 2) pouze k 52°s.š. a přikrýval části Britských ostrovů a severní Evropy, avšak severní Rusko zaledněné nebylo. V Evropě navíc došlo i k vytvoření velkých horských ledovců v Pyrenejích, Alpách, Karpatech a Kavkazu. Mezi těmito zaledněnými oblastmi se rozprostírala planina s tundrou a studenou stepí (Hewitt 1996).

Střídání dob ledových a meziledových mělo zásadní vliv na organismy. S přicházejícím ochlazováním na začátku glaciálu ustupovaly relativně teplomilnější druhy do refugií v nižších zeměpisných šířkách a v interglaciálech migrovaly zase zpět. Při migracích organismy narážely na různé bariéry pro šíření, především na horská pásma (Alpy, Karpaty, Pyreneje, Kavkaz) a moře (Středozevní, Černé a Kaspické moře), a s různou úspěšností je dokázaly překročit. Během těchto opakovaných migrací došlo k vymření některých populací nebo i druhů (Hewitt 1996).

V Evropě byla na základě fosilních a nověji i genetických dat objevena hlavní refugia na Apeninském, Balkánském a Pyrenejském poloostrovu (např. pro listonoha *Triops cancriformis* - Zierold a kol. 2007, perloočku *Daphnia magna* - De Gelas a De Meester 2005). Protože jsou tato území hornatá, mohly zde druhy přežívat klimatické změny i díky posunům do různých nadmořských výšek (Hewitt 2004). Existují ale i hypotézy, že také v severnějších zeměpisných šířkách (střední Evropa) se nalézalo několik refugií, např. oblast dnešního Maďarska a Belgie (Stewart a Lister 2001). Domnívám se, že pro velké lupenonožce mohla

být refugiem i Panonská oblast nebo území dnešního Rumunska, protože v současnosti se zde nachází velká diverzita druhů (v nížinách Rakouska 15 druhů – Eder a kol. 1997, v Rumunsku 26 druhů – Demeter a Stoicescu 2008), avšak žádné fylogeografické studie pro tyto oblasti nebyly provedeny. Pro dnešní arktické druhy sladkovodních bezobratlých živočichů (např. pro komplex druhů *Daphnia pulex* - Weider a Hobæk 1997, 2003) byla zřejmě významným refugiem tzv. oblast Beringia – rozlehlé území východní Sibiře sahající až k Aljašce.



Obr. 2: Rozsah zalednění v Evropě. Šrafované oblasti představují kontinentální a horské ledovce, tečkovaná linie znázorňuje hranici permafrostu (převzato z Hewitt 1999).

Opakované migrace organismů do refugií a následné rekolonizace území přispěly k vytvoření vysoce prostorově strukturované genetické diverzity mnoha druhů a v oblastech dřívějších refugií můžeme dnes nalézt značnou genetickou diverzitu haplotypů, linií i poddruhů (např. perloočky *Daphnia magna* - De Gelas a De Meester 2005, *Daphnia obtusa* v Severní Americe - Penton a kol. 2004, listonoh *Triops cancriformis* - Zierold a kol. 2007).

Fylogeografické studie současných populací tak umožňují odhalit, z kterých refugií (jednoho či více) a jakými cestami probíhala kolonizace území po ústupu ledovce (Hewitt 2004) - např. v komplexu druhů *Daphnia pulex* bylo prokázáno, že skupina *pulicaria* se po ústupu posledního ledovce rozšířila v nearktické oblasti více na sever a na východ a

kolonizovala Grónsko i další ostrovy v severním Atlantiku (Island a Špicberky) a rozšířila se až do severní Evropy (Weider a kol. 1999a). Avšak ne vždy závěry těchto studií poskytují jasnou představu o historickém vývoji rozšíření druhu, jako je tomu např. u žábřonožky *Tanymastix stagnalis* (Ketmaier a kol. 2005) a u *Leptestheria dahalecensis* (Cesari 2007).

4.4 Modelové studie

V této kapitole bych chtěla podrobněji ukázat tři rozdílné fylogeografické studie provedené na perloočkách *Daphnia magna* a *Cecropagis pengoi* a žábřonožce *Tanymastix stagnalis*.

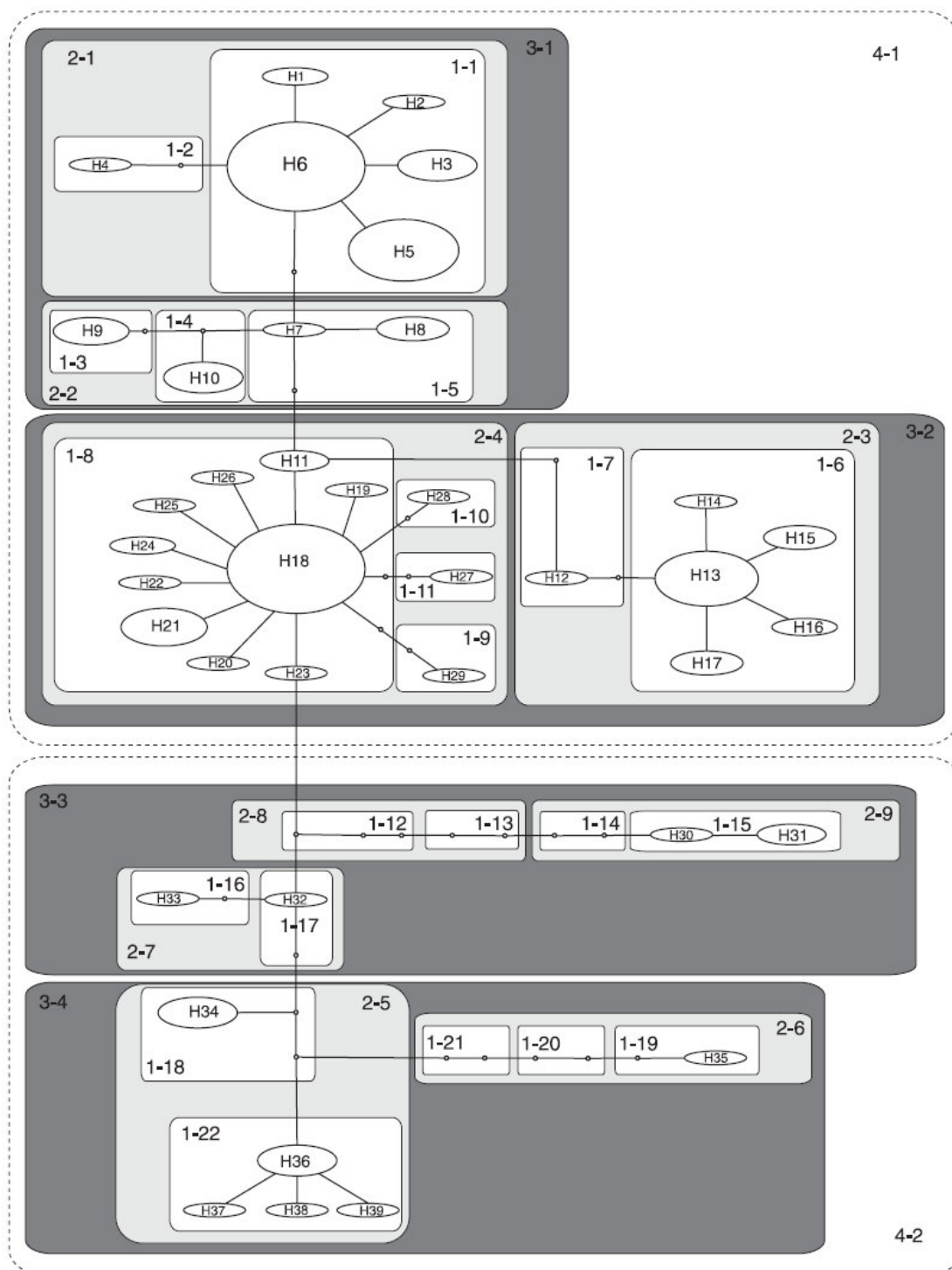
4.4.1 Fylogeografie perloočky *Daphnia magna* v Evropě

Perloočku *Daphnia magna* jsem si vybrala ze dvou důvodů. Je to jeden z málo zástupců rodu *Daphnia*, který není komplexem kryptických druhů (jako je např. *D. obtusa* v Severní Americe - Penton a kol. 2004 nebo *D. pulicaria* v holarktické oblasti – Marková a kol. 2007) a tudíž je genetická struktura populací jednodušší. Druhým důvodem je výsledek fylogeografické studie provedené De Gelasem a De Meesterem (2005), který dokládá výrazné geografické rozdělení haplotypů napříč vzorkovanou evropskou populací.

De Gelas a De Meester (2005) použili pro zjištění genetické struktury mitochondriální gen pro cytochrom *c* oxidázu I. Blízce příbuzné haplotypy byly rozlišeny do čtyř fylogeografických skupin, které vykazují alopatrické rozdělení. Pátá fylogeografická skupina zahrnuje směs blízce a více vzdáleně příbuzných haplotypů, které se vyskytovaly hlavně na vnějších okrajích vzorkovaného území (jižní Španělsko, Maroko, Izrael a Rusko).

Ačkoliv byla prokázána pouze mírná genetická odlišnost mezi populacemi, výsledky De Gelas a De Meester (2005) podporují skutečnost, že tyto rozdílné skupiny se rozšířily na současná místa výskytu z různých refugií před cca 100 000 lety (Pyrenejský, Apeninský a Balkánský poloostrov – Hewitt 1996). Detailnější vzorkování mediteránní oblasti ale provedeno nebylo, a proto nemohl být ani přesněji určen původ jednotlivých populací z jižních refugií.

Analýza „Nested Clade“ potvrzuje, že v minulosti došlo k rozštěpení některých skupin vlivem geografické vzdálenosti. Některé klady (2-1, 2-3 a 2-4) mají hvězdovitou fylogenezi (Obr. 3) Toto uspořádání odráží demografickou expanzi v minulosti (Rogers a Harpending 1992), ke které zřejmě došlo po ukončení glaciálu II (tj. před 130 000 – 90 000 lety). Tři haplotypy mají široké rozšíření a velkou početnost. Tyto haplotypy tvoří jádra fylogeografických skupin, a tak pravděpodobně představují ancestrální typy (Avice 2000).



Obr. 3: Znárodnění haplotypů perloočky *Daphnia magna* za použití metody maximální úspornosti a analýzy „Nested Clade“. Velikost oválů proporcionálně odpovídá frekvenci výskytu daného haplotypu. Spojující linie představují jeden mutační krok. Malé prázdné tečky představují haplotypy, které nebyly sbírány nebo jsou to hypotetické haplotypy. (převzato z De Gelas a De Meester 2005)

Je zajímavé, že u druhu *D. magna* se objevuje alopatrické rozšíření haplotypů i přesto, že chybí bariéry typické pro vznik tohoto rozšíření (např. pohoří – Penton a kol. 2004). Tento jev může být vysvětlen velmi rychlou kolonizací nově vzniklých vhodných habitatů

v kombinaci s rychlou „monopolizací“ vhodných zdrojů (tzv. monopolizační hypotéza – De Meester a kol. 2002). Tyto dva mechanismy (rychlá kolonizace a monopolizace) mohou mít tak za následek, že fylogeografické uspořádání populací spíše odráží historický průběh kolonizace než genový tok působící v současnosti (De Gelas a De Meester 2005).

V této studii byla také prokázána možnost disperze na velké vzdálenosti, která zřejmě způsobila izolované výskyty haplotypů daleko od rozšíření hlavní haplotypové skupiny, do níž patří (např. haplotypů H2 a H4 ze skupiny 2-1 nalezené v severní Evropě a Izraeli, viz. Obr. 3).

Výsledky De Gelas a De Meester (2005) dokládají významné geografické rozdělení v distribuci haplotypů *D. magna* napříč vzorkovanou evropskou populací. I přes vysokou disperzní kapacitu, která je obecně přisuzována sladkovodnímu zooplanktonu, je zřejmě současný genový tok mezi populacemi omezený. Nízká úroveň genového toku mezi populacemi může být vysvětlena trvale působícím efektem zakladatele a genetickým driftem. Oba tyto mechanismy jsou náhodné a nemusí se vzájemně vylučovat. Je však těžké určit, jakou měrou tyto efekty přispěly ke genetické struktuře pozorované populace, jelikož oba mohou vést k podobným výsledkům (De Meester a kol. 2002).

Takto výrazná fylogeografická struktura s alopatickým uspořádáním populací byla zjištěna nejen u perloočky *D. magna* v Evropě, ale i u dalších druhů (zejména v Severní Americe), které se rozmnožují cyklickou partenogenezí a mají široké rozšíření (např. *Sida crystallina* – Cox a Hebert 2001, komplex druhů *Daphnia laevis* – Taylor a kol. 1998, *Daphnia obtusa* – Penton a kol. 2004).

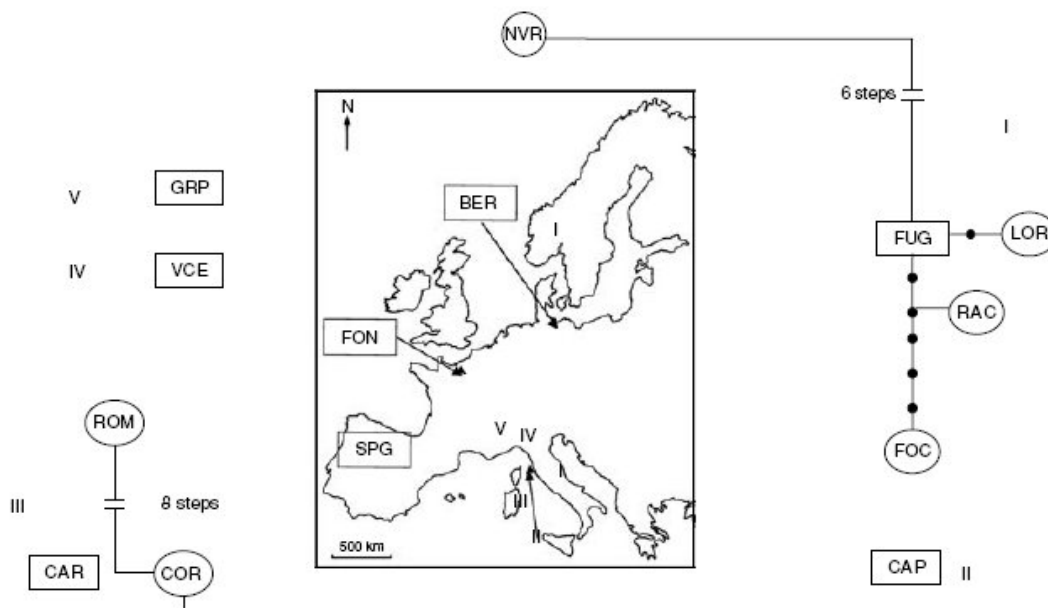
4.4.2 Fylogeografie druhu *Tanymastix stagnalis* (Anostraca)

Výsledky této studie mají zcela opačný charakter než výsledky pro druh *Daphnia magna*: genetická příbuznost nesleduje očividný geografický trend, což poukazuje na to, že geografická vzdálenost není hlavním mechanismem ovlivňujícím uspořádání genetické struktury tohoto druhu.

Do molekulární analýzy bylo zahrnuto 13 populací z Norska, Německa, Francie, Itálie (severní a střední Itálie, ostrovní populace na ostrovech Sardinie a Capraia) a ve Španělsku a jedna předpokládaná populace *T. stellae* na Korsice (Ketmaier a kol. 2005). čímž byl pokryt téměř celý areál výskytu tohoto druhu v Evropě (Brtek a Thiéry 1995, podle Ketmaier a kol. 2005). Jako molekulární marker byly použity mitochondriální geny 16S rRNA a COI.

Ketmaier a kol. (2005) zjistili, že každá populace má svůj vlastní haplotyp a tyto populace byly rozděleny do třech hlavních skupin. První skupina zahrnuje všechny ostrovní

populace a to včetně údajné populace *T. stallea*, u které se tímto prokázalo, že se jedná o populaci *T. stagnalis*. Druhá skupina obsahuje populace ze severní Itálie, Španělska, Francie a Německa. V poslední skupině se nachází všechny čtyři populace z centrální Itálie a norská populace. Analýza, která příbuznost haplotypů vyjadřuje jako síť vztahů, nikoliv jako strom (Network Analysis), seskupila 8 ze 14 zjištěných haplotypů do dvou skupin (I a III; viz. Obr. 4), zatímco zbývajících 6 haplotypů nemohlo být pospojováno. Toto nízké množství propojení populací předpokládá, že mezi populacemi je genový tok značně omezený (Ketmaier a kol. 2005).



Obr. 4: Síťová analýza ukazuje příbuznost mezi 14 nalezenými haplotypy (populacemi). Římské číslice označují nepropojené haplotypy nebo skupiny haplotypů, obdélníky – ancestrální haplotypy, ovály – odvozené haplotypy. Počet nukleotidových substitucí mezi haplotypy je dán počtem teček na spojnici mezi haplotypy; spojnice jsou přerušeny, pokud je počet substitucí větší nebo roven 6.

Populace (číslo v závorce značí počet odebraných jedinců): SPG (5) - Španělsko; FON (5) - Francie; BER (3) - Německo; NVR (3) - Norsko; CAR (5) - jižní Sardinie; ROM (5) - severní Sardinie; COR (5) - jižní Korsika; CAP (4) - ostrov Capraia; GRP (4) - severní Itálie; VCE (5) - severní Itálie; FOC (5), LOR (5), RAC (5), FUG (5) - střední Itálie. (Převzato a upraveno podle Ketmaier a kol. 2005)

Příbuznost ostrovních populací může odrážet vznik těchto ostrovů nebo jejich propojenost s pevninou. Ketmaier a kol. (2005) se však domnívají, že pro tyto populace je více pravděpodobný disperzní model než vikarianční. Korsika se Sardinii a ostrov Capraia (toskánské souostroví) byly pravděpodobně kolonizovány nezávisle v různých dobách z pevniny.

Genetická příbuznost mezi populacemi na kontinentu dává ještě menší biogeografický smysl. Neočekávaným výsledkem analýzy je především šest samostatně stojících haplotypů,

spojení norské populace s populacemi ze střední Itálie a naopak nepropojení populací ze střední a severní Itálie. Příbuznost norské populace se středoitalskými populacemi by mohla být vysvětlena příležitostnou disperzí na velkou vzdálenost, která nejméně jednou geneticky propojila tyto vzdálené populace v nedávné minulosti, zřejmě po ukončení posledního glaciálu (Ketmaier a kol. 2005).

Tato fylogeografická studie je ukázkou toho, že předpokládané jasné geografické uspořádání populací nemusí být prokázáno, ačkoliv jsou do studie zahrnuty vzorky z téměř celého areálu výskytu. Ketmaier a kol. (2005) se domnívá, že zřetelnější fylogeografická struktura populací žábřonožky *T. stagnalis* by mohla být prokázána při použití vysoce variabilních markerů, jako jsou např. mikrosatelity.

4.4.3 Rekonstrukce invazní cesty druhu *Cercopagis pengoi* (Cladocera)

Na druhu *C. pengoi* bych chtěla ukázat, jak může fylogeografie přispět k objasnění cest šíření invazních druhů.

Dravá perloočka *C. pengoi* má své původní rozšíření v Ponto-kaspické oblasti – v Černém, Azovském a Kaspickém moři a v Aralském jezeře (Rivier 1998, podle Cristescu a kol. 2001). Hlavní vodní plochy v této oblasti byly po dlouhou dobu od sebe izolovány. Od doby před 6 miliony let došlo několikrát k opakovaným přechodným spojením (Zenkevich 1963, podle Cristescu a kol. 2001) V 19. století byla moře propojena říčními kanály mezi Donem a Volhou.

V roce 1992 byl *Cercopagis pengoi* zaznamenán v Baltickém moři (Ojaveer a Lumberg 1995) a následně pak v roce 1998 v Severní Americe (MacIsaac a kol. 1999).

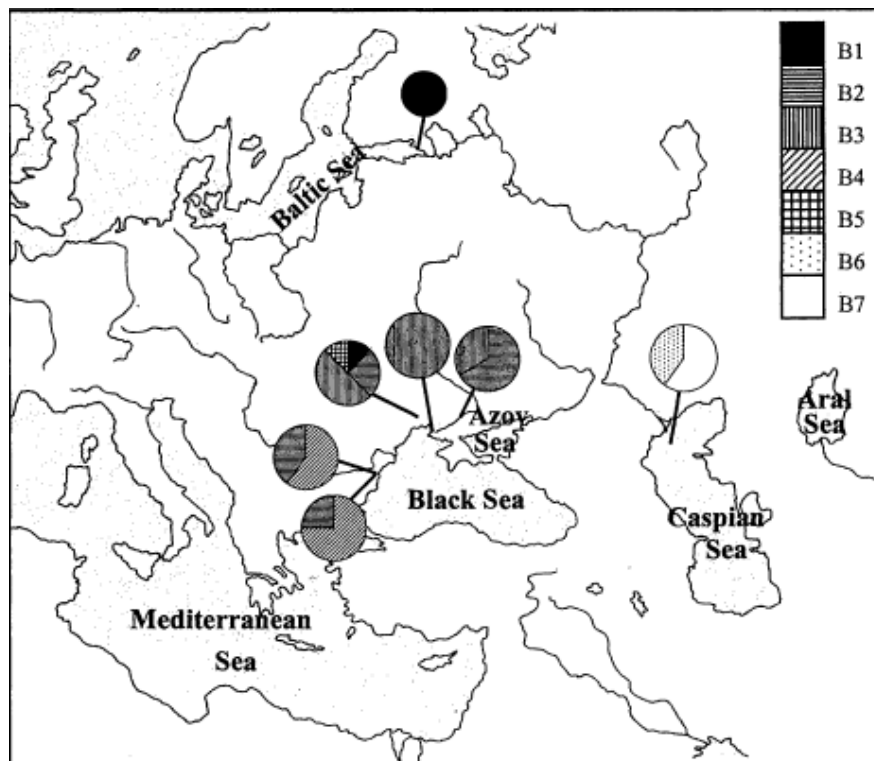
Studie prováděná Cristescu a kol. (2001) se zaměřila na výzkum diverzity mtDNA z populací *C. pengoi* ze Severní Ameriky a Eurasie. Byly použity dva mitochondriální geny (COI a ND 5), které se liší rychlostí vývoje a mohou tak odhalit různě staré události (Lynch a Jarrell 1993).

Výsledky z COI diverzity odhalily přítomnost pouze dvou haplotypů, přičemž jeden byl omezen na Kaspické moře a druhý haplotyp byl nalezen v Černém a Baltském moři a v Severní Americe. Podle ND5 bylo rozlišeno sedm haplotypů, které patří do dvou hlavních skupin. Jedna skupina, obsahující dva genotypy, se nachází pouze v Kaspickém moři, zatímco členové druhé skupiny byli přítomni v Černém a Baltickém moři a též v Severní Americe. V Černém moři se vyskytovalo 5 haplotypů z této skupiny, zatímco pouze jediný genotyp byl nalezen v Baltském moři a Severní Americe (viz. Obr. 5) (Cristescu a kol. 2001).

Nízká genetická diverzita v COI a ND5 v Černém a Kaspickém moři a blízká příbuznost haplotypů v těchto vodních nádržích poukazuje na to, že velikost populací v nedávné minulosti několikrát přechodně prudce poklesla, což způsobilo snížení jejich genetické variability („bottle-neck effect“) (Cristescu a kol. 2001).

MacIsaac a kol. (1999) předpověděl čtyři možné cesty propojující potenciální zdrojové populace v Pontokaspickém regionu s Baltským mořem a Velkými jezery v Severní Americe, Cristescu a kol. (2001) přidává ještě jednu možnou cestu. Značné odlišnosti mezi Kaspickými a Baltskými populacemi (COI i ND5) jasně ukazují, že Kaspické linie se nepodílely na kolonizaci Baltského moře (což vylučuje i jednu z možných cest šíření). Genetická podobnost mezi populacemi z Baltského moře a populacemi z Velkých jezer předpokládá, že kolonizace Severní Ameriky se uskutečnila následným přenosem organismů z Baltského moře (Cristescu a kol. 2001).

Fylogeografické studie dobře umožňují odhalit odkud a jakými cestami probíhá šíření invazních druhů. Mezi lupenonožci byly tímto způsobem rekonstruovány cesty šíření např. také pro perloočky *Bythotrephes longimanus* (Berg a Garton 1994), *Bosmina coregoni* (Demelo a Hebert 1994) a *Daphnia pulex* (Mergeay a kol. 2005).



Obr. 5: Znáznornění frekvencí sedmi haplotypů ND5 v evropských populacích *C. pengoi*. Haplotyp B1 se vyskytuje i ve Velkých jezerech v Severní Americe. (Převzato z Cristescu a kol. 2001)

5. Závěr

Sladkovodní koryši třídy Branchiopoda (Anostraca, Notostetraca, „Conchostraca“, Cladocera) jsou dobře přizpůsobeni na obývání dočasných vod, jelikož produkují odolná dormantní stádia – trvalá vajíčka ve stavu diapauzy a klidová vajíčka. Tato stádia zároveň slouží jako dobré prostředky pro pasivní disperzi a umožňují tak lupenonožcům nejen osídlování nových vhodných prostředí, ale také genetický tok mezi populacemi (a to v čase i prostoru).

Vektory pasivní disperze u lupenonožců jsou zejména organismy (ptáci, obojživelníci a ryby), vodní proud, vítr a různé lidské činnosti. Trvalá vajíčka jsou odolná vůči trávicím enzymům obratlovců, a proto jsou schopna po defekaci pokračovat ve svém vývoji a za příznivých podmínek prostředí se vylíhnout. Významnými vektory pro disperzi na velké vzdálenosti (napříč kontinentem, mezi kontinenty) jsou zejména migrující ptáci a lidské aktivity jako mořská a říční lodní doprava, která umožnila introdukci nepůvodních druhů. Na krátkou vzdálenost se uplatňují vítr a vodní tok jako vektory pasivní disperze, avšak v literatuře se objevují kontroverzní názory na význam těchto vektorů pro sladkovodní organismy.

Největší diverzitu lupenonožců dnes nalezneme v oblastech teplého mírného pásu a subtropů na obou polokoulích. Současné rozšíření zástupců lupenonožců bylo utvářeno zásadními historickými událostmi, jako je formování kontinentů, orogeneze a klimatické změny ovlivňující ekosystémy. Především čtvrtohorní glaciální cykly, během kterých docházelo k migracím do refugií a následným rekolonizacím, ovlivnily genetickou strukturu populací dnešních druhů.

Fylogeografické studie umožňují odhalit, jak probíhalo šíření organismů na základě jejich genetické příbuznosti. Úspěšnost těchto historických rekonstrukcí závisí především na použití molekulárních metod (dostatečně citlivé markery) a na počtu a velikosti populací zahrnutých do studie.

Tato rešerše má sloužit i jako teoretický podklad pro mou diplomovou práci, ve které se budu zabývat fylogeografií jarních druhů *Lepidurus apus* (Notostetraca) a *Eubrachyptus grubii* (Anostraca) v periodických tůních nacházejících se v nivách velkých evropských řek (tj. povodí Labe, Dunaje a Odry). Hlavním cíle této práce bude zjistit, jak si jsou populace těchto druhů příbuzné a jaké je geografické rozmístění jednotlivých linií/haplotypů.

6. Seznam citované literatury

- Alekseev, V.R. a Starobogatov, Y.I. (1996): Types of diapause in Crustacea: Definitions, distribution, evolution. *Hydrobiologia* 320: 15–26.
- *Alerstam, T., Gudmundsson, G.A. a Larsson, B. (1995): Migration patterns and flight routes of tundra birds. In: Grönlund, E. a O. Melander (eds): Swedish-Russian Tundra Ecology-Expedition-94: A Cruise Report. *Swedish Polar Research Secretariat, Stockholm*, 252–263
- Adamowicz, S.J., Petrussek, A., Colbourne, J.K., Hebert, P.D.N. a Witt, J.D.S. (2009): The scale of divergence: A phylogenetic appraisal of intercontinental allopatric speciation in a passively dispersed freshwater zooplankton genus. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 50: 423–436.
- Adamowicz, S.J. a Purvis, A. (2005): How many branchiopod crustacean species are there? Quantifying the components of underestimation. *Global Ecology and Biogeography* 14: 455–468
- Avise, J.C. (2000): Phylogeography: the history and formation of species. *Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts*, 447 s.
- Bailey, S.A., Duggan, I.C., van Overdijk, C.D.A., Jenkins, P.T. a MacIsaac, H.J. (2003): Viability of invertebrate diapausing eggs collected from residual ballast sediment. *Limnology and Oceanography* 48 (4): 1701–1710.
- Beladjal, L., Dierckens, K. a Mertens, J. (2007): Dispersal of fairy shrimp *Chirocephalus diaphanous* (Branchiopoda: Anostraca) by the trout (*Salmo trutta*). *Journal of Crustacean Biology* 27 (1): 71–73.
- Belyaeva, M. a Taylor, D.J. (2009): Cryptic species within the *Chydorus sphaericus* species complex (Crustacea: Cladocera) revealed by molecular markers and sexual stage morphology. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 50: 534–546.
- Berg, D.J. a Garton, D.W. (1994): Genetic differentiation in North American and European populations of the cladoceran *Bythotrephes*. *Limnology and Oceanography* 39 (7): 1503–1515.
- Bilton, D.T., Freeland, J.R. a Okamura, B. (2001): Dispersal in freshwater invertebrates. *Annual Review of Ecology and Systematics* 32: 159–181.
- Bohonak, A.J. a Whiteman, H.H. (1999): Dispersal of fairy shrimp *Branchinecta coloradensis* (Anostraca) - Effects of hydroperiod and salamanders. *Limnology and Oceanography* 44 (3): 487–493.
- Brede, N., Thielsch, A., Sandrock, C., Spaak, P., Keller, B., Streit, B. a Schwenk, K. (2006): Microsatellite markers for European *Daphnia*. *Molecular Ecology Notes* 6: 536–539.
- Brendonck, L. (1996): Diapause, quiescence, hatching requirements: What we can learn from large freshwater branchiopods (Crustacea: Branchiopoda: Anostraca, Notostraca, Conchostraca). *Hydrobiologia* 320: 85–97.
- Brendonck, L. a De Meester, L. (2003): Egg banks in freshwater zooplankton: evolutionary and ecological archives in the sediment. *Hydrobiologia* 491: 65–83.
- *Brendonck, L., Riddoch, B.J., van de Weghe, V. a van Dooren, T. (1998): The maintenance of egg banks in very short-lived pools – a case study with anostracans (Branchiopoda). In: Brendonck, L., De Meester, L. a Hairston, N.G.Jr. (eds): Evolutionary and Ecological Aspects of Crustacean Diapause. *Archive für Hydrobiologie*. 52: 141–161.
- Brendonck, L. a Riddoch, B. (1997): Anostracans (Branchiopoda) of Botswana: Morphology, Distribution, Diversity, and Endemicity. *Journal of Crustacean Biology* 17 (1): 111–134.
- Brendonck, L. a Riddoch, B.J. (1999): Wind-borne short-range egg dispersal in anostracans (Crustacea: Branchiopoda). *Biological Journal of the Linnean Society* 67: 87–95.

- Brendonck, L., Rogers, D.C., Olesen, J., Weeks, S. a Hoeh, W.R. (2008): Global diversity of large branchiopods (Crustacea: Branchiopoda) in freshwater. *Hydrobiologia* 595: 167–176.
- Brtek J. a Mura, G. (2000): Revised key to families and genera of the Anostraca with notes on their geographical distribution. *Crustaceana* 73 (9): 1037–1088.
- * Brtek, J. a Thiéry, A. (1995): The geographic distribution of the European Branchiopods (Anostraca, Notostraca, Spinicaudata, Laevicaudata). *Hydrobiologia* 298: 263–280.
- Cáceres, C.E. (1998): Interspecific variation in the abundance, production, and emergence of *Daphnia* diapausing eggs. *Ecology* 79 (5): 1699–1710.
- * Cáceres, C. E. a Hairston, N.G. (1998): Benthic-pelagic coupling in planktonic crustaceans: the role of the benthos. *Archive für Hydrobiologie* 52: 163–174.
- Cáceres, C.E. a Soluk, D.A. (2002): Blowing in the wind: a field test of overland dispersal and colonization by aquatic invertebrates. *Oecologia* 131: 402–408.
- * Calman, W.T. (1909): Crustacea. In: Lankester, E.R. (ed.) A treatise on Zoology, Part 7 Appendiculata Fasc. 3. *Adam and Charles Black, London*, 346 s.
- Carvalho, G.R. a Wolf, H.G. (1989): Resting eggs of lake-*Daphnia*. I. Distribution, abundance and hatching of eggs collected from various depths in lake sediments. *Freshwater Biology* 22: 459–470.
- Cesari, M., Luchetti, A., Scanabissi, F. a Mantovani, B. (2007): Genetic variability in European *Leptostheria dahalacensis* (Rüppel, 1837) (Crustacea, Branchiopoda, Spinicaudata). *Hydrobiologia* 586: 249–260.
- Cílek, V. (1995): Milankovičovy cykly. Astronomické teorie klimatických změn. *Vesmír* 74 (9): 488–491.
- * Cohen, D. (1966): Optimizing reproduction in a randomly varying environment. *Journal of Theoretical Biology* 12: 119–129.
- Cohen, G.M. a Shurin, J.B. (2003): Scale-dependence and mechanisms of dispersal in freshwater zooplankton. *Oikos* 103: 603–617.
- Colbourne, J.K., Crease, T.J., Weider, L.J., Hebert, P.D.N., F. Dufresne a Hobæk, A. (1998): Phylogenetics and evolution of a circumarctic species complex (Cladocera: *Daphnia pulex*). *Biological Journal of the Linnean Society* 65: 347–365.
- Cox, A.J. a Hebert, P.D.N. (2001): Colonization, extinction, and phylogeographic patterning in a freshwater crustacean. *Molecular Ecology* 10: 371–386.
- Crisci, J.V. (2001): The voice of historical biogeography. *Journal of Biogeography* 28 (2): 157–168.
- Cristescu, M.E.A., Hebert, P.D.N. a Witt, J.D.S. (2001): An invasion history for *Cercopagis pengoi* based on mitochondrial gene sequences. *Limnology and Oceanography* 46 (2): 224–229.
- Croizat, L., Nelson, G. a Rosen, D.E. (1974): Centers of origin and related concepts. *Systematic Zoology* 23 (2): 265–287.
- Darwin, Ch. (1860): The origin of the species: by means of natural selection or the preservation of favoured races in the struggle for life. *John Murray, London*, 502 s.
- De Gelas, K. a De Meester, L. (2005): Phylogeography of *Daphnia magna* in Europe. *Molecular Ecology* 14: 753–764.
- De Meester, L., Gómez, A., Okamura, B. a 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. a 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.

- Demelo, R. a Hebert, P.D.N. (1994): Founder effects and geographical variation in the invading cladoceran *Bosmina (Eubosmina) coregoni* Baird 1857 in North America. *Heredity* 73: 490–499.
- Demeter, L. a Stoicescu, A. (2008): A review of the distribution of large branchiopods (Branchiopoda: Anostraca, Notostraca, Spinicaudata, Laevicaudata) in Romania. *North-Western Journal of Zoology* 4 (2): 203–223.
- Dumont, H.J., Nandini, S., Sarma, S.S.S. (2002): Cyst ornamentation in aquatic invertebrates: a defence against egg-predation. *Hydrobiologia* 486: 161–167.
- Dumont, H.J. a Negrea, S. (2002): Introduction to the Class Branchiopoda. *Backhuys Publishers, Leiden*. 398 s.
- Dodson, S.I. a Frey, D.G. (1991): Cladocera and Other Branchiopoda. In: Thorp, J.H. a Covich, A.P. (eds.): Ecology and classification of North American freshwater invertebrates. *Academic Press*, 273–787.
- Eder, E., Walter, H. a Gottwald, R. (1997): Distribution and phenology of large branchiopods in Austria. *Hydrobiologia* 359: 13–22.
- Figuerola, J. a 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. a Michot, T.C. (2005): Invertebrate eggs can fly: Evidence of waterfowl-mediated gene flow in aquatic invertebrates. *The American Naturalist* 165 (2): 274–280
- Figuerola, J., Green, A.J. a Santamaría, L. (2003): Passive internal transport of aquatic organisms by waterfowl in Donana, south-west Spain. *Global Ecology and Biogeography* 12: 427–436.
- Forró, L., Korovchinsky, N.M., Kotov, A.A. a Petrusek, A. (2008): Global diversity of cladocerans (Cladocera; Crustacea) in freshwater. *Hydrobiologia* 595: 177–184.
- Freeland, J.R., Noble, L.R. a Okamura, B. (2000): Genetic consequences of the metapopulation biology of a facultatively sexual freshwater invertebrate. *Journal of Evolutionary Biology* 13: 383–395.
- Frey, D. (1986): The non-cosmopolitanism of chydorid Cladocera: implications for biogeography and evolution. In: Gore, R.H. a Heck, K.L. (eds.): Crustacean biogeography, *CRC Press*, 237–253.
- Frisch, D., Green, A.J. a Figuerola, J. (2007): High dispersal capacity of a broad spectrum of aquatic invertebrates via waterbirds. *Aquatic Sciences* 69 (4): 568–574.
- Fryer, G. (1987): A new classification of the branchiopod Crustacea. *Zoological Journal of Linnean Society* 91: 357–383.
- Fryer, G. (1996): Diapause, a potent force in the evolution of freshwater crustaceans. *Hydrobiologia* 320: 1–14.
- Graham, T.B. a Wirth, D. (2008): Dispersal of large branchiopod cysts: potential movement by wind from potholes on the Colorado Plateau. *Hydrobiologia* 600: 17–27.
- Grey, D.K., Bailey, S.A., Duggan, I.C. a MacIsaac, H.J. (2005): Viability of invertebrate diapausing eggs exposed to saltwater: implications for Great Lakes' ship ballast management. *Biological Invasions* 7: 531–539.
- Hairston, N.G., jr. (1996): Zooplankton egg banks as biotic reservoirs in changing environments. *Limnology and Oceanography* 41 (5): 1087–1092.
- Harrison, C.J., Langdale, J.A. (2006): A step by step guide to phylogeny reconstruction. *The Plant Journal* 45: 561–572
- Havel, J.E., Colbourne, J.K. a Hebert, P.D.N. (2000): Reconstructing the history of intercontinental dispersal in *Daphnia lumholtzi* by use of genetic markers. *Limnology and Oceanography* 45 (6): 1414–1419.

- * Herzig, A. (1985): Resting eggs – a significant stage in the life cycle of crustaceans *Leptodora kindti* and *Bythotrephes longimanus*. *Verhandlungen der Internationalen Vereinigung für Theoretische und Angewandte Limnologie* 22: 3088–3098.
- 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.
- Hewitt, G.M. (2004): The structure of biodiversity – insights from molecular phylogeography. *Frontiers in Zoology* 1 (4).
- * Heywood, R.B. (1983): Inland waters. In: Laws, R. M. (ed.): *Antarctic Ecology*. *Academic Press*: 279–344.
- Holder, M. a Lewis, P.O. (2003): Phylogeny estimation: traditional and Bayesian approaches. *Nature Reviews Genetics* 4: 275–284.
- Horne, F. (1967): Effects of physical-chemical factors on the distribution and occurrence of some southeastern Wyoming Phyllopods. *Ecology* 48 (3): 472–477.
- Hulsmans, A., Moreau, K., De Meester, L., Riddoch, B.J. a Brendonck, L. (2007): Direct and indirect measures of dispersal in the fairy shrimp *Branchipodopsis wolffi* indicate a small-scale isolation-by-distance pattern. *Limnology and Oceanography* 52 (2): 676–684.
- Chu, K.H., Li, C.P. a Ho, H.Y. (2001): The first internal transcribed spacer (ITS-1) of ribosomal DNA as a molecular marker for phylogenetic and population analyses in Crustacea. *Marine Biotechnology* 3: 355–361.
- Jarnagin, S.T., Swan, B.K. a Kerfoot, W.Ch. (2000): Fish as vectors in the dispersal of *Bythotrephes cederstroemi*: diapausing eggs survive passage through the gut. *Freshwater Biology* 43: 579–589.
- Jenkins, D.G. a Underwood, M.O. (1998): Zooplankton may not disperse readily in wind, rain, or waterfowl. *Hydrobiologia* 387/388: 15–21.
- Kapler, O. (1939): Ze života lupenonožců (Euphyllopoda). *Příroda* roč. 32 (2): 1–7.
- Kapler, O. (1940): Ze života lupenonožců, druhý příspěvek. *Příroda* roč. 33 (2): 34–38.
- Kapler, O. (1943): Ze života lupenonožců známých z území Moravy. *Příroda* roč. 35 (6): 167–178.
- Kavka, T. (2000): Listonozí, žábřonožky a škeblůvky v přírodě a chovu. *Živa* 5: 224–227.
- Kellogg, Ch.A. a Griffin, D.W. (2006): Aerobiology and the global transport of desert dust. *Trends in Ecology and Evolution* 21 (11): 638–644.
- Ketmaier, V., Mandatori, R., De Matthaeis, E. a Mura, G. (2005): Molecular systematics and phylogeography in the fairy shrimp *Tanymastix stagnalis* based on mitochondrial DNA. *Journal of Zoology* 266: 401–410.
- Korhola, A. a Rautio, M. (2001): Cladocera and other branchiopod crustaceans. In: Smol, J.P., Birks, H.J.B. a Last, W.M. (eds.): *Tracking environmental change using lake sediments. Volume 4: Zoological indicators*. *Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, The Netherlands*, 5–41
- Korovchinsky, N.M. (2006): The Cladocera (Crustacea: Branchiopoda) as a relict group. *Zoological Journal of the Linnean Society* 147: 109–124.
- * Korovchinsky, N.M. a Boikova, O.S. (1996): The resting eggs of the Ctenopoda (Crustacea: Branchiopoda): a review. *Hydrobiologia* 320: 131–14.
- Kotov, A.A. a Korovchinsky, N.M. (2006): First record of fossil Mesozoic Ctenopoda (Crustacea, Cladocera). *Zoological Journal of the Linnean Society* 146: 269–274
- Longhurst, A.R. (1955): Evolution in Notostraca. *Evolution* 9: 84–86.
- Ložek, V. (1973): Příroda ve čtvrtohorách. *Academia Praha*, s. 372.

- Lynch, M. a Jarrell, P.E. (1993): A method for calibrating molecular clocks and its application to animal mitochondrial DNA. *Genetics* 135: 1197–1208.
- MacIsaac, H.J., Grigorovich, I.A., Hoyle, J.A., Yan, N.D. a Panov, V.E. (1999): Invasion of Lake Ontario by the Ponto-Caspian predatory cladoceran *Cercopagis pengoi*. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 56: 1–5.
- Marková, S., Dufresne, F., Rees, D.J., Černý, M. a Kotlík, P. (2007): Cryptic intercontinental colonization in water fleas *Daphnia pulicaria* inferred from phylogenetic analysis of mitochondrial DNA variation. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 44: 42–52.
- Mellors, W.K. (1975): Selective predation of ephippial *Daphnia* and the resistance of ephippial eggs to digestion. *Ecology* 56 (4): 974–980.
- Mergeay, J., Aguilera, X., Declerck, S., Petrusek, A., Huyse, T. a De Meester, L. (2008): The genetic legacy of polyploid Bolivian *Daphnia*: the tropical Andes as a source for the North and South American *D.pulicaria* complex. *Molecular Ecology* 17: 1789–1800.
- Mergeay, J., Verschuren, D. a De Meester, L. (2005): Cryptic invasion and dispersal of an American *Daphnia* in East Africa. *Limnology and Oceanography* 50 (4): 1278–1283.
- Merta, L. (2003): Prehatching success of *Eubbranchipus (Siphonophanes) grubii* (Crustacea, Anostraca) under the influence of some environmental factors. *Biologia* 58: 919–924.
- Michels, E., Cottenie, K., Neys, L., De Gelas, K., Coppin, P. a De Meester, L. (2001b): Geographical and genetic distances among zooplankton populations in a set of interconnected ponds: a plea for using GIS modelling of the effective geographical distance. *Molecular Ecology* 10: 1929–1938.
- Michels, E., Cottenie, K., Neys, L. a De Meester, L. (2001a): Zooplankton on the move: first results on the quantification of dispersal of zooplankton in a set of interconnected ponds. *Hydrobiologia* 442: 117–126.
- Negrea, S., Botnariuc, N. a Dumonst, H.J. (1999): Phylogeny, evolution and classification of the Branchiopoda (Crustacea). *Hydrobiologia* 412: 191–212.
- Nichols, R.A a Freeman, K.L.M. (2004): Using molecular markers with high mutation rates to obtain estimates of relative population size and to distinguish the effects of gene flow and mutation: a demonstration on using data from endemic Mauritian skinks. *Molecular Ecology* 13: 775–787.
- Ojaveer, H. a Lumberg, A. (1995): On the role of *Cercopagis (Cercopagis) pengoi* (Ostroumov) in Paernu Bay and the NE part of the Gulf of Riga ecosystem. *Proceedings of the Estonian Academy of Sciences, Ekology*: 5 (1-2): 20-25.
- Olesen, J. (2007): Monophyly and phylogeny of Branchiopoda, with focus on morphology and homologies of branchiopod phyllopodous limbs. *Journal of Crustacean Biology* 27 (2): 165–183.
- Pálsson, S. (2000): Microsatellite variation in *Daphnia pulex* from both sides of the Baltic Sea. *Molecular Ecology* 9: 1075–1088.
- Penton, E.H., Hebert, P.D.N. a Crease, T.J. (2004): Mitochondrial DNA variation in North American populations of *Daphnia obtusa*: continentalism or cryptic endemism? *Molecular Ecology* 13: 97–107.
- Petrusek, A., Černý, M., Mergeay, J. a Schwenk, K. (2007): *Daphnia* in the Tatra Mountain lakes: multiple colonisation and hidden species diversity revealed by molecular markers. *Fundamental and Applied Limnology/Archiv für Hydrobiologie* 169 (4): 279–291.
- Petrusek, A., Hobæk, A., Nilssen, J.P., Skage, M., Černý, M., Brede, N. a Schwenk, K. (2008): A taxonomic reappraisal of the European *Daphnia longispina* complex (Crustacea, Cladocera, Anomopoda). *Zoologica Scripta* 37 (5): 507–519.
- Proctor, V.W., Malone, Ch.R., DeVlaming, V.L. (1967): Dispersal of aquatic organisms: Viability of disseminules recovered from the intestinal tract of captive Killdeer. *Ecology* 48 (4): 672–676.

- * Razumovsky, S.M. (1971): On the origin and age of tropical and laurelleaf floras. *Bulleten Glavnogo Botanicheskogo Sada AN SSSR* 82: 43–51.
- Ricciardi, A. a MacIssac, H.J. (2000): Recent mass invasion of the North American Great Lakes by Ponto-Caspian species. *Trends in Ecology and Evolution* 15 (2): 62–65.
- Richter, S., Olesen, J. a Wheeler, W.C. (2007): Phylogeny of Branchiopoda (Crustacea) based on a combined analysis of morphological data and six molecular loci. *Cladistics* 23: 301–336.
- * Rivier, I.K. (1998): The predatory Cladocera (Onychopoda: Podonidae, Polyphemidae, Cerco-pagidae) and Leptodorida of the world. In: Dumont, H.J.F. (ed.): Guides to the identification of the microinvertebrates of the continental waters of the world, v. 13. *Backhuys Publishers*.
- Rogers, A.R. a Harpending, H. (1992): Population growth makes waves in the distribution of pairwise genetic differences. *Molecular Biology and Evolution* 9 (3): 552–569.
- Ronquist, F. (1997): Dispersal-vicariance analysis: a new approach to the quantification of historical biogeography. *Systematic Biology* 46 (1): 195–203.
- Rulík, M. (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 MŽP ČR*.
- Sanmartín, I., Enghoff, H. a Ronquist, F. (2001): Patterns of animal dispersal, vicariance and diversification in the Holarctic. *Biological Journal of the Linnean Society* 73: 345–390.
- Schwenk, K., Posada, D. a Hebert, P.D.N. (2000): Molecular systematics of European *Hyalodaphnia*: the role of contemporary hybridization in ancient species. *Proceedings of the Royal Society of London Series B* 267: 1833–1842.
- Smirnov, N. N. (1992): Mesozoic Anomopoda (Crustacea) from Mongolia. *Zoological Journal of the Linnean Society* 104 (2): 97–116.
- Sorensen, K.H. a Sterner, R.W. (1992): Extreme cyclomorphosis in *Daphnia lumholtzi*. *Freshwater Biology* 28: 257–262.
- Spieth, P.T. (1974): Gene flow and genetic differentiation. *Genetics* 78: 961–965.
- Stenseth, N.Ch. a Lidicker, W.Z. (eds.) (1992): Animal dispersal: small mammals as a model. *Springer*, 365 s.
- Stewart, J.R. a Lister, A.D. (2001): Cryptic northern refugia and the origins of the modern biota. *Trends in Ecology and Evolution* 16 (11): 608–613.
- * Šrámek-Hušek, R. (1940): K rozšíření a biologii žábronožky *Chirocephalopsis grubei* a listonoha *Lepidurus apus* ve východním Polabí. *Věda přírodní* 20.
- Šrámek-Hušek, R., Straškraba, M., a Brtek, J. (1962): Lupenonožci – Branchiopoda. Fauna ČSSR (16). *Nakl. ČSAV, Praha*. 467 s.
- Taylor, D.J., Finston, T.L. a Hebert, P.D.N. (1998): Biogeography of a widespread freshwater crustacean: Pseudocongruence and cryptic endemism in the North American *Daphnia leavis* complex. *Evolution* 52(6): 1648–1670.
- Taylor, D.J., Hebert, P.D.N. a Colbourne, J.K. (1996): Phylogenetics and evolution of the *Daphnia longispina* group (Crustacea) based on 12S rDNA sequence and allozyme variation. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 5(3): 495–510.
- Templeton, A.R. (2004): Statistical phylogeography: methods of evaluating and minimizing inference errors. *Molecular Ecology* 13: 789–809.
- Thielsch, A., Brede, N., Petrusek, A., De Meester, L. a Schwenk, K. (2009): Contribution of cyclic parthenogenesis and colonization history to population structure in *Daphnia*. *Molecular Ecology* 18: 1616–1628.

- Valoušek, B. (1951): Periodická sněžní tuň jako biotop. *Práce moravskoslezské akademie věd přírodních* sv. 23, spis 20: 411–435.
- Vanschoenwinkel B., Gielen, S., Seaman, M. a Brendonck, L. (2008): Any way the wind blows – frequent wind dispersal drives species sorting in ephemeral aquatic communities. *Oikos* 117: 125–134.
- Vávra, V. (1900): Škeblovka rybníčná (*Limnadia lenticularis*) nový pro Čechy korýš. *Vesmír* 29: 88–90.
- * Walossek, D. (1993): The Upper Cambrian *Rehbachella* and the phylogeny of Branchiopoda and Crustacea. *Fossils and Strata* 32: 1–202.
- Web, T. III a Bartlein, P.J. (1992): Global changes during the last 3 million years: climatic controls and biotic responses. *Annual Reviews of Ecology and Systematics* 23: 141–173.
- Weertman, J. (1976): Milankovitch solar radiation variations and ice age ice sheet sizes. *Nature* 261: 17–20.
- Weider, L.J. a Hobæk, A. (1997): Postglacial dispersal, glacial refugia, and clonal structure in Russian/Siberian populations of the arctic *Daphnia pulex* complex. *Heredity* 78: 363–372.
- Weider, L.J. a Hobæk, A. (2003): Glacial refugia, haplotype distributions, and clonal richness of the *Daphnia pulex* complex in arctic Canada. *Molecular Ecology* 12: 463–473.
- Weider, L.J., Hobæk, A., Colbourne, J.K., Crease, T.J., Dufresne, F. a Hebert, P.D.N. (1999a): Holarctic phylogeography of an asexual species complex I. Mitochondrial DNA variation in arctic *Daphnia*. *Evolution* 53 (3): 777–792.
- Weider, L.J., Hobæk, A., Hebert, P.D.N. a Crease, T.J. (1999b): Holarctic phylogeography of an asexual species complex II. Allozymic variation and clonal structure in Arctic *Daphnia*. *Molecular Ecology* 8: 1–13.
- Williams, W.D. (1968): The distribution of *Triops* and *Lepidurus* (Branchiopoda) in Australia. *Crustaceana* 14 (2): 119–126.
- * Zenkevich, L.A. (1963): Biology of the Seas of the U.S.S.R. *George Allen and Unwin Ltd., London*. 955 s.
- * Zherikhin, V.V. (1978): Development and change of Cretaceous and Cenozoic faunal complexes (Tracheata and Chelicerata). *Nauka Press, Moscow*. 198 s.
- Zierold, T., Hanfling, B. a Gómez, A. (2007): Recent evolution of alternative reproductive modes in the “living fossil” *Triops cancriformis*. *BMC Evolutionary Biology* 7: 161–172.

* sekundární citace