

Bakalářská práce

**Diurnální vertikální migrace zooplanktonu:
proximální a ultimální faktory**

Diel vertical migration of zooplankton:
proximate and ultimate factors

(literární rešerše)

Martin Hutňan

Katedra ekologie
Přírodovědecká fakulta Univerzity Karlovy v Praze

Školitel: RNDr. Adam Petrusek

květen 2006

OBSAH

	<i>Str.:</i>
1. ÚVOD	4
2. DIURNÁLNÍ VERTIKÁLNÍ MIGRACE ZOOPLANKTONU	5
2.1. Definice DVM	5
2.2. Faktory ovlivňující DVM zooplanktonu	6
2.2.1. ULTIMÁTNÍ FAKTORY	6
2.2.2. PROXIMÁTNÍ FAKTORY	12
2.2.3. SVĚTLO JAKO SPOUŠTĚČ DVM	14
2.3. DVM u rosolovitého zooplanktonu	16
3. STRUČNÉ SHRNU TÍ EKOLOGIE MEDÚZKY SLADKOVODNÍ ..20	
3.1. Životní cyklus	20
3.2. Potravní nároky	21
3.3. Výskyt v ČR	21
4. ZÁVĚR	22
5. SEZNAM LITERATURY	23
6. PŘÍLOHA: NÁVRH EXPERIMENTÁLNÍHO ZAŘÍZENÍ PRO SLEDOVÁNÍ VERTIKÁLNÍ DISTRIBUCE MEDÚZKY V LABORATORNÍCH PODMÍNKÁCH	28
6.1. Funkce experimentálního zařízení	28
6.2. Koncept	28
6.2.1. POKUSNÝ PROSTOR.....	29
6.2.2. VYTVOŘENÍ TEPLONÍHO GRADIENTU	29
6.2.3. OSVĚTLENÍ.....	29

ABSTRAKT

Diurnální vertikální migrace (DVM) jsou u zooplanktonu velice rozšířeným jevem. Každý večer se v mořských a sladkovodních ekosystémech přesouvá obrovské množství biomasy k hladině, aby se ráno vrátilo zpět do hloubky. Někteří zástupci rosolovitého zooplanktonu jsou nedílnou součástí tohoto fenoménu, také medúzka sladkovodní patří mezi druhy, které migrační chování vykazují. Abychom pochopili důvody pro DVM medúzky, musíme se nejdříve problematice věnovat obecněji. Moje bakalářská práce se zaměřuje na shrnutí dosavadních poznatků v oblasti DVM zooplanktonu se zaměřením na proximální a ultimální faktory ovlivňující vertikální distribuci. Speciální kapitola je věnována rosolovitému zooplanktonu.

1. ÚVOD

Medúzka sladkovodní (*Craspedacusta sowerbyi*) je jediným žahavcem na našem území, který tvoří medúzová stadia (Petrušek, v tisku). Na některých lokalitách bylo zaznamenáno migrační chování tohoto druhu, tzv. diurnální vertikální migrace (DVM) (J. Šedivý, nepublikovaná data). Ve většině případů se medúzky přes den vyskytují hlouběji, ale nepřekračují termoklinu (skočnou vrstvu - teplotní zlom). V noci jsou naopak koncentrovány u hladiny, kde vytváří shluky. Jsou však dokumentovány případy, kdy k migračnímu chování nedochází nebo medúzky migrují obráceně (ve dne jsou u hladiny, v noci v hloubce) (Deacon a Haskell 1967).

Důvodem jejich chování je pravděpodobně sledování migrující kořisti - zooplanktonu. Na lokalitách, kde k migracím medúzky dochází, migruje také kořist (J. Šedivý, nepublikovaná data). Chybí ovšem data o vertikální distribuci zooplanktonu z lokalit, kde medúzka migrace nevykazuje.

DVM medúzky jsou pravděpodobně závislé na světle, protože k hlavním změnám v distribuci dochází za soumraku a svítání. Její fototaktické chování bylo experimentálně prokázáno (Deacon a Haskell 1967). Z nedávných pozorování vyplývá (A. Petrušek a J. Šedivý, osobní sdělení), že se do vodního sloupce medúzky rozptylují pozdě odpoledne (ještě za světla). Velice pravděpodobná je tudíž jejich reakce na změny světelné intenzity.

Cílem mé diplomové práce „Vliv světla na prostorovou distribuci medúzky sladkovodní na lokalitě s vertikálně migrující populací“ je ověřit hypotézu, že změna světelné intenzity je spouštěcím mechanismem pro vertikální migraci medúzky na lokalitě, kde k této migraci dochází. Diplomová práce bude zahrnovat jak detailní terénní sledování migrací v období hlavních změn světelné intenzity (soumrak, svítání) a v období hlavních změn distribuce medúz, tj. s důrazem na pozdní odpoledne a pozdní noční hodiny, tak laboratorní experimenty. V terénu bude sledována vertikální distribuce medúz a zooplanktonu. Laboratorní experimenty by pak měly umožnit sledování chování jedinců medúzky v teplotně stratifikovaném válci s vodou při definovaných intenzitách osvětlení a při pozvolných či rychlých změnách světelné intenzity.

Stěžejní část mojí bakalářské práce je věnována shrnutí poznatků v oblasti DVM zooplanktonu a faktorů, které migrace ovlivňují. Blíže se zaměřuje na světlo jako spouštěč a rosolovitý zooplankton ve vztahu k migračnímu chování. Přílohou práce je návrh experimentálního zařízení na sledování vertikální distribuce medúzky v laboratorních podmínkách.

2. DIURNÁLNÍ VERTIKÁLNÍ MIGRACE ZOOPLANKTONU

2.1. Definice DVM

Diurnálními vertikálními migracemi (DVM) rozumíme chování, při kterém dochází ke změnám v distribuci organismů ve vodním sloupci ve 24-hodinových cyklech. Jsou známy tři základní typy DVM. Ve většině případů se zooplankton vyskytuje přes den ve větších hloubkách než v noci (*nocturnal DVM*). Tento způsob migračního chování se vyznačuje jediným maximem populační hustoty zooplanktonu v menší hloubce, ke kterému dochází v době mezi soumrakem a svítáním. Jiným případem je tzv. soumravná DVM (*twilight DVM*), která je typická dvěma maximy za soumraku a za svítání. Třetí případ, který se vyznačuje jediným maximem během dne, je popisován jako migrace reverzní (*reverse DVM*) (Hutchinson 1967). Rozdíl průměrných hloubek, ve kterých se populace během dne vyskytuje, se pohybuje od několika desítek centimetrů po stovky metrů a nazývá se amplitudou DVM (Lampert 1989, Ringelberg 1999). DVM nejsou dokumentovány pouze u zooplanktonu, ale také u zástupců fytoplanktonu (např. Amano et al. 1998) a nektonu (např. Hays 2003) a jsou zodpovědné za pravděpodobně nejrozsáhlejší přesuny biomasy na planetě (Hays 2003). Dochází k nim po celém světě, v různých habitatech a za různých fyzikálních podmínek (Zaret a Suffern 1976).

2.2. Faktory ovlivňující DVM zooplanktonu

Na problematiku DVM můžeme nahlížet ze dvou úhlů. Prvním je takzvaná proximální analýza, kterou se snažíme objasnit základní faktory ovlivňující denní distribuci organismů. Proximální faktory jsou spojeny s příčinou chování. Patří mezi ně například dostupnost potravních zdrojů, změna světelné intenzity, teploty a tlaku. Výzkum proximálních faktorů by nám měl odpovědět na otázku, **jak** k migracím dochází, které fyzikální faktory je ovlivňují. V ultimální analýze se zabýváme faktory, které jsou zodpovědné za selekci vlastností důležitých pro přežívání. Mezi ultimální faktory můžeme zařadit vyhýbání se predátorům, škodlivému UV záření nebo sledování potravních zdrojů. Výzkum ultimálních faktorů nám odpovídá na otázku, **proč** organismy migrují, které jevy v prostředí jsou příčinou jejich chování (Ringelberg a Van Gool 2003).

2.2.1. ULTIMÁTNÍ FAKTORY OVLIVŇUJÍCÍ DVM

Analýza ultimálních faktorů je důležitá, protože s její pomocí můžeme předvídat, jak budou organismy reagovat na změny prostředí. Také může zredukovat počet zkoumaných faktorů a tak zavést pravidla, která lze zobecnit na nejrůznější organismy. Ultimální faktory zpravidla postihují větší skupinu organismů a jejich efekt bývá kaskádový. Klasickým příkladem je interakce ryby – zooplankton – fytoplankton. Výkyvy v intenzitě predačního tlaku ryb ovlivňují migrační chování a populační hustotu zooplanktonu, což vede ke změnám v druhovém složení řas. Změny ve vlastnostech jedné populace se projeví změnou životních podmínek organismů, se kterými interaguje (Lampert a Sommer 1997). Díky častému výskytu migrací u různých taxonomických skupin v mořských i sladkovodních ekosystémech můžeme předpokládat, že mají jistou adaptivní hodnotu. Nezdá se pravděpodobné, že u všech organismů způsobuje migrace pouze jeden ultimální faktor, je ovšem zajímavé, že se všech migrující filtrující zooplankton setkává s podobně nevýhodnými podmínkami prostředí (Lampert 1989).

Podle Leibolda (1990) se vertikální distribuce zooplanktonu může podstatně lišit, a to jak v mezidruhovém měřítku, tak v rámci druhu. Mění se od situací, kdy je populace trvale rozmístněna v jednom habitatu (teplý, mělký epilimnion nebo studený, hlubší hypolimnion), k situacím, kdy populace využívá habitaty oba, obvykle tím způsobem, že mezi nimi migruje v diurnálním cyklu.

Fakt, že migrující zooplankton tráví část dne v hypolimniu, mu na první pohled nepřináší žádné výhody. Filtrující zooplankton, živící se řasami nebo omnivorně, opouští na

potravu bohatou prosvětlenou svrchní vrstvou (Hays 2003). Nízké teploty pod termoklinou také snižují reprodukční rychlost (Loose a Dawidowicz 1994). Je zřejmé, že selekční tlak zvýhodňuje DVM před jinými vzorci chování. Hypotézy zabývající se objasněním ultimátních faktorů DVM můžeme rozdělit do dvou skupin podle rozdílných složek fitness, na které kladou důraz (Lampert 1989). Všechny tyto hypotézy spojuje společný předpoklad, že povrchové vrstvy vodního sloupce jsou bohatší na řasy, hlavní potravní složku filtrujícího zooplanktonu (Williamson et al. 1996). Je ale třeba poznamenat, že některé z těchto hypotéz nebyly experimentálně prokázány a v současnosti se jim nepřikládá větší význam.

1) Vertikální migrace poskytuje metabolickou nebo reprodukční výhodu

McLaren (1963, podle Lampert 1989) vypracoval model na klanonožcích (Copepoda). Podle jeho hypotézy migrující jedinci, kteří setrvávají v noci v horních, na potravu bohatých vrstvách a ve dne ve studeném hypolimniu, získávají proti nemigrujícím metabolickou výhodu. Řasy, které jsou hlavní potravní složkou filtrujícího zooplanktonu, mají největší nutriční hodnotu večer. Produkty fotosyntézy, ukládané do zásoby během dne, totiž zpracovávají za tmy. Navíc filtrující zooplankton efektivněji zpracovává potravu s prázdným žaludkem (Lampert a Sommer 1997). Snížení metabolismu ve dne a krmení na energeticky hodnotnější potravě v noci by tedy mohlo vést k metabolické výhodě. Ovšem setrvávání ve studenějším hypolimniu způsobuje zpomalení vývoje a růstu, které se projeví snížením fitness. McLaren (1974, podle Lampert 1989) tedy později svou hypotézu modifikoval. Uvažoval tak, že při dostatku potravy a nižších teplotách jedinci dorostou do větší velikosti, což v důsledku povede k reprodukční výhodě - větší jedinci se rozmnožují efektivněji. Sám autor ale poukázal na to, že platnost modelu je podmíněna některými předpoklady. Například tím, že dospělí, velcí jedinci budou setrávat v epilimniu. Hypotézu o metabolické výhodě DVM oživil např. Enright (1977, Enright a Honegger 1977). Snažil se svým modelem dokázat, že za jistých podmínek má noční filtrace v povrchové vrstvě (v kombinaci s denním minimem populační hustoty v hypolimniu) lepší energetickou bilanci než soustavné krmení.

Geller (1986, podle Lampert 1989) se také zabýval metabolickou výhodou DVM. Svou hypotézu (*starvation hypothesis*) založil na datech získaných o populaci rodu *Daphnia* v Bodamském jezeře. Vyskytují se zde dva velikostně i morfologicky podobné druhy - *Daphnia hyalina* a *Daphnia galeata*. Rozdíl je v migračním chování: *D. hyalina* vykazuje DVM s amplitudou až 30m, zatímco *D. galeata* migruje jen velmi slabě. Oba druhy nevykazují migrační chování v zimě a časně zjara, ke změnám dochází v červnu. Průměrná hloubka i amplituda migrací se u *D. hyalina* zvětšuje a v říjnu dosahuje svého maxima (Stich

a Lampert 1981, Stich 1989). Podle Gellerovy hypotézy sezónně stabilní, partenogeneticky se množící populace mohou migračním chováním zabraňovat kolísání populačních hustot. Na jaře, když je dostatek potravy, žádný druh nevykazuje migrační chování a oba setrvávají v epilimniu, kde filtrují řasy (*exploitative strategy*). V létě, po dosažení určité populační denzity zooplanktonu, dochází k vyčerpávání potravy, zvýšení teploty a populační hustota kolísá. Migrující *D. hyalina* během dne, kdy jsou teploty a tím i ztráty hladověním nejvyšší, šetří energii ve studenějším hypolimniu (*conservation strategy*). Zabraňuje tak zvýšené úmrtnosti juvenilních stadií a vykazuje menší změny v početnosti. Noční vzestup je prostředkem ke získání energie, které je v hlubších vrstvách nedostatek (Geller 1986, podle Lampert 1989). Tato první skupina hypotéz, jak je rozdělil Lampert (1989), nemá dostatečnou experimentální podporu a většina pokusů i terénních pozorování, prováděných zejména na rodu *Daphnia*, ji vyvrací a potvrzuje, že alespoň u tohoto rodu je DVM z metabolického a reprodukčního hlediska nevýhodná (Zaret a Suffern 1976, Stich a Lampert 1981, Stich a Lampert 1984, Lampert 1989).

Existují však termálně stratifikované lokality s maximem fytoplanktonu v hypolimniu (např. Klausmeier a Litchman 2001). V takovýchto podmínkách je DVM kompromisem mezi dostatkem potravních zdrojů a optimální teplotou pro vývoj (Williamson et al. 1996, Lampert et al. 2003, Kessler a Lampert 2004, Lampert 2005).

2) Organismy, vyhýbající se přes den povrchové vrstvě, redukují úmrtnost závislou na světle

Do této skupiny řadíme dvě zásadní hypotézy. Vyhýbání se škodlivému UV-B záření a snahu organismů snížit úmrtnost způsobenou vizuálně se orientujícími predátory.

Hypotézu, že migrační chování snižuje mortalitu způsobenou vizuálně se orientujícími predátory, navrhl Kozhov (1963, podle Lampert a Sommer 1997) a jako první ji experimentálně testovali Zaret a Suffern (1976). Svá data získali ze dvou jezer, jedno se nacházelo v tropickém (Panama) a druhé v mírném pásu (USA). V tropickém, nestratifikovaném jezeře sledovali korýše *Diaptomus gatunensis*, který zde byl dominantní (>90% biomasy) a vykazoval DVM. Rozsah migrací se lišil u nauplií, která migrovala s malou amplitudou, kopepoditů (větší amplituda) a dospělců, kteří vykazovali největší amplitudu migrací. V jezeře byl zřejmý silný predační tlak ryb rodu *Melaniris*, což jsou vizuálně se orientující predátoři planktonu (Zaret 1971, podle Zaret a Suffern 1976). Data získaná z jezera v mírném pásu také prokázala silnější DVM u větších jedinců, tentokrát byl sledován zejména druh *Daphnia galeata mendotae*, který byl hlavní potravní složkou ryb

rodu *Notemigonus*. Zaret a Suffern (1976) pozorováním v terénu a laboratorními pokusy prokázali, že zooplankton se vyskytuje v přítomnosti ryb v časech, kdy je účinnost jejich predace značně snížena pro nedostatek světla.

Následovalo velké množství dalších prací, které se opírají o tuto hypotézu. Můžeme zmínit například Dodsona (1990), který vytvořil jednoduchý model pro závislost amplitudy migrací na čistotě vody. Několik měření, která nevyšla podle očekávání, připisuje ultraoligotrofním podmínkám a slabému predačnímu tlaku ryb.

Na některých lokalitách, kde dochází k reverzním DVM zooplanktonu, může být jeho chování také vysvětleno pomocí „*PAH*“. Kromě filtrujícího zooplanktonu je často přítomen jeho bezobratlý predátor, například larvy koreter rodu *Chaoborus*. Predační tlak ze strany ryb poté způsobuje migrační chování tohoto predátora. Logickým vyústěním je vznik reverzních DVM u filtrujícího zooplanktonu, který volí „menší zlo“. Případy, kdy dochází k reverzním migracím zooplanktonu kvůli predátorům vykazujícím normální DVM, jsou dobře dokumentovány zejména v mořských ekosystémech (Ohman et al. 1983, podle Cohen a Forward 2005a).

Neill (1990) sledoval migrační chování u koryšů *Diaptomus kenai* v oligotrofním jezeře (Kanada). Bezobratlí predátoři, larvy koreter rodu *Chaoborus*, kteří vyvolávali reverzní migrace u koryšů, byli eliminováni mladými pstruhy. Zhruba 28 měsíců po vymizení *Chaoborus* spp. přestal *D. kenai* migrovat a zdržoval se jen v horní, na živiny bohatší vrstvě vodního sloupce. Toto časové období odpovídá asi čtyřem generacím koryšů. Poté, co migrace *D. kenai* ustaly, instaloval Neill válce, které naplnil jezerní vodou a do čtyř z nich přidal larvy koreter. V pokusných válcích i laboratorních experimentech prokázal obnovení migračního chování u *D. kenai* za dobu menší než 4h po přidání larev nebo vody, ve které se larvy předtím vyskytovaly. Chemická indukce migrace a rychlost odpovědi koryšů ukazuje na to, že DVM nebyla způsobena výběrem určitých genotypů. Zdá se, že schopnost flexibilně reagovat na měnící se predační podmínky, má velkou selekční hodnotu (Neill 1990). Další experiment, který dokazuje, že původem reverzních migrací může být uniknutí predaci bezobratlého predátora, provedl např. Leibold (1990).

Podle Lamperta (1989) existují tři hlavní faktory redukcující fitness migrujících jedinců: ztráta energie plaváním a rozdílné potravní a teplotní podmínky. Dawidowicz a Loose (1992) experimentálně ověřili, že energie, kterou musí *Daphnia magna* vynaložit pro pohyb ve vodním sloupci, je relativně malá. Rozdíly v reprodukci a růstu u migrujících a nemigrujících jedinců nebyly za vysoké dostupnosti potravy signifikantní. V případě snížené dostupnosti potravy se jen mírně zmenšila růstová rychlost migrujících jedinců. Loose

a Dawidowicz (1994) poté zkoumali působení různých koncentrací rybích kairomonů na jedince rodu *Daphnia*. (Kairomony jsou popisovány jako signální látky s mezidruhovou působností. Patří mezi allelochemikálie a jsou výhodné z hlediska příjemce, informují ho o okolním prostředí (Ruther et al. 2002).) Autoři také zahrnuli vliv teploty a potravy na reprodukci a růst studovaných jedinců. Laboratorními pokusy a ověřením dat z terénních pozorování prokázali, že migrace do studených částí vodního sloupce má prokazatelně negativnější vliv na fitness než snížený přísun potravy. Svými experimenty také popřeli metabolickou výhodu DVM.

Únik před predátory (*dále PAH - predator avoidance hypothesis*) nemůžeme vztáhnout na všechny případy, kdy k DVM dochází. Jednou z možností jak zjistit, zda je PAH v daném případě zodpovědná za výskyt DVM, je výzkum předpokladů, které z ní vycházejí (Hays 2003).

Větší a více pigmentované druhy jsou pro predátory, kteří se orientují zrakem, viditelnější (Lampert a Sommer 1997). Podle PAH by tedy měli vykazovat migrace s větší amplitudou, což terénní pozorování potvrzují (Zaret a Suffern 1976, Hays et al. 1995).

Organismy vykazující DVM se budou přizpůsobovat délce dne, která se mění se zeměpisnou šířkou a ročním obdobím. Tedy s prodlužujícím se dnem bude zooplankton déle setrávat v hypolimniu. Tuto hypotézu u některých mořských korýšů potvrzuje např. Hays (1995). Také bychom očekávali, že se DVM bude různit u jedinců stejného druhu v závislosti na tukových rezervách, kterými disponují. Jedinci s většími zásobami budou zůstávat déle v hypolimniu a minimalizují tak nebezpečí predace (Sekino a Yamamura 1999).

Uvedené práce ukazují, že antipredační mechanismus je často hlavním ultimátním faktorem DVM. Existují však případy, kdy organismy vykazují negativní fototaktické chování bez přítomnosti predátora (Williamson et al. 2001). To znamená, že existuje ještě další, na světle závislý ultimátní faktor, ovlivňující DVM. V některých případech mohou být DVM vysvětleny přítomností UV záření, konkrétně jeho škodlivější složkou, UV-B (Leech a Williamson 2001). Mezi faktory, na kterých závisí působení UV záření na zooplankton, můžeme zahrnout např. nadmořskou výšku, tloušťku ozonové vrstvy a hloubku, do které ve vodním sloupci toto záření proniká. Intenzita UV-B záření se zvyšuje směrem k pólům a stoupá o 6-8% na 1000 m nadmořské výšky (Diffey 1991). Hloubka, do které UV-B záření ve vodních ekosystémech proniká, je závislá na množství rozpuštěných látek. Data získaná v terénu dokazují, že v mezotrofních a oligotrofních jezerech proniká UV-B hlouběji, a to zejména v důsledku menšího množství rozpuštěného organického uhlíku (Williamson et al. 2001).

U zooplanktonu se vyvinuly tři základní mechanismy na ochranu proti UV-B. Fotoprotekce - ochrana pomocí pigmentů a antioxidantů (Tartarotti et al. 2001, Rautio a Korhola 2002), enzymatické reparační mechanismy - oprava poškozených částí DNA (Grad et al. 2001) a migrační chování (Zagarese a Williamson 1994, podle Alonso et al. 2004). Hypotéza, že se zooplankton vyhýbá povrchovým vodám v důsledku UV záření, je v experimentálních podmínkách již delší dobu prokázána (Moore 1912, podle Leech a Williamson 2001). Také negativní působení UV-B na zooplankton je prokázáno - shrnutí nabízí Williamson (1995). V současné době je tato hypotéza podpořena řadou terénních pozorování (Williamson et al. 1994, Williamson et al. 2001, Leech a Williamson 2001, Alonso et al. 2004, Leech et al. 2005) a vzniklo několik modelů popisujících pronikání UV-B do vodního sloupce (např. Arts et al. 2000).

Výzkum v oblasti ultimátních faktorů ovlivňujících DVM zooplanktonu ukazuje, že tento způsob chování je komplexním jevem. Existují práce dokazující souvislost mezi mírou pigmentace (ochranou před UV) a predčním tlakem (Hansson 2000), což můžeme chápat jako „propojení“ některých hypotéz. Také v případě rodu *Daphnia* je výběr habitatu výsledkem mnoha kompromisů. Pokud je potrava rozmístěna v epilimniu, úmrtnost závislá na světle musí být během dne vyvážena, což vyústí v DVM. V případě absence vizuálně se orientujících predátorů a UV záření očekáváme, že vertikální distribuce bude korelována s optimální fitness (Kessler a Lampert 2004).

Hays (2003) shrnul poznatky o vlivu ultimátních faktorů na DVM zooplanktonu do této věty: „Přestože známe mnoho ultimátních důvodů, proč mesozooplankton podniká DVM, pravděpodobně největší množství případů můžeme vysvětlit jeho snahou vyhnout se predaci.“

DVM některých živočichů, kteří se živí filtrujícím zooplanktonem (např. žahavci), však zřejmě nebudou způsobeny jejich snahou vyhnout se predčnímu tlaku či UV záření. Zejména u větších obratlovců a také v případě rosolovitého zooplanktonu je hlavním ultimátním faktorem DVM snaha sledovat migrující kořist (Sims et al. 2005).

2.2.2. PROXIMÁTNÍ FAKTORY OVLIVŇUJÍCÍ DVM

Snaha zaměřit se na výzkum proximátních faktorů je zřetelná již v předchozí kapitole. Pro pochopení ultimátních faktorů ovlivňujících DVM je potřeba detailně studovat mechanismy zodpovědné za spouštění a řízení migrací. Objasnění vlivu jednotlivých proximátních faktorů (gradient teploty, potravní nabídka, světla a látek indikujících přítomnost predátora) a jejich kombinace nám pomáhá pochopit zákonitosti výskytu DVM (Williamson et al. 1996, Ringelberg 1999).

Vertikální distribuce zooplanktonu ve vodním sloupci s potravním gradientem může být pokládána za „ideální volnou distribuci se ztrátami“ (*IFD with costs – ideal free distribution with costs*) (Lampert et al. 2003). Tento model vytvořili modifikací klasického IFD modelu Tyler a Gilliam (1995, podle Lampert et al. 2003). Studovány jsou **ideální** organismy - jsou schopny rozpoznat takovou pozici ve vodním sloupci, kde je jejich relativní fitness nejvyšší a jejich pohyb je **volný** - každý jedinec v populaci si může vybrat kterýkoli habitat. Do klasických IFD modelů jsou zahrnuty pouze biotické faktory, jako je potravní nabídka a kompetice. **Ztráty** vyjadřují fakt, že je přidán efekt abiotických faktorů, například teploty. IFD modely byly v minulosti aplikovány například na ptáky a ryby (Fretwell a Lucas 1970, Tyler a Gilliam 1995, podle Lampert et al. 2003). Jejich testování na populacích zooplanktonu je poměrně mladou záležitostí.

Larsson (1997) testoval IFD model na druhích rodu *Daphnia* v laboratorním prostředí. Prokázal, že si jedinci vybírali pozici v závislosti na potravních podmínkách a populační hustotě. Pracoval ovšem s konstantní teplotou a horizontálním gradientem potravy. V reálných podmínkách se s hloubkou mění více faktorů, nejen denzita jedinců a potravy, proto tento model není vhodný k simulaci vertikální distribuce zooplanktonu v přirozených vodních ekosystémech (Lampert et al. 2003). Ačkoli se ve stratifikovaných jezerech teplotní gradient může lišit, nacházíme společné znaky (např. epilimnium je teplejší než hypolimnium). Naproti tomu vertikální gradient potravy je daleko variabilnější (Williamson et al. 1996). V přírodních podmínkách jsou již delší dobu dokumentovány případy, kdy je fytoplankton rozmístněn „atypicky“, tzn. s maximem biomasy v metalimniu či hypolimniu (*dále DCM – deep chlorophyl maxima*) (Fee 1976). Důvodem takovýchto agregací, které se vyskytují zejména ve stratifikovaných prostředích s vysokou průhledností, je heterogenní rozmístnění živin ve vodním sloupci a snaha řas optimalizovat jejich přísun v kontrastu se světelnými podmínkami (Klaismeier a Lichman 2001). Někteří zástupci fytoplanktonu, kteří jsou schopni aktivního pohybu (pomocí bičíků nebo regulace vztlaku), mohou za určitých

podmínek také vykazovat migrační chování a napomáhat tak vytváření DCM (Salonen a Rosenberg 2000).

V planktonních věžích s tímto „atypickým“ maximem chlorofylu sledovali Lampert et al. (2003) chování klonu *Daphnia galeata x hyalina*. Ve třech věžích vytvořili stratifikace s různě ostrým teplotním zlomem a pro jednoduchost vyloučili vliv predace a kompetice. Poté popsali změnu fitness ve vertikálním profilu v závislosti na teplotě a potravě jako růstovou rychlost juvenilních stadií, která je dobrým prediktorem skutečné růstové rychlosti (Lampert a Trubetskova 1996, podle Lampert et al. 2003). Do svého modelu tedy zahrnuli nejen potravní, ale také teplotní gradient. Předpokládali, že se populace bude chovat podle modelu „*IFD with costs*“. Čím pozvolnější je teplotní zlom, tím menší budou ztráty fitness způsobené sníženou reprodukční rychlostí. Hustota jedinců skutečně kopírovala vertikální profil fitness – organismy zvolily kompromis mezi teplotními a potravními nároky a vyskytovaly se na hranici mezi epilimniem a hypolimniem. Podobně jako některé starší studie (Loose a Dawidowicz 1994) i Lampert et al. (2003) prokázali významnější vliv teplotního gradientu na fitness.

Do klasického IFD modelu je kromě potravní nabídky zahrnut ještě další biotický faktor a tím je kompetice. Lampert (2005) zahrnul její vliv do modelu „*IFD with costs*“. Díky ostrému teplotnímu a potravnímu gradientu v oblasti termokliny získávají organismy možnost využívat v relativně malém rozsahu hloubek oba habitaty. Zvýšená populační hustota v této oblasti vede ke kompetici, na kterou organismy reagují rozptýlením ve vertikálním profilu směrem k hypolimniu (Lampert 2005).

Míra vhodnosti určitého habitatu pro zooplankton je tedy určena jak dostupností potravních zdrojů, tak biotickými (predace, kompetice) a abiotickými (teplota, kyslík) faktory. „*IFD with costs*“ modely byly dosud testovány na jezerech s DCM. Jejich optimalizace, tj. zahrnutí dalších faktorů ovlivňujících fitness, jako je UV záření nebo vizuálně orientovaná predace, může být užitečná pro analýzu vertikální distribuce a migrací zooplanktonu (Lampert 2005). Byl také vytvořen model, který zahrnuje do původního „*IFD with costs*“ modelu závislost velikosti jedinců na mortalitě, způsobené vizuálně orientovanou predací a popisuje načasování DVM. Předpokládá časnější vzestup a opožděné opouštění na živiny bohatého epilimnia jedinci, kteří jsou odolnější vůči predačnímu tlaku díky menší velikosti těla (De Robertis 2002).

2.2.3. SVĚTLO JAKO SPOUŠTĚČ DVM

Protože DVM probíhají ve 24-hodinových cyklech a jsou vertikálně orientovány, hlavní spouštěcí faktor musí být také časován a směrově orientován (Ringelberg a Van Gool 2003). Již delší dobu je experimentálně prokázáno, že přítomnost rybích kairomonů za tmy nevede ke vzniku migračního chování, nemohou tedy být tímto primárním proximátním faktorem (Loose 1993). Naproti tomu změna světelné intenzity tyto podmínky splňuje. Ringelberg (1999), který shrnul poznatky o DVM, podotkl, že tento faktor sám o sobě v mnoha případech nestačí. Je zřejmé, že na migrační chování má vliv více proximátních faktorů.

Primární proximátní faktory (spojené se změnou světelné intenzity během dne), sekundární proximátní faktory (mezi které můžeme zařadit přítomnost predátorů a adaptivní chování, způsobené UV zářením a potravním gradientem) a terciární proximátní faktory (například gradient teploty a kyslíku).

Světlo je v současné době obecně přijímáno jako primární proximátní faktor řídící pohyb jedinců během DVM. Sekundární proximátní faktory kontrolují migrační chování a ovlivňují jeho spouštění a intenzitu. Terciární proximátní faktory pak působí na pohybující se zooplankton jako bariéry zpomalující jeho sestup (Ringelberg 1999).

Role světla jako spouštěče migrací byla delší dobu podceňována, protože se výzkum zaměřil zejména na ultimátní faktory ovlivňující DVM. Z velkého počtu hypotéz, které v průběhu let vznikly, můžeme vybrat dvě nejvíce diskutované.

První z nich předpokládá, že se zooplankton snaží sledovat určitý rozsah světelné intenzity ve vodním sloupci (*isolume hypothesis*), což vyústí v DVM. Pozorování v terénu tuto hypotézu skutečně prokázala, ale pouze u některých pohyblivějších druhů (Boden a Kampa 1967, podle Cohen a Forward 2005b, Frank a Widder 2002).

Všeobecně uznávanější je hypotéza zahrnující relativní změny světelné intenzity (*rate of change hypothesis*). Podpořil ji například Ringelberg (1999), který poukázal to, že relativní změny v intenzitě slunečního záření jsou největší za svítání a soumraku. Právě tato období jsou zooplanktonem využívána jako podněty k zahájení vertikální migrace (Ringelberg a Flik 1994).

Proximátní faktory můžeme rozdělit také v závislosti na tom, zda působí na organismus zvnějšku (exogenní) nebo zevnitř (endogenní). Práci ověřujících hypotézu o endogenním řízení DVM (tedy o jakýchsi „vnitřních hodinách“) existuje velké množství. Narozdíl od předcházejících hypotéz tato využívá světlo nepřímo jako synchronizující faktor (synchronizace vertikální migrace s denním cyklem) (Cohen a Forward 2005b). Vinogradov

(1968), který porovnával studie ověřující endogenní řízení, prohlásil, že světlo je mnohem silnějším spouštěcím faktorem DVM, než endogenní rytmy. Toto zjištění potvrzuje také fakt, že náhlé změny záření (např. zatmění slunce) způsobují u některých organismů migrace do svrchních vrstev vodního sloupce (Bright et al. 1972, Loose 1993).

Cohen a Forward (2005b) prokázali, že migrační chování může být vysvětlováno i kombinací předešlých hypotéz. Předmětem jejich výzkumu byl mořský klanonožec *Calanopia americana*, který vykazoval silné „soumračné“ DVM (Cohen a Forward 2005a). Po vzestupu těchto korýšů do vrchní vrstvy vodního sloupce (0-1,5h po západu slunce) brzy následoval pokles (za méně než 4h po západu slunce), po němž se opět vytvořilo maximum populační hustoty v menší hloubce (5-10h po západu slunce). Cohen a Forward (2005b) zjistili, že primární proximální faktory, řídící soumračnou DVM, mohou být exogenního (v případě soumraku a svítání) i endogenního původu (zejména při poklesu populační hustoty ve vrchní vrstvě během noci).

V předešlých kapitolách jsem se zaměřil na faktory ovlivňující DVM zejména u některých zástupců korýšů. Situace u rosolovitého zooplanktonu je v několika ohledech odlišná a následující kapitola proto bude věnována abiotickým a biotickým faktorům, které jeho DVM ovlivňují.

2.3. DVM u rosolovitého zooplanktonu

Rosolovitý zooplankton je jednou z nejméně prozkoumaných planktonních skupin, což je způsobeno zejména choulostivostí jeho tkání. Jedná se o organismy s vysokým obsahem vody, které obývají především mořské prostředí, ale můžeme je nalézt i ve sladkovodních ekosystémech (Jankowski 2001). Taxonomické složení této skupiny je velice různorodé, řadíme sem například medúzy, žebernatky, salpy, vršenky, trubýše, ale také některé zástupce dírkonošců nebo mřížovců (Hamner et al. 1975). Je zřejmé, že síťové odběry zooplanktonu silně podceňují biomasu rosolovitých organismů (Vereshchnaka a Vinogradov 1999). Vývoj neinvasivních metod pro sledování vertikální distribuce zooplanktonu na akustické (sonary) nebo optické (videokamery) bázi v kombinaci s vývojem dálkově ovládaných plavidel či sond („ROV“ - *remotely operated vehicle*) umožnil daleko přesnější odhady biomasy a vertikální distribuce rosolovitého zooplanktonu (Bamsted et al. 2003).

Významní rosoloví predátoři, například medúzy ze třídy Scyphozoa (medúzovci), jsou často hlavními predátory mořského pelagiálu, zejména v pobřežních vodách (Allredge 1984, podle Bamstedt et al. 2003). V posledních 10-15 letech dochází na některých lokalitách k významnému nárůstu biomasy těchto organismů, pravděpodobně v důsledku globálních klimatických změn (Brodeur et al. 1999). Je také známo, že introdukce některých skupin do dalších, nepůvodních oblastí výskytu, může významným způsobem ovlivnit druhové složení a populační hustoty původního společenstva. Příkladem může být invaze žebernatky *Mnemiopsis leidyi* do Černého moře, která způsobila významné ztráty rybářskému průmyslu (Shiganova 1998).

Hypotézy, které se zabývají objasněním ultimátních faktorů u zooplanktonu obecně, jsem rozdělil do několika skupin. V případě rosolovitého zooplanktonu je také zřejmé, že důvodů pro DVM může být několik, velice pravděpodobný je jejich společný vliv na vertikální distribuci.

Důvodem migračního chování může být vyhýbání se vizuální predaci. Malý počet přirozených predátorů rosolovitého zooplanktonu, mezi které řadíme zejména ryby, ale také ptáky a plazy (Arai 1991, Arai et al. 2003), však zřejmě nehraje důležitou roli jako ultimátní faktor pro DVM této skupiny. V případě medúzky sladkovodní (jejíž tělo je často z více než 99 % tvořeno vodou (Dunham 1942)) můžeme v našich podmínkách tuto možnost téměř s jistotou vyloučit.

Setrvávání v hlubších vrstvách během dne také zabraňuje poškození tkání vlivem UV-B. Akumulace ochranných pigmentů by vedla ke zviditelnění těla pro vizuálně

se orientující predátory i kořist (například rybí plůdek) (Johnsen a Widder 2001). Možnost, že UV-B významně poškozuje tkáň medúzky sladkovodní, je (podle mého názoru) nepravděpodobná vzhledem k malé průhlednosti studovaných lokalit a jejich malé nadmořské výšce. Jsou také popsány případy, kdy se medúzky vyskytují u hladiny v průběhu dne (Payne 1924).

Hlavním důvodem pro migrační chování rosolovitého zooplanktonu je s velkou pravděpodobností snaha sledovat kořist vykazující normální DVM (Arai 1991, Vereshchnaka a Vinogradov 1999). Předpokládám, že tento ultimátní faktor bude hrát významnou roli také v případě medúzky sladkovodní. Víme, že na lokalitách kde dochází k DVM medúzky migruje také zooplankton. Pro ověření hypotézy, že medúzky sledují migrující kořist, je také důležité získat data o vertikální distribuci zooplanktonu na lokalitách kde k migracím medúzek nedochází.

Mezi fyzikální faktory ovlivňující prostorovou distribuci rosolovitého zooplanktonu, konkrétně medúz, můžeme zařadit teplotu, salinitu, tlak, proudění, zemskou přitažlivost a světlo. Agregace medúz pak mohou vznikat aktivně (aktivní odpověď na vnější podněty) a pasivně (v závislosti na gradientu určitých fyzikálních faktorů).

Ostrá rozhraní oddělující oblasti s rozdílnou salinitou (haloklina) a teplotou (termoklina) způsobují rychlé změny hustoty mořské vody (pyknoklina), což může způsobit jak aktivní tak pasivní agregace. Změna salinity a teploty (projevující se změnou hustoty vody) může být příčinou zpomalení nebo zastavení klesajícího živočicha, pokud se hustota jeho tkání přiblíží hustotě okolního prostředí. Rychlá změna podmínek může také způsobit stresovou reakci, na kterou organismus zareaguje návratem do hloubky s optimálním rozmezím hodnot salinity či teploty (Graham et al. 2001). Arai (1976, podle Graham et al. 2001) prokázala, že vlivy halokliny a termokliny na vertikální distribuci *Pleurobrachia pileus* (Ctenophora) a *Sarsia tubulosa* (Hydrozoa) jsou velice podobné, a že kombinovaný efekt obou gradientů vede ke zvýšené agregaci v oblasti pyknokliny. Někteří zástupci rosolovitého zooplanktonu jsou schopni aktivně měnit svou hustotu vylučováním sulfátových iontů. Ovšem jak ukázali Mills a Vogt (1984), tento proces je relativně pomalý a změna vertikální distribuce je tedy z větší části docílena aktivním pohybem. Efekt halokliny a termokliny je v přirozených podmínkách mořského prostředí těžko odlišitelný, protože oba jevy nastávají současně (Graham et al. 2001). V případě medúzky sladkovodní nebereme vliv salinity na vertikální distribuci v úvahu. Je zřejmé, že termoklina může mít podobně jako v mořském prostředí významný vliv a to zejména na aktivní agregaci těchto rosolovitých živočichů.

V laboratorních podmínkách budu moci sledovat jejich chování v oblasti uměle vytvořeného teplotního gradientu.

Dalším fyzikálním faktorem ovlivňujícím aktivitu rosolovitého zooplanktonu je hydrostatický tlak. Senzory detekující tlakové změny však dosud nebyly u zástupců této skupiny identifikovány, přestože většina na tyto podněty reagovala zvýšenou aktivitou (Rice 1964, podle Graham et al. 2001).

Mezi faktory, které pasivně ovlivňují vertikální distribuci rosolovitého zooplanktonu, řadíme také Langmuirovu cirkulaci a výstupné proudění (*upwelling*) (Arai 1992). Pokud je proudění dostatečně silné, může vyústit v agregaci medúz na hladině. Vliv proudění na vertikální distribuci medúzky sladkovodní na našich lokalitách však není signifikantní.

Faktorem, který v naprosté většině případů řídí DVM rosolovitého zooplanktonu, je absolutní nebo relativní změna světelné intenzity (Graham et al. 2001). Světlem řízené migrace jsou široce rozšířeny u skupin Trachymedusae (hydromedúzy), Scyphozoa (medúzovci) a Siphonophora (trubýši). Rosolovitý zooplankton vykazující DVM má smyslové orgány reagující na světlo či gravitaci, které jsou nezbytné pro orientaci migrací (Graham et al. 2001). U druhů, postrádajících smyslový orgán rozlišující světelnou intenzitu (například zástupci žebernatěk), zpravidla DVM nepozorujeme (Frank a Widder 1997, podle Graham et al. 2001).

V rámci kmene Cnidaria (žahavci) nalézáme více typů fotoreceptorů. Ty, které jsou tvořeny větším množstvím buněk, se nazývají ocelli a mohou mít různou podobu - od jednoduchých světločivných skvrn či pohárků po komplexní oko s čočkou. Takovými orgány disponují zejména medúzy, nejlépe vyvinuté zrakové orgány má třída Cubozoa (čtyřhranky) (Nilsson et al. 2005).

Některé organismy, které řadíme mezi rosolovitý zooplankton, vykazují reakci na světlo bez přítomnosti takovýchto komplexních orgánů. DVM byly pozorovány i u druhů postrádajících ocelli, změny světelné intenzity jsou v těchto případech registrovány extraokulárně jednotlivými buňkami. Extraokulární fotoreceptory mohou být rozptýleny nebo vytvářet shluky. Informují živočicha o přítomnosti světla, měří světelnou intenzitu a také se podílejí na aktivaci DVM (shrnutí viz Martin 2002). Medúzka sladkovodní patří do řádu Limnomedusae, který také postrádá ocelli (Bouillon a Boero 2000). Je proto velmi pravděpodobné, že její DVM jsou spouštěny právě extraokulárními fotoreceptory.

Důležitou roli v prostorové orientaci rosolovitého zooplanktonu hrají statocysty. V dutině těchto georeceptorů, která je vyplněna tekutinou, je epitel citlivý na dotyk či tlak. Uvnitř je sekundárně vytvořeno jedno či více zrněk (tvořených zpravidla CaCO_3), která se

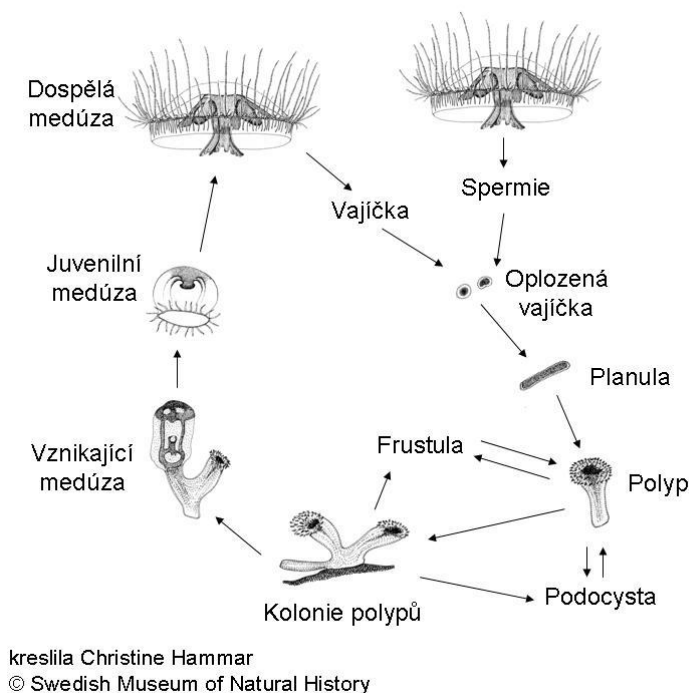
nazývají statolity. Statolit irituje vlivem gravitace povrch obrveného epitelu a díky tomu je živočich informován o své poloze v prostoru. Tyto orgány zcela jistě významně pomáhají při usměrňování DVM zooplanktonu, nevyskytují se však u všech zástupců rosolovitých živočichů. Medúzka sladkovodní takovými orgány disponuje, jsou umístěny po obvodu zvonu (Payne 1924).

3. STRUČNÉ SHRNUTÍ EKOLOGIE MEDÚZKY SLADKOVODNÍ

Účelem této práce není detailní popis ekologie medúz, a proto je následující shrnutí poněkud stručné (citovány jsou zejména práce shrnující danou problematiku).

3.1. Životní cyklus

Medúzka sladkovodní se vyskytuje ve dvou základních životních formách. Jako planktonní medúza (až 2,5 cm velká) a drobný, nenápadný polyp se zkrácenými chapadly. Polypové stadium se množí nepohlavně (pučením) a je schopno tvořit plazivé larvy (frustuly) nebo klidová stadia rezistentní vůči nepříznivým podmínkám (podocysty, mikrofrustuly) (De Vries 1992, Dumont 1994). Medúzové stadium je odděleného pohlaví, vytváří tedy dva typy pohlavních buněk (vajíčka a spermie). Grafické znázornění životního cyklu medúzky sladkovodní nabízí následující schéma (**Obrázek 1**).



Obrázek 1: Schematické znázornění životního cyklu

Medúzové stádium vzniká pučením z polypů v případě, že teplota okolní vody stoupne na delší dobu nad cca 20 °C (Lytle 1961). Z oplozeného vajíčka vzniká plovoucí larva planula, která po nějaké době přisedá na podklad a přeměňuje se v polypa, čímž uzavírá životní cyklus druhu. V podzimních měsících, kdy v našich podmínkách dochází k poklesu

teploty vody, postupně populace medúzových stádií hyne a zimu přežívají pouze odolnější stadia.

Přestože se na území ČR vyskytují medúzová stadia tvořící oba typy gamet, k pohlavnímu cyklu nedochází, protože české populace jsou vzájemně geograficky odděleny (Petrušek a Šedivý, v tisku). Tento fakt je v globálním měřítku charakteristickým rysem většiny invazních populací tohoto druhu (Lundberg et al. 2005).

3.2. Potravní nároky

Medúzka sladkovodní se živí dravě na některých zástupcích zooplanktonu (např. *Ceriodaphnia*, *Bosmina*, *Eudiaptomus*). Některé práce naznačují, že při vysoké populační hustotě (několik set jedinců na m³) by medúzy mohly ovlivnit svou predací strukturu zooplanktonu (a přes kaskádový efekt dokonce denzitu fytoplanktonu) (Jankowski a Ratte 2001). Predační tlak, který vyvíjí medúzové stadium na zooplankton, však zpravidla není natolik silný, aby významně ovlivnil strukturu společenstva a častěji se setkáváme s názorem, že medúzka pozorovatelný vliv nemá (Dodson a Cooper 1983, Spadinger a Maier 1999, Boothroyd et al. 2002). Polypi se živí drobnými bezobratlými a také nemají výrazný vliv na populace zooplanktonu (Boothroyd et al. 2002).

3.3. Výskyt v ČR

Výskyt medúzky sladkovodní v Čechách shrnuje práce Petruska a Šedivého (v tisku). V současné době se tento druh pravidelně objevuje na větším množství lokalit, osídlil hlavně pískovny a lomy v Polabí (Kojetice u Neratovic, Ovčáry, Čečelice), ale najdeme ho také v okrese Beroun (přehradní nádrž Klíčava) nebo na Moravě (lom v Blansku). Občasný výskyt je dokumentován na několika dalších lokalitách v České Republice (např. Harasov, pískovna Konětopy v Mělnickém okrese). Z uměle vytvořených nádrží lze zmínit například veslařský kanál Račice (okres Litoměřice).

4. ZÁVĚR

Objasnit proximální a ultimální faktory, ovlivňující DVM živočichů, se vědci snaží bezmála 150 let. Role rosolovitého zooplanktonu v mořských ekosystémech byla delší dobu podceňována a s vývojem nových detekčních technik vyšel najevo fakt, že zastoupení rosolovitých organismů může být v některých oblastech podstatně větší, než se původně předpokládalo. Moje diplomová práce se bude zabývat faktory ovlivňujícími DVM medúzky sladkovodní – jediného sladkovodního žahavce v Evropě, který tvoří medúzová stadia. Na některých lokalitách v ČR se během léta vyskytují početné populace medúz. Odlov několika desítek jedinců výrazně neovlivní populační hustotu a umožní následné ověření hypotéz v laboratorních podmínkách. Pokud se mi podaří poodhalit vliv světla na řízení DVM, budou se moci výsledky mé práce aplikovat v širším měřítku.

5. SEZNAM LITERATURY

(převzaté citace jsou umístěny na konci seznamu)

- Alonso C, Rocco V, Barriga J, Battini M, Zagarese H (2004) Surface avoidance by freshwater zooplankton: Field evidence on the role of ultraviolet radiation. *Limnology and Oceanography* **49**, 225-232.
- Amano K, Watanabe M, Kohata K, Harada S (1998) Conditions necessary for *Chatonella antiqua* red tide outbreaks. *Limnology and Oceanography* **43**, 117-128.
- Arai M (1991) Attraction of *Aurelia* and *Aequorea* to prey. *Hydrobiologia* **216/217**, 363-366.
- Arai M (1992) Active and passive factors affecting aggregations of hydromedusae: A review. *Scientia Marina* **56**, 99-108.
- Arai M, Welch D, Dunsmuir A, Jacobs M, Ladoceur A (2003) Digestion of pelagic Ctenophora and Cnidaria by fish. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **60**, 825-829.
- Arts M, Kasai F, Waiser M, et al. (2000) The attenuation of ultraviolet radiation in high dissolved organic carbon waters of wetlands and lakes on the northern Great Plains. *Limnology and Oceanography* **45**, 292-299.
- Bämsted U, Kaartvedt S, Youngbluth M (2003) An evaluation of acoustic and video methods to estimate the abundance and vertical distribution of jellyfish. *Journal of Plankton Research* **25**, 1307-1318.
- Boothroyd I, Etheredge M, Green J (2002) Spatial distribution, size structure, and prey of *Craspedacusta sowerbyi* Lankester in a shallow New Zealand lake. *Hydrobiologia* **468**, 23-32.
- Bouillon J, Boero F (2000) Phylogeny and classification of Hydroidomedusae. *Thalasia Salentina* **24**, 1-296.
- Bright T, Ferrari F, Martin D, Franceschini G (1972) Effects of a total solar eclipse on the vertical distribution of certain oceanic zooplankton. *Limnology and Oceanography* **17**, 296-301.
- Brodeur R, Mills C, Overland J, Walters G, Schumacher J (1999) Evidence for a substantial increase in gelatinous zooplankton in the Bering Sea, with possible links to climate change. *Fisheries oceanography* **8**, 296-306.
- Cohen J, Forward Jr. R (2005a) Diel vertical migration of the marine copepod *Calanopia americana*. I. Twilight DVM and its relationship to the diel light cycle. *Marine biology* **147**, 387-398.
- Cohen E, Forward Jr. R (2005b) Diel vertical migration of the marine copepod *Calanopia americana*. II. Proximate role of exogenous light cues and endogenous rhythms. *Marine biology* **147**, 399-410.
- Dawidowicz P, Loose C (1992) Cost of swimming by *Daphnia* during diel vertical migration. *Limnology and Oceanography* **37**.
- De Robertis A (2002) Size-dependent visual predation risk and the timing of vertical migration: An optimization model. *Limnology and Oceanography* **47**, 925-933.
- Deacon J, Haskell W (1967) Observations on the ecology of the freshwater jellyfish in Lake Mead, Nevada. *American Midland Naturalist* **78**, 155-166.
- DeVries D (1992) The freshwater jellyfish *Craspedacusta sowerbyi*: a summary of its life history, ecology, and distribution. *Journal of Freshwater Ecology* **7**, 7-16.
- Diffey B (1991) Solar ultraviolet radiation effects on biological systems. *Physics in Medicine and Biology* **36**, 299-328.
- Dodson S (1990) Predicting diel vertical migration of zooplankton. *Limnology and Oceanography* **35**, 1195-1200.
- Dumont H (1994) The distribution and ecology of the fresh- and brackish-water medusae of the world. *Hydrobiologia* **272**, 1-12.
- Dunham D (1942) The water content of the fresh-water jellyfish *Craspedacusta*. *Science* **87**, 166-167.
- Enright J (1977) Diurnal vertical migration: Adaptive significance and timing. Part 1. Selective advantage: A metabolic model. *Limnology and Oceanography* **22**, 856-872.
- Enright J, Honegger H (1977) Diurnal vertical migration: Adaptive significance and timing. Part 2. Test of Model: Details of timing. *Limnology and Oceanography* **22**, 873-886.

- Fee E (1976) The vertical and seasonal distribution of chlorophyll in lakes of the Experimental Lakes Area, northwestern Ontario: Implications for primary production estimates. *Limnology and Oceanography* **21**, 767-783.
- Frank T, Widder E (2002) Effects of a decrease in downwelling irradiance on the daytime vertical distribution patterns of zooplankton and micronekton. *Marine biology* **140**, 1181-1193.
- Grad G, Williamson C, Karapelou D (2001) Zooplankton survival and reproduction responses to damaging UV radiation: A test of reciprocity and photoenzymatic repair. *Limnology and Oceanography* **46**, 584-591.
- Graham W, Pagés F, Hamner W (2001) A physical context for gelatinous zooplankton aggregations: a review. *Hydrobiologia* **451**, 199-212.
- Hamner W, Madin L, Alldredge A, Gilmer R, Hamner P (1975) Underwater observations of gelatinous zooplankton: Sampling problems, feeding biology, and behavior. *Limnology and Oceanography* **20**, 907-917.
- Hansson L-A (2000) Induced pigmentation in zooplankton: a trade-off between threats from predation and ultraviolet radiation. *Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences* **267**, 2327-2331.
- Hays G (1995) Ontogenetic and seasonal variation in the diel vertical migration of the copepods *Metridia lucens* and *Metridia longa*. *Limnology and Oceanography* **40**, 1461-1465.
- Hays G (2003) A review of the adaptive significance and ecosystem consequences of zooplankton diel vertical migrations. *Hydrobiologia* **503**, 163-170.
- Hays G, Warner A, Proctor C (1995) Spatio-temporal patterns in the diel vertical migration of the copepod *Metridia lucens* in the northeast Atlantic derived from the Continuous Plankton Recorder survey. *Limnology and Oceanography* **40**, 469-475.
- Hutchinson G (1967) *A Treatise on Limnology, Vol. II: Introduction to Lake Biology and the Limnoplankton* Wiley, New York.
- Jankowski T (2001) The freshwater medusae of the world – a taxonomic and systematic literature study with some remarks on other inland water jellyfish. *Hydrobiologia* **462**, 91-113.
- Jankowski T, Ratte H-T (2000) On the influence of the freshwater jellyfish *Craspedacusta sowerbii* on the zooplankton community. *Verhandlungen der Internationalen Vereinigung für Theoretische und Angewandte Limnologie* **27**, 1-4.
- Johnsen S, Widder E (2001) Ultraviolet absorption in transparent zooplankton and its implications for depth distribution and visual predation. *Marine biology* **138**, 717-730.
- Kessler K, Lampert W (2004) Fitness optimization of *Daphnia* in trade-off between food and temperature. *Oecologia* **140**, 381-387.
- Klausmeier C, Litchman E (2001) Algal games: The vertical distribution of phytoplankton in poorly mixed water columns. *Limnology and Oceanography* **46**, 1998-2007.
- Lampert W (1989) The adaptive significance of diel vertical migration of zooplankton. *Functional Ecology* **3**, 21-28.
- Lampert W (2005) Vertical distribution of zooplankton: density dependence and evidence for an ideal free distribution with costs. *BMC Biology* **3**.
- Lampert W, McCauley E, Manly B (2003) Trade-offs in the vertical distribution of zooplankton: ideal free distribution with costs? *Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences* **270**, 765-773.
- Lampert W, Sommer U (1997) *Limnoecology: The Ecology of Lakes and Streams* Oxford University Press, Oxford.
- Larsson P (1997) Ideal free distribution in *Daphnia*? Are daphnids able to consider both the food patch quality and the position of competitors? *Hydrobiologia* **360**.
- Leech D, Williamson C (2001) In situ exposure to ultraviolet radiation alters the depth distribution of *Daphnia*. *Limnology and Oceanography* **46**, 416-420.

- Leech D, Williamson C, Moeller R, Hargreaves B (2005) Effects of ultraviolet radiation on the seasonal vertical distribution of zooplankton: a database analysis. *Archiv für Hydrobiologie* **162**, 445-464.
- Leibold M (1990) Resources and predators can affect the vertical distributions of zooplankton. *Limnology and Oceanography* **35**, 938-944
- Loose C (1993) Lack of endogenous rhythmicity in *Daphnia* diel vertical migration. *Limnology and Oceanography* **38**, 1837-1841.
- Loose C, Dawidowicz P (1994) Trade-offs in diel vertical migration by zooplankton: The costs of predator avoidance. *Ecology* **75**, 2255-2263.
- Lundberg S, Svensson JE, Petrusek A (2005) The *Craspedacusta* invasions in Sweden. *Verhandlungen der Internationalen Vereinigung für Theoretische und Angewandte Limnologie* **29**, 899-902.
- Lytle C (1961) Patterns of Budding in the freshwater hydroid *Craspedacusta*. In: *The Biology of Hydra and some other Coelenterates* (eds. Lenhoff H, Loomis W), pp. 317-336. Coral Gables: University of Miami Press.
- Martin V (2002) Photoreceptors of cnidarians. *Canadian Journal of Zoology* **80**, 1703-1722.
- Mills C, Vogt R (1984) Evidence that ion regulation in hydromedusae and ctenophores does not facilitate vertical migration. *Biological Bulletin* **166**, 216-227.
- Neill W (1990) Induced vertical migration in copepods as a defence against invertebrate predation. *Nature* **345**, 524-526.
- Nilsson D-E, Gislén L, Coates M, Skogh C, Garm A (2005) Advanced optics in a jellyfish eye. *Nature* **435**, 201-205.
- Payne F (1924) A study of the fresh-water medusa, *Craspedacusta sowerbii*. *Journal of Morphology* **38**, 387-430.
- Petrusek A (2006) Žahavci (Cnidaria). In: *Nepřívodní druhy ve fauně a flóře České republiky* (eds. Mlíkovský J, Stýblo P). ČSOP, Praha.
- Petrusek A, Šedivý J (2006) *Craspedacusta sowerbyi* Lankester, 1880. In: *Nepřívodní druhy ve fauně a flóře České republiky* (eds. Mlíkovský J, Stýblo P). ČSOP, Praha.
- Rautio M, Korhola A (2002) UV-induced pigmentation in subarctic *Daphnia*. *Limnology and Oceanography* **47**, 295-299.
- Ringelberg J (1999) The photobehaviour of *Daphnia* spp. as a model to explain diel vertical migration in zooplankton. *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society* **74**, 397-423.
- Ringelberg J, Flik B (1994) Increased phototaxis in the field leads to enhanced diel vertical migration. *Limnology and Oceanography* **39**, 1855-1864.
- Ringelberg J, Van Gool E (2003) On the combined analysis of proximate and ultimate aspects in diel vertical migration (DVM) research. *Hydrobiologia* **491**, 85-90.
- Ruther J, Meiners T, Steidle J (2002) Rich in phenomena-lacking in terms. A classification of kairomones. *Chemoecology* **12**, 161-167.
- Salonen K, Rosenberg M (2000) Advantages from diel vertical migration can explain the dominance of *Gonyostomum semen* (Raphidophyceae) in a small, steeply-stratified humic lake. *Journal of Plankton Research* **22**, 1841-1853.
- Sekino T, Yamamura N (1999) Diel vertical migration of zooplankton: optimum migrating schedule based on energy accumulation. *Evolutionary Ecology* **13**, 267-282.
- Shiganova T (1998) Invasion of the Black Sea by the ctenophore *Mnemiopsis leidyi* and recent changes in pelagic community structure. *Fisheries oceanography* **7**, 305-310.
- Sims D, Southall E, Tarling G, Metcalfe J (2005) Habitat-specific normal and reverse diel vertical migration in the plankton-feeding basking shark. *Journal of Animal Ecology* **74**, 755-761.
- Spadinger R, Maier G (1999) Prey selection and diel feeding of the freshwater jellyfish, *Craspedacusta sowerbyi*. *Freshwater Biology* **41**, 567-573.
- Stich H (1989) Seasonal changes of diel vertical migrations of crustacean plankton in Lake Constance. *Archiv für Hydrobiologie, Monographic Studies* **83**, 355-405.

- Stich H, Lampert W (1981) Predator evasion as an explanation of diurnal vertical migration by zooplankton. *Nature* **293**, 396-398.
- Stich H, Lampert W (1984) Growth and reproduction of migrating and non-migrating *Daphnia* species under simulated food and temperature conditions of diurnal vertical migration. *Oecologia* **61**, 192-196.
- Tartarotti B, Laurion I, Sommaruga R (2001) Large variability in the concentration of mycosporine-like amino acids among zooplankton from lakes located across an altitude gradient. *Limnology and Oceanography* **46**, 1546-1552.
- Vereshchaka A, Vinogradov G (1999) Visual observations of the vertical distribution of plankton throughout the water column above Broken Spur vent field, Mid-Atlantic Ridge. *Deep-Sea Research I* **46**, 1615-1632.
- Vinogradov M (1968) *Vertical distribution of the oceanic zooplankton* Nauka Publishing House, Moscow.
- Williamson C (1995) What role does UV-B radiation play in freshwater ecosystems? *Limnology and Oceanography* **40**, 386-392.
- Williamson C, Olson O, Lott S, et al. (2001) Ultraviolet radiation and zooplankton community structure following deglaciation in Glacier Bay, Alaska. *Ecology* **82**, 1748-1760.
- Williamson C, Sanders R, Moeller R, Stutzman P (1996) Utilization of subsurface food resources for zooplankton reproduction: Implications for diel vertical migration theory. *Limnology and Oceanography* **41**, 224-233.
- Williamson C, Zagarese H, Schulze P, Hargreaves B, Seva J (1994) The impact of short-term exposure to UV-B radiation on zooplankton communities in north temperate lakes. *Journal of Plankton Research* **16**, 205-218.
- Zaret T, Suffern J (1976) Vertical migration in zooplankton as a predator avoidance mechanism. *Limnology and Oceanography* **21**, 804-813.

Převzaté citace

- Allredge A (1984) The quantitative significance of gelatinous zooplankton as pelagic consumers. In: *Flows of Energy and Materials in Marine Ecosystems: Theory and Practice*. (ed. Fasham MJR), pp. 407-433. Plenum Press, New York.
- Arai M (1976) Behavior of planktonic coelenterates in temperature and salinity discontinuity layers. In: *Coelenterate Ecology and Behavior* (ed. Mackie GO), pp. 211-217. Plenum Press, New York.
- Boden B, Kampa E (1967) The influence of natural light on the vertical migrations of an animal community in the sea. *Symposia of the Zoological Society of London* **19**, 15-26.
- Dodson S, Cooper S (1983) Trophic relationships of the freshwater jellyfish *Craspedacusta sowerbyi* Lankester 1880. *Limnology and Oceanography* **28**, 345-351.
- Frank T, Widder E (1997) The correlation of downwelling irradiance and staggered vertical migration patterns of zooplankton in Wilkinson Basin, Gulf of Maine. *Journal of Plankton Research* **19**, 1975-1991.
- Fretwell S, Lucas H (1970) On territorial behavior and other factors influencing habitat distribution in birds. *Acta Biotheoretica* **19**, 16-36.
- Geller W (1986) Diurnal vertical migration of zooplankton in a temperate great lake (L. Constance): A starvation avoidance mechanism? *Archiv für Hydrobiologie* **74**, 1-60.
- Kozhov M (1963) *Lake Baikal and its life* Junk Publ., Den Haag.
- Lampert W, Trubetskova I (1996) Juvenile growth rate as a measure of fitness in *Daphnia*. *Functional Ecology* **10**, 631-635.
- McLaren I (1963) Effect of temperature on growth of zooplankton and the adaptive value of vertical migration. *Journal of the fisheries research board of Canada* **20**, 685-727.
- McLaren I (1974) Demographic strategy of vertical migration by a marine copepod. *American naturalist* **108**, 91-102.
- Moore A (1912) Concerning negative phototropism in *Daphnia pulex*. *Journal of Experimental Zoology* **13**, 573-575.
- Ohman M, Frost B, Cohen E (1983) Reverse diel vertical migration: an escape from invertebrate predators. *Science* **220**, 1404-1407.
- Rice A (1964) Observations on the effects of changes of hydrostatic pressure on the behaviour of some marine animals. *Journal of Marine Biological Association UK* **44**, 163-175.
- Tyler J, Gilliam J (1995) Ideal free distributions of stream fish: a model and test with minnows, *Rhinichthys atratulus*. *Ecology* **76**, 580-592.
- Zagarese H, Williamson C (1994) Modeling the impacts of UV-B radiation on ecological interactions in freshwater and marine ecosystems. In: *Stratospheric ozone depletion/UV-B radiation in the biosphere*. (eds. Biggs RH, Joyner MEB), pp. 315-328. Springer, Verlag.
- Zaret T (1971) The distribution, diet, and feeding habits of the atherinid fish *Melaniris chargesi* in Gatun Lake, Panama Canal Zone. *Copeia* **1971**, 341-343.

6. PŘÍLOHA:

Návrh experimentálního zařízení pro sledování vertikální distribuce medúzky v laboratorních podmínkách

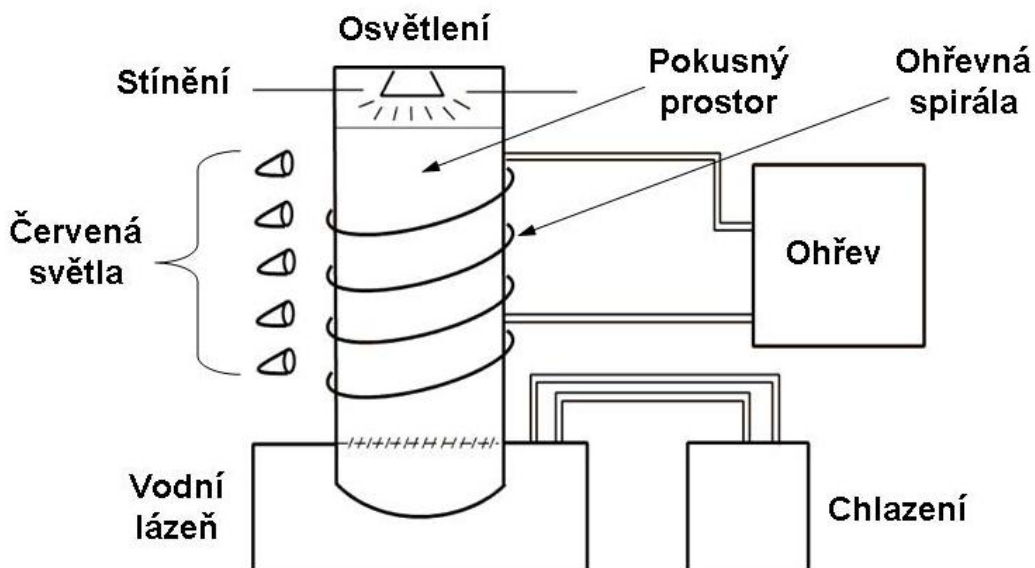
Tento koncept byl navržen pro ověření naší hypotézy, že spouštěcím mechanismem DVM medúzky sladkovodní jsou změny světelné intenzity. Následující řádky nastiňují možnou podobu experimentálního zařízení, jehož konečné řešení bude záviset na výsledcích testů funkčnosti tohoto konceptu.

6.1. Funkce experimentálního zařízení

Navrhované zařízení má vytvořit a udržet teplotní stratifikaci ve válci s vodou po dobu pokusu a umožnit sledování vertikální distribuce medúzky za tmy, při definovaných intenzitách osvětlení a při pozvolných či rychlých změnách světelné intenzity.

6.2. Koncept

Jednotlivé části zařízení jsou schematicky znázorněny na následujícím nákresu (Obrázek 2).



Obrázek 2: Schematické znázornění zařízení na sledování prostorové distribuce medúzky s popisem jednotlivých částí.

6.2.1. POKUSNÝ PROSTOR

Plastový válec (cca 150 cm výška; 20 cm průměr podstavy) bude umístěn v kovové nosné konstrukci. Šířka a výška válce jsou voleny s ohledem na potřeby medúzek, udávané parametry by měly zajistit dostatek prostoru pro jejich pohyb.

6.2.2. VYTVOŘENÍ TEPLOTNÍHO GRADIENTU

Teplotní gradient bude vytvořen ve spodní části, cca 20 cm nad dnem. Tato část válce bude umístěna ve vodní lázni chlazené agregátem s plynulou regulací (rozsah teplot 10–20 °C). Po předeřádání vrchní části sloupce pomocí regulovatelných topných tělísek (rozsah teplot 20–25 °C) bude gradient udržován ohřevnou spirálou (hadice s půlkruhovým průřezem). Okruh bude napojen na rezervoár s vodou (ohřívanou topným tělískem s termostatem) a poháněn akvaristickou pumpou. Měření teploty uvnitř válce bude zajištěno termistory umístěnými v pravidelných intervalech. Tento koncept nám umožní plynulou regulaci teplotního zlomu (v rozmezí 0–15 °C).

6.2.3. OSVĚTLENÍ

Pokusný prostor bude osvětlen plně shora (eliminací rozptýleného záření pomocí stínění v horní části válce) zářivkovou trubicí s vhodným spektrálním rozsahem (blízkým dennímu světlu). Její výkon bude regulován elektronickým předřadníkem s ovládací sběrnici typu DSI nebo DALI (plynulá regulace 5-100% výkonu zářivky). Vrstvená neutrální šedá fólie (používaná pro tlumení osvětlovací techniky) umožní ještě jemnější regulaci intenzity světla a omezí zahřívání vrchní části vodního sloupce. Pro sledování medúzek za tmy bude použito červené fotokomorové světlo (případně infračervený zdroj a IR brýle).

PODĚKOVÁNÍ

Rád bych poděkoval svému školiteli RNDr. Adamu Petruskovi a kolegovi Jiřímu Šedivému za věcné připomínky k práci.