

Katedra ekologie Přírodovědecké fakulty UK v Praze

**Jiří Šedivý**

**VERTIKÁLNÍ MIGRACE MEDÚZKY SLADKOVODNÍ  
(*CRASPEDACUSTA SOWERBII*) VE STRATIFIKOVANÉ NÁDRŽI**

**Diplomová práce**

Praha, září 2007

Školitel: RNDr. Adam Petrusek

Prohlašuji, že diplomová práce byla vypracována samostatně, pouze s použitím uvedené literatury a jiných citovaných pramenů. Svoluji k jejímu zapůjčení s tím, že veškeré informace budou řádně citovány.

V Praze dne 3.9.2007

A handwritten signature in black ink, consisting of stylized, overlapping loops and lines, representing the name Jiří Šedivý.

Jiří Šedivý

## PODĚKOVÁNÍ

Rád bych na tomto místě poděkoval svému školiteli, RNDr. Adamu Petruskovi, za odborné vedení mé diplomové práce. Dokázal dobře naplánovat celý výzkum, sám se účastnil mnoha terénních pozorování a pečlivost, s kterou se mi věnoval, mi pomohla i ve zdánlivě slepých uličkách.

Za cenné rady, podněty a pomoc při výzkumu děkuji RNDr. J. Fottovi, CSc. Jeho připomínky pro mě byly velkým zdrojem inspirace a bez pomoci v mnoha oblastech řešení metodických postupů bych si nevěděl rady. Další rady mi ochotně poskytla RNDr. Zuzana Hořická, Ph.D.

Za stanovení koncentrace chlorofylu děkuji paní E. Šípkové.

Při náročné práci v terénu bych se jen těžko obešel bez pomoci mnoha kamarádů: Markéto, Petře, Mirko, Fando, Jirko, Petro, Martinové, Terezo, Lenko, Jano, Evo, Lucko, a Ivano - děkuji Vám všem.

Především bych chtěl ale poděkovat svým rodičům, Marii a Jiřímu Šedivým, kteří mne podporovali po celou dobu studia na vysoké škole, k výjezdům na lokality mi ochotně půjčovali automobil a mnohdy se sami účastnili pomoci v terénu.

## Obsah:

<b>Summary</b> .....	<b>1</b>
<b>1. Úvod</b> .....	<b>2</b>
1.1. Medúzka sladkovodní - stručné ekologické shrnutí .....	3
Historie rozšíření invazního druhu .....	3
Životní cyklus .....	3
Potravní nároky .....	4
1.2. Diurnální vertikální migrace zooplanktonu .....	6
Názory na DVM .....	7
1.3. Faktory ovlivňující vertikální distribuci rosolovitého zooplanktonu .....	9
1.4. Cíle práce .....	11
<b>2. Lokalita</b> .....	<b>12</b>
<b>3. Metody</b> .....	<b>17</b>
Pracovní plán terénní části výzkumu .....	17
Limnologická měření .....	17
Odběry a počítání zooplanktonu .....	17
Pozorování DVM medúzek in situ .....	18
Odchyt medúzek .....	19
Rozbor žaludků medúzek .....	20
Analýza obrazu .....	23
Laboratorní pokus: test pozitivní chemotaxe medúzek .....	24
Laboratorní pokus: vliv teploty na pohybovou aktivitu medúzek .....	25
<b>4. Vyhodnocení dat a výsledky</b> .....	<b>27</b>
4.1. Vyhodnocení dat .....	27
4.2. Výsledky .....	29
Diurnální vertikální migrace .....	29
Podobnost vertikální distribuce medúzek a zooplanktonu .....	35
Rozbor žaludků medúzek .....	37
Test pozitivní chemotaxe medúzek .....	38
Reakce medúzek na různé teplotní podmínky .....	39
<b>5. Diskuze</b> .....	<b>40</b>
<b>6. Závěry</b> .....	<b>47</b>
<b>7. Citovaná literatura</b> .....	<b>48</b>
<b>Přílohy:</b> .....	<b>53</b>
Spoluautorství .....	53
Dynamika zooplanktonu .....	54

## Summary

### Vertical migrations of the freshwater jellyfish (*Craspedacusta sowerbii*) in stratified water body

Diel Vertical Migrations (DVM) of the freshwater jellyfish *Craspedacusta sowerbii* (Limnomedusae, Olindiidae) were observed in a thermally stratified water body for the interval of three summer seasons. The medusae spent day in the deeper parts of the water column and swam toward the surface at early evening hours. This pattern is typical among many zooplankton taxa but it is not obvious in *Craspedacusta*. The widely accepted ultimate factor – predator avoidance – is not very probable since medusae (and other gelatinous zooplankton) have only limited number of predators and there is no strong predation pressure for triggering changes in their vertical distribution. We have also observed that the scale of the vertical distribution of the medusae was limited in lower parts of the epilimnion, no jellyfish was found below the thermocline.

A series of the observations showed that diel vertical migration of the freshwater jellyfish was regular activity and that crustaceoplankton (main food source of *Craspedacusta*) performed DVM as well at studied locality, probably due to the presence of fish. Changes in distribution in both groups were significant between day- and nighttime. By analyzing a gut content of the medusae we have learned that they consumed significantly higher amount of the crustaceoplankton at night than during the daytime.

Our results lead us to the following explanations:

- 1.) DVM of the freshwater jellyfish is a feeding behaviour – medusae follow their prey during its movement in the water column
- 2.) Lower temperatures in deeper parts of the water column limit the scale of the medusae vertical distribution, cool water negatively affects a physiological state of the individuals so they try to stay in the epilimnion

Despite the fact that the abundance of *Craspedacusta* was relatively high at studied locality (up to 19 ind. m<sup>-3</sup>), its predation pressure probably did not influence the structure of the zooplankton community. This result is in accordance to other studies on a similar subject.

## 1. Úvod

V letní sezóně roku 2003 jsme při potápěčských výpravách na dvou lokalitách v Polabí pozorovali pravidelné diurnální vertikální migrace (DVM) medúzek sladkovodních (*Craspedacusta sowerbii* Lank.). Většina medúzek setrvala za dne ve větší hloubce, zatímco v noci jsme tyto atraktivní živočichy mohli běžně spatřit u hladiny. Situace se během letní stratifikace lokalit denně opakovala a při bližším pozorování jsme zaznamenali, že spodní hranice vodního sloupce, kterou medúzky nepřekonávaly, byla vymezena termoklinou.

DVM medúzek však nejsou všeobecně rozšířeným jevem, o většině populací medúzek není známo, že by DVM vykazovaly. Položili jsme si otázku, proč k DVM medúzek na námi sledované lokalitě docházelo a proč je způsobu chování na jiných lokalitách odlišný. Hledali jsme faktory, které by mohly vertikální distribuci medúzek ovlivňovat, z terénních pozorování a ze skutečnosti, že na studované lokalitě docházelo i k DVM zooplanktonu, jsme vyvodili následující hypotézy:

1.) Pravidelné vertikální migrace medúzek jsou odpovědí na migrace ostatního zooplanktonu, který za svítání sestupuje do hlubších vrstev vodního sloupce a v noci vyplouvá k hladině (pravděpodobně kvůli přítomnosti ryb).

2.) Spodní hranice vertikální distribuce je vymezena termoklinou; medúzky se snaží zůstat v epilimniu, aby se vyvarovaly teplotního šoku, který negativně ovlivňuje jejich pohybovou aktivitu.

Diurnální vertikální migrace hrají v mořských ekosystémech velkou roli v transportu energie vodním sloupcem, setkáváme se s nimi u různých skupin organismů. Jednou z těchto skupin je i rosolovitý zooplankton, který často významně ovlivňuje dynamiku potravních sítí. Sledování DVM medúzek a jejich ekologických vazeb ve sladkovodních ekosystémech může být oproti studiím vlivu zástupců rosolovitého zooplanktonu v mořích snazší již z toho důvodu, že mořské ekosystémy jsou velké a otevřené. Medúzka by tedy mohla být dobrým modelem pro studování vlivu rosolovitého zooplanktonu na planktonní společenstva.

### 1.1. Medúzka sladkovodní - stručné ekologické shrnutí

Medúzka sladkovodní (*Craspedacusta sowerbii* Lankester 1880) je zástupce skupiny rosolovitého zooplanktonu, polypovec z řádu Limnomedusae, čeledi Olindiidae (Kramp 1961). Popsána byla r. 1880 v Londýně (Lankester 1880a, Lankester 1880b, Lankester 1880c), kde ji v bazénu s lekníny rodu *Victoria* našel p. Sowerby, sekretář Londýnské botanické společnosti.

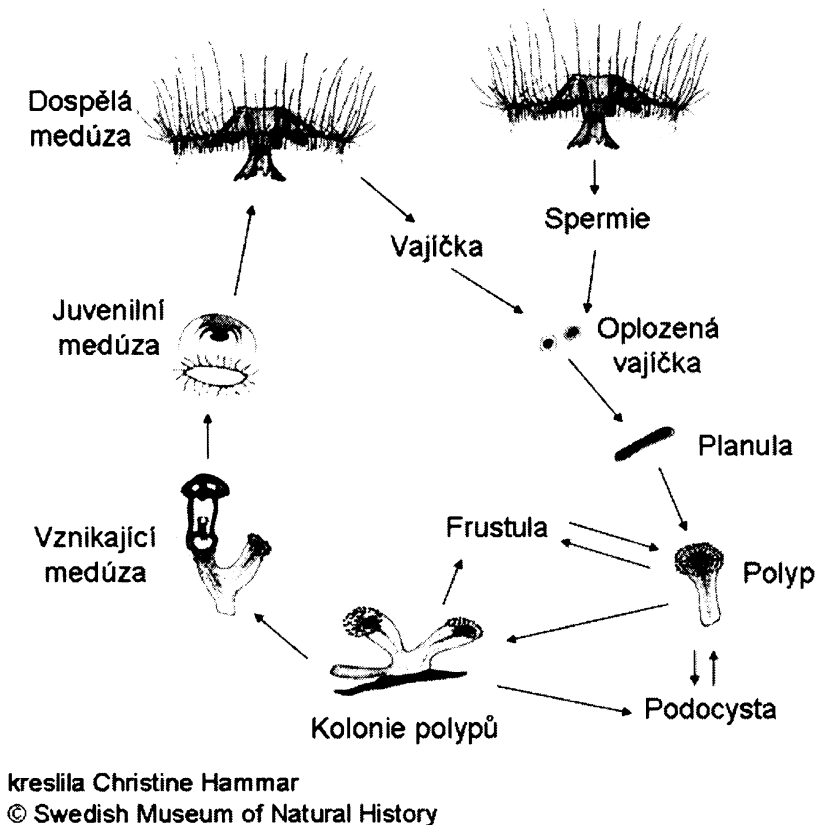
#### Historie rozšíření invazního druhu

Vzhledem k následujícím nálezům medúzek v umělých nádržích s vodními rostlinami importovanými z Jižní Ameriky byla z počátku nesprávně za místo původu J. Amerika považována (Kramp 1951). Od objevu medúzek v jihovýchodní Asii a od zjištění, že se zde vyskytují pravidelně obě pohlaví, se přisuzuje místo původu Číně (Sowerby 1941, Kramp 1951, Lytle 1960, Parent 1981 podle Dumonta 1994), kde se také vyskytuje zbytek druhů rodu *Craspedacusta* omezených pouze na tento areál (Jankowski 2001). Medúzka sladkovodní se rozšířila na všechny kontinenty vyjma polárních oblastí, v současnosti je kosmopolitním druhem (souhrn viz Dumont 1994). Přesné důvody pro rychlé rozšíření jediného kosmopolitního druhu medúzky nejsou zřejmé, ale zjevně k nim přispívá schopnost trvalého asexuálního rozmnožování a tvorba odolných forem polypových stádií, která jsou schopna přežít vyschnutí (podocysty, mikrofrustuly: Reisinger 1957 podle Dumonta 1994). Mezi možnosti šíření dormantních stádií může patřit světový obchod s vodními rostlinami, transport s rybami, v úvahu ale také připadá přenos ptáky nebo člověkem samotným (Kramp 1951, Lytle 1960, Dumont 1994). Rozšíření medúzky v České republice shrnuli Petrušek a Šedivý (2006; viz „Přílohy“ – obr. P-1).

#### Životní cyklus

Kompletní životní cyklus byl pozorován teprve po objevení lokality, kde se současně nacházela obě pohlaví (Payne 1926). Do té doby byly totiž nalézány pouze populace složené z jednoho pohlaví, což je i dnes charakteristickým rysem naprosté většiny populací po celém světě; jedná se pravděpodobně o efekt zakladatele – pohlaví je určeno geneticky, polyp a jeho klony mohou tvořit medúzová stádia pouze jednoho pohlaví (Lundberg a kol. 2005). Jednopohlavní populace se mohou rozmnožovat pouze nepohlavně: 1-2 mm velký polyp vytváří v letním období, když teplota vody dosahuje cca 20 °C (Lytle 1961), medúzová stádia pučením. Medúzová stádia v nádržích mohou v našich zeměpisných šířkách přežít do poklesu teploty vody pod cca 7 °C (vlastní pozorování). Poté celá medúzová populace hyne a zimu přežívá pouze polyp. Kromě medúzových stádií polyp tvoří ještě a) plazivé larvy (frustuly), které na jiném místě přisednou a samy se stávají polypem, b) další polypy – tvorba kolonií (McClary 1961), c) rezistentní stádia – podocysty (Reisinger 1957 podle Dumonta

1994). Medúzky jsou gonochoristé, pohlavně se tedy mohou rozmnožovat pouze na lokalitách, kde se vyskytují obě pohlaví (těchto případů je ovšem velice málo: Payne 1926, Rice 1958, Deacon a Haskell 1967): dochází k vnějšímu oplození, z oplozeného vajíčka se vyvíjí pohyblivá larva (planula), která po krátké době přisedá ke dnu a stává se polypem (Payne 1926, Acker a Muscat 1976) – ten se dále rozmnožuje nepohlavně (celý cyklus je znázorněn na obr. 1-1).



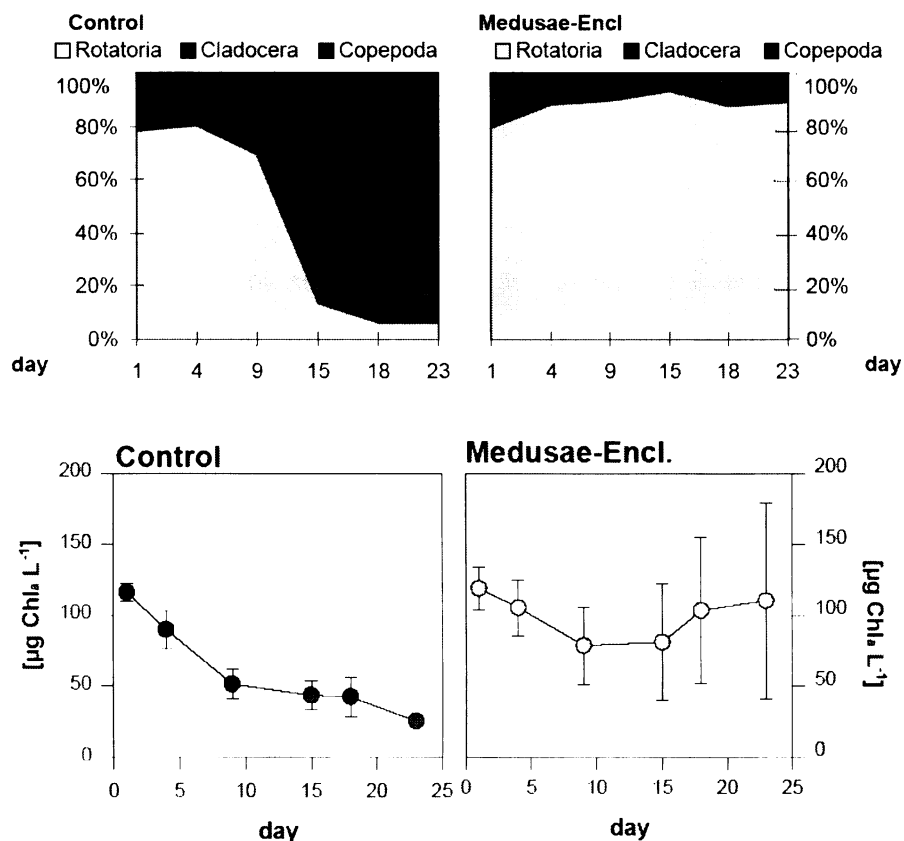
Obr. 1-1: Životní cyklus medúzky sladkovodní

### Potravní nároky

V novějších studiích vychází najevo, že invazní medúzka, v závislosti na stupni rozvoje populace, může mít vliv na velikostní a druhovou strukturu zooplanktonu, a dokonce kaskádovým efektem i na biomasu fytoplanktonu (viz obr. 1-2) (Jankowski a Ratte 2000, Jankowski a kol. 2005). Schopnost predátora ovlivnit významněji populaci potenciální kořisti je mimo jiné určena distribucí a chováním obou populací – jak predátora, tak kořisti. Největšímu predačnímu tlaku je zooplankton jistě vystaven v místech největší koncentrace medúzek (nejpočetnější populaci, která v nádrži lokálně přesahovala 1000 jedinců  $1\text{ m}^{-3}$ , popsal Angradi r. 1998), jejichž potravou jsou hlavně větší vířníci a korýši, ale i drobné larvy hmyzu (Chironomidae, *Chaoborus*) (Dodson a Cooper 1983, Spadinger a Maier 1999, Boothroyd a kol. 2002). Přitom výběr potravy je omezen vzdáleností rozchodu dlouhých tykadel umístěných na okraji zvonu (těch, která se podílejí na zachycení kořisti; druhý typ



tykadel, která jsou krátká, v tomto ohledu pravděpodobně nehraje roli) (Spadinger a Maier 1999).



Obr. 1-2: Pytlivé pokusy s cca 500 medúzkami  $1 \text{ m}^{-3}$  (vpravo), kontrolní pokus bez medúzky (vlevo); nahore: změna struktury planktonního společenstva (vodorovná osa: čas od založení pokusu, svislá osa: podíl jednotlivých planktonních skupin – vířníků, perlooček a klanonožců); dole: změna koncentrace chlorofylu *a* ve stejných pytlivých pokusech (svislá osa) v průběhu konání pokusu (vodorovná osa); převzato z Jankowski a Ratte (2000)

## 1.2. Diurnální vertikální migrace zooplanktonu

Diurnální vertikální migrace (DVM) zooplanktonu jsou jednou z nejmasivnějších migrací živočichů na Zemi, ovlivňují ekologii populací a společenstev zooplanktonu, trofickou dynamiku potravních sítí a vertikální transport živin ve vodním sloupci (Williamson a kol. 1996, Rhode a kol. 2001, Hays 2003). Při této aktivitě dochází obvykle k sestupu do hlubších vrstev vodního sloupce během dne a k výstupu během noci (Lampert a Sommer 1997), existují však i případy opačné orientace - reverzní vertikální migrace (např. Ohman a kol. 1983, Neill 1990). K výstupu (sestupu) může dojít i vícekrát v rámci jednoho dne (*twilight vertical migration*: Hutchinson 1967). Amplituda DVM sahá v závislosti na lokalitě a taxonomické skupině od desetin metru po desítky metrů, může se však lišit i v rámci druhu mezi pohlavími a mezi vývojovými stádii (Hutchinson 1967). Migrační chování je flexibilní (bez přítomnosti určitých faktorů mohou DVM ustát nebo naopak) a je možná geneticky fixována (Neill 1990). Migruje mnoho zástupců různých skupin organismů: fytoplanktonu (Wada a kol. 1985, Johnson 2005), zooplanktonu herbivorního (shrnutí viz např. Hutchinson 1967, Lampert a Sommer 1997) i dravého (Ohman a kol. 1983, Neill 1990, Gilbert a Hampton 2001) a z obratlovců jsou známy migrace u ryb (Clark a Levy 1988, Schabetsberger a kol. 2000, Easton a Gophen 2003). Z hlediska DVM nejlépe prozkoumanou a nejvíce studovanou skupinou je ale zooplankton, zejména pak korýši.

V teplejší části roku, kdy je dostatečně dlouhá světlá perioda, dochází k vertikálním migracím v nádržích teplotně stratifikovaných i nestratifikovaných (Zaret a Suffern 1976). V zimě mohou migrace ustát v souvislosti s vytvořením sněhové pokrývky na zmrzlé hladině, která tak omezuje přístup světla (Kikuchi 1930), nízká teplota sama o sobě migrace nezastavuje (Hutchinson 1967, Cunningham 1972). Z charakteristik vodních ekosystémů mírného podnebného pásu v letním období (většina studií DVM spadá právě do této doby a zeměpisných šířek) vyplývá, že z hlediska teploty i dostupnosti potravy bývají nejvýhodnější pozicí pro filtrující herbivorní zooplankton (na který se studie o DVM zaměřují nejčastěji) obvykle svrchní vrstvy vodního sloupce (alespoň v nádržích s největším množstvím fytoplanktonu v epilimniu).

Můžeme si tedy položit otázku, proč dochází k pravidelnému přesunu z výhodnějších míst do větších hloubek, kde je nižší teplota a méně potravy (viz např. Loose a Dawidowicz 1994) nebo – v případě výskytu chlorofylového maxima ve větší hloubce – proč zooplankton opouští místo s dostatkem fytoplanktonu (Williamson a kol. 1996, Winder a kol. 2003). Chladnější a na potravu chudá prostředí zpomalují vývoj jedinců a vajíček, která nosí samičky, další nevýhoda vertikálních migrací spočívá v samotné energetické náročnosti přesunu jedinců (Lampert 1989). Protože ne všechny organismy migrují a nemigrující genotyp by byl při setrvávání v horních částech vodního sloupce v jisté výhodě, je namístě

předpokládat, že zmíněné nevýhody budou kompenzovány výhodami (*trade-offs*) (Lampert a Sommer 1997).

### Názory na DVM

Na vertikální migrace pohlížíme ze dvou stran (Ringelberg 1980, Ringelberg 1999), ptáme se:

a) co je jejich příčinou – jaký faktor spouští migrační chování: takové faktory označujeme jako proximální (příčinné). Za hlavní proximální faktor je obecně považována změna světelné intenzity (Zaret a Suffern 1976), která je (stejně jako DVM) směrově orientovaná a periodická (Ringelberg a Van Gool 2003). Na perloočkách rodu *Daphnia* bylo zjištěno, že migrační aktivita je přímo úměrná rychlosti stmívání nebo rozednívání (Van Gool 1997).

b) co je účelem migrací, tj. jaké jsou ultimální faktory.

Jako jeden z prvních ultimálních faktorů byla uvedena snaha planktonních živočichů vyhnout se vlivu větru (Forel 1876 podle Kikuchi 1930). Zooplankton se podle autora vyskytoval v hlubších vodách proto, aby nebyl větrem vanoucím k pobřeží zanesen na mělčinu. V noci pak bylo možné vyplout k hladině, protože vítr vanul opačným směrem. Další raná práce připisuje denní sestup malé přizpůsobivosti zrakových orgánů planktonních živočichů na větší světelnou intenzitu (Weismann 1877 podle Kikuchi 1930).

Nejpravděpodobnější výhody DVM lze shrnout do třech základních hypotéz:

1.) Změna podmínek prostředí přináší migrujícím organismům výhody v podobě účinnějšího využití energie nebo umožňuje rychlejší populační růst. Hypotéza byla prvně dávána do souvislosti se ziskem tzv. energetického bonusu, který zooplankton získává po denním hladovění, kdy setrvává v hloubkách. Po návratu do vyšších vrstev vodního sloupce je totiž příjem potravy větší a konečně, fytoplankton má večer velké energetické zásoby nabyté fotosyntézou během světlé periody (Enright 1977). Experimentálně však tato výhoda potvrzena nebyla, migrující druhy vykazují větší úspěšnost při konstantní vyšší teplotě a větším množství potravy (Stich a Lampert 1984). Energeticky výhodnější jsou však migrace v nádržích s hlubokým chlorofylovým maximem, kde druhy využívají větší nabídky potravy v hloubce na jednu stranu a vyšších teplot u hladiny na stranu druhou (Lampert a kol. 2003, Winder a kol. 2003, Kessler 2004, Kessler a Lampert 2004).

2.) Únik z povrchových vod snižuje úmrtnost, která je určitým způsobem závislá na světle. Pod tuto hypotézu byla zahrnuta hlavně mortalita způsobená vizuálně se orientujícími predátory. Platí zde předpoklad, že amplituda DVM je přímo úměrná velikosti migrujících jedinců, jejich pigmentaci (větší a proti okolí kontrastnější jedinci jsou lépe vidět) a aktivitě predátorů (Lampert a Sommer 1997). Jedním z mnoha příkladů snahy vyvarovat se setkání s rybami může být porovnání sezónního vývoje populací migrující *Daphnia hyalina* a

nemigrující *D. galeata* v Bodamském jezeře (Stich a Lampert 1981). Migrující druh postupně začal dominovat, zatímco *D. galeata*, která setrvala v epilimniu ve dne i v noci, byla vystavena silnému predáčnickému tlaku. Když se kromě ryb v jedné lokalitě vyskytnou navíc např. dravé koretry (*Chaoborus* sp.), může zooplankton začít migrovat reverzně (Neill 1990): menší zooplankton zůstává za dne v epilimniu, neuniká rybám (ty preferují větší koříst), ale koretrám vykazujícím běžné DVM (únik před rybami). V noci koretry vyplouvají k hladině a zooplankton sestupuje do větších hloubek.

Z dostupné literatury je patrné, že se hypotéza o snaze vyvarovat se setkání s predátorem (*Predator Avoidance Mechanism: Zaret and Suffern 1976*) uchytila a je dnes obecně akceptována (shrnutí viz Ringelberg 1999). Byla testována jak v terénních podmínkách (pytlkové pokusy: Leibold 1990, Neill 1990), tak v laboratoři (Zaret a Suffern 1976, Loose a Dawidowicz 1994). Nutno podotknout, že ke zvýšení aktivity planktonních živočichů při experimentech dochází i bez fyzické přítomnosti predátorů. Velkou roli zde hraje chemorecepce migrujících organismů, ty dokáží vycítit predátora detekcí chemických látek uvolňovaných do prostředí, kairomonů (Neill 1990, Loose a Dawidowicz 1994, Van Gool a Ringelberg 2003). Do skupiny kairomonů jsou obecně zahrnovány chemické látky přenášející informaci o přítomnosti organismů (Pohnert a kol. 2007). Rybí kairomony jsou pravděpodobně produkovány za přispění bakterií, které žijí na povrchu ryb ve slizu (Ringelberg a Van Gool 1998, Beklioglu a kol. 2006).

I když na zooplankton není vyvíjen predáčnický tlak, může ke slabým vertikálním migracím docházet: další potencionální nebezpečí, jehož účinek se mění mezi dnem a nocí, představuje u hladiny ultrafialové záření (Williamson 1995). Z toho vyplývá třetí významná hypotéza:

3.) Pravidelný sestup během dne je únikem před UV zářením (Ringelberg 1999). Ultrafialové záření může mít letální dopad na jednotlivé planktonní organismy, ale může ovlivnit i celou strukturu planktonního společenstva (to ovšem platí pro mladá nebo oligotrofní jezera, v eutrofních nádržích je průnik UV záření velice malý: Williamson et al. 2001). První důkazy o úniku zooplanktonu před UV zářením na základě *in situ* experimentů s perloočkami rodu *Daphnia* podali Leech a Williamson (2001) a Rhode a kol. (2001).

Dosud uvedené hypotézy o účelech vertikálních migrací se vztahovaly hlavně k zooplanktonu ze skupiny korýšů. Lampert a Sommer (1997) věřili, že výhody vyplývající z DVM korýšů budou u ostatních skupin migrujících organismů podobné. Protože rosolovitý zooplankton, kam medúzka sladkovodní patří, je poněkud specifickou skupinou, v následující podkapitole se zaměřím na faktory, které ovlivňují jeho vertikální distribuci.

### 1.3. Faktory ovlivňující vertikální distribuci rosolovitého zooplanktonu

Do skupiny rosolovitého zooplanktonu jsou zahrnováni živočichové, jejichž tělo je převážně tvořeno velmi jemnou průsvitnou tkání s velkým obsahem vody (Hamner 2003). Zahrnujeme sem mnoho meroplanktonních larev různých skupin a planktonní zástupce žahavců, žebernatek, pláštěnců (salpy, vršenky) a plžů – křídlonožců (Pteropoda) (Hamner a kol. 1975). Najdeme je v relativně širokém spektru habitatů, byli nalezeni i v arktických a antarktických vodách (Pagés a Schnack-Schiel 1996, Brodeur a kol. 1999), ve velkých hloubkách, a dokonce v hlubokomořských kaňonech, kde mohou tvořit jedinečné společenstvo (Gili a kol. 2000). Rosolovitý zooplankton je funkční skupinou, která má často velký význam v dynamice planktonních společenstev mořských ekosystémů, zejména během vysokého nárůstu početnosti (tzv. *jellyfish blooms*) (Mills 2001). Planktonní žahavci mají i přímý ekonomický význam jako predátoři pelagických jiker a larev hospodářsky významných druhů ryb, zvláště jsou-li v dané lokalitě nepůvodním druhem (Purcell a Arai 2001, Knowler 2005).

Faktory, které mohou ovlivnit vertikální distribuci rosolovitého zooplanktonu, rozdělují pro snadnější orientaci do dvou skupin: a) abiotické – ovlivnění fyzikálními nebo chemickými vlastnostmi okolního prostředí.; b) behaviorální (biotické) - související se způsoby chování;

#### a) Abiotické faktory

Vzhledem k tomu, že většina zástupců rosolovitého zooplanktonu není hydrodynamického tvaru, má poměrně velký tělní povrch a není schopna příliš rychlého pohybu, jsou pochopitelné časté představy o pasivním transportu jedinců vodními proudy, např. Langmuirovou cirkulací a výstupným prouděním (shrnutí viz Arai 1992, Graham a kol. 2001). Změna distribuce však nemusí být pouhým pasivním procesem. Řada druhů rosolovitých planktonních živočichů je vybavena smyslovými orgány pro detekci světla nebo zemské přitažlivosti, některé druhy snad dokáží zaznamenat i změnu hydrostatického tlaku (shrnutí viz Graham a kol. 2001). V kombinaci s pohybovým aparátem mají tedy predispozice k tomu, aby měnili svou pozici ve vodním sloupci orientovaně. Například planktonní žahavci reagují na světlo, teplotou, množství kyslíku a salinitu. Změna světelné intenzity může ovlivňovat migrační chování medúz podobně jako u perlooček. Přímý vliv světla byl experimentálně prokázán na aktivitě talířovky ušaté (*Aurelia aurita*, Scyphomedusae): medúzy plavaly za uměle navozeného rozednávání k hladině, v noci naopak ke dnu a při souvislé tmě k migracím nedocházelo (Mackie a kol. 1981).

Na distribuci rosolovitých planktonních živočichů má dále vliv teplota, zejména termoklina může být hranicí, kterou jedinci nepřekonávají a vyhýbají se tak chladné vodě (Pagés a Schnack-Schiel 1996). Metabolická aktivita, např. dýchání (Biggs 1977) nebo frekvence pulzací zvonu (Thomas 1951), bývá rychlým poklesem teploty výrazně snížena.

Pokud je ovšem v chladnějších místech dobrá nabídka potravy, k sestupům pod termoklinu docházet může (Malej a kol. 2007). S teplotou souvisí i celková početnost populací, náhlá zvýšení početností populací (*jellyfish blooms*) jsou pravděpodobně odpovědí na globální klimatické změny (Mills 2001), obrovské zvýšení biomasy rosolovitého zooplanktonu od 80. let 20. století bylo zaznamenáno například v Beringově moři u Arktidy (Brodeur a kol. 1999).

Dalším faktorem, který má na distribuci rosolovitého zooplanktonu (zejména byly studovány medúzy) vliv, je množství rozpuštěného kyslíku. Většina medúz se nezdržuje v hypoxickém prostředí; nicméně existují druhy, které jsou schopné nízké koncentrace kyslíku ( $< 2 \text{ mg l}^{-1}$ ) tolerovat (shrnutí viz Purcell a kol. 2001). K sestupům pod oxyklinu dochází v případě, že je hypoxické prostředí určitým způsobem výhodnější, vyskytuje se v něm např. více potravy (Kideys a Romanova 2001). Posledním hlavním abiotickým faktorem je salinita. Migrace planktonních žahavců mohou být omezeny rozsahem jimi tolerovaných salinit, fyziologické omezení je dáno omezenou osmoregulací těchto živočichů (De Souza a kol. 1996).

#### b) Behaviorální faktory:

Distribuci rosolovitého zooplanktonu by mohly, alespoň hypoteticky, ovlivnit dva faktory nesouvisející s fyzikálními nebo chemickými vlastnostmi prostředí: výskyt predátora nebo přítomnost kořisti. Rosolovitý zooplankton má omezené množství přirozených nepřátel, a to hlavně ryb, ale také plazů a ptáků; v každém případě však není intenzita predace tak silná, aby významně ovlivňovala jeho vertikální distribuci (Ates 1991, Purcell a Arai 2001). Naopak kořist (zooplankton), měnící svou pozici ve vodním sloupci, může být důvodem k vertikální migraci (Vereshchaka a Vinogradov 1999, Kideys a Romanova 2001, Malej a kol. 2007). Existují i experimentální důkazy o tom, že medúzy za kořisti aktivně plavou (Arai 1991).

#### 1.4. Cíle práce

Obecně přijímané hypotézy o DVM zooplanktonu se nezdají být uspokojivým vysvětlením pro DVM medúzek (a ostatních zástupců rosolovitého zooplanktonu). Za účel DVM medúzek jsme považovali jejich snahu sledovat distribuci kořisti – zooplanktonu. První data o DVM zooplanktonu a medúzek naznačovala, že tomu tak skutečně může být, ale pro vyvození konkrétnějších závěrů bylo potřeba provést řadu pozorování a zjistit, jestli je tato aktivita opakujícím se jevem.

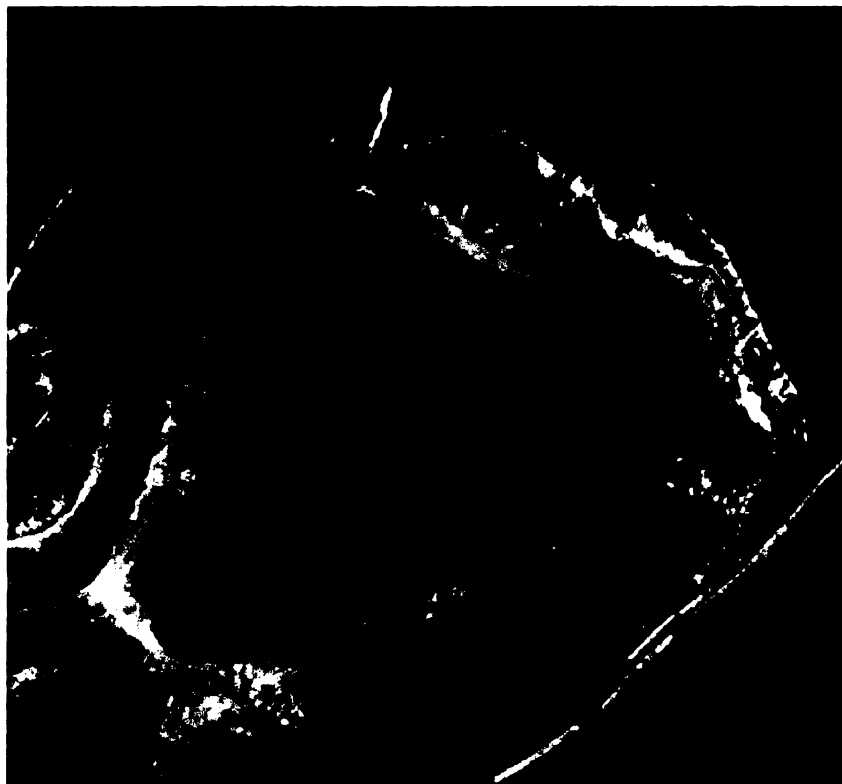
Cílem této práce bylo:

- a) provést opakovaný záznam DVM medúzek a zooplanktonu a průběžně sledovat limnologické parametry nádrže,
- b) testování hypotézy o migračním chování medúzek za účelem sledování distribuce zooplanktonu,
- c) testování hypotézy o vlivu teploty na aktivitu medúzek.

## 2. Lokality

Hlavní část výzkumu, která zahrnovala pravidelné sledování medúzek *in situ* a odběry zooplanktonu, byla prováděna v zatopeném kamenolomu (cca 70 x 100 m, maximální hloubka 8,5 m; obr. 2-1, 2-2) v Kojeticích u Prahy (okres Mělník, GPS: N50 14.416, E014 30.896, 215 m n. m.). V této lokalitě jsme také odebírali medúzky pro laboratorní pokusy a pro zjištění rozdílů v příjmu potravy jedinců mezi dnem a nocí.

Dle informací sportovních potápěčů se zde medúzky vyskytovaly již řadu let, bližší informace o prvním výskytu tohoto druhu nemáme k dispozici. Populace medúzových stádií byla početná každý rok vždy po polovině července, kdy teplota u hladiny neklesala pod 20 °C. Mezotrofní nádrž s příkrým svahem nebyla vždy a všude stejně hluboká. Hladina od prvního roku našeho předběžného sledování v následujících letech poklesla o cca 1 m, snad v důsledku menšího ročního úhrnu srážek (obr. 2-3) a prosakování vody do půdního horizontu.



Obr. 2-1: Letecká fotografie zatopeného kamenolomu v Kojeticích (zdroj: [www.mapy.cz](http://www.mapy.cz))





Obr. 2-2: Bližší pohled na lokalitu

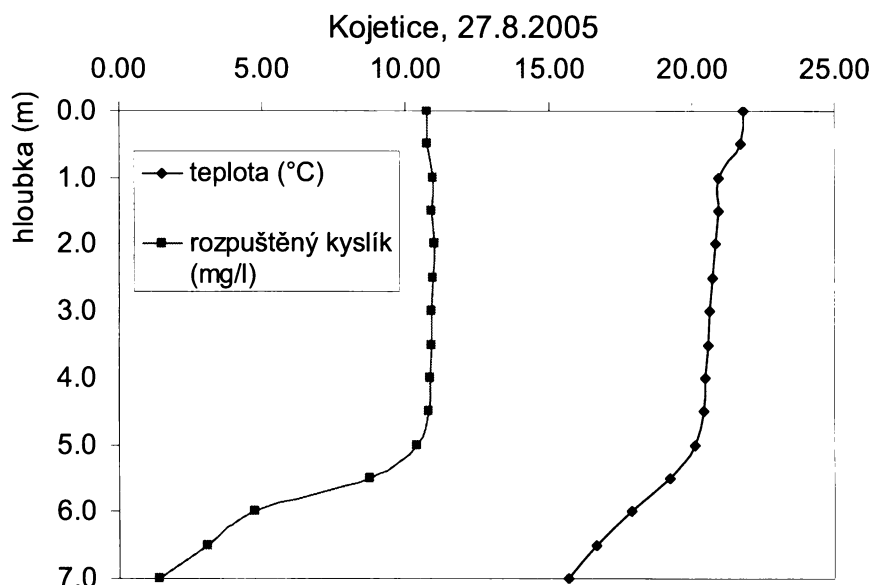
Meteorologická stanice	Nadmořská výška	Zeměpisné souřadnice		Průměrná teplota vzduchu (rok, °C)					Úhm srážek (mm)					
		severní šířka	východní délka	2002	2003	2004	2005	2006	2002	2003	2004	2005	2006	
(m)	(m)													
Praha, Karlov	261	50° 04' 03"	14° 25' 07"	10,7	10,6	10,3	10,2	10,7	625,3	255,5	399,2	437,6	396,9	
Praha, Ruzyně	364	50° 06' 03"	14° 15' 28"	9,3	9,0	8,6	8,5	9,1	679,8	308,1	488,3	498,5	463,6	

zdroj: Český hydrometeorologický ústav (<http://www.chmi.cz/>)

Obr. 2-3: Roční průměrné teploty a roční úhrny srážek dvou nejbližších stanovišť Českého hydrometeorologického ústavu

Poměrně členité dno mělo v určitých místech hlubší prolákliny. Této skutečnosti jsme si všimli až během pokročilejších fází výzkumu, čemuž mohou v konečných výsledcích odpovídat různé uváděné hloubky. Nádrž ležela pod úrovní okolní roviny, vítr neměl na míchání vodního sloupce téměř žádný vliv.

Na lokalitě se přes léto vždy vyvinula teplotní stratifikace. Hladinová teplota byla v době výskytu medúzek v létě vyšší než 20 °C a klesala směrem ke dnu na cca 16 °C, termoklina byla obvykle v hloubce 6 m. Množství rozpuštěného kyslíku přesahovalo u hladiny 8 mg l<sup>-1</sup>, asi 1 m nade dnem docházelo k poklesu saturace a u dna k anoxii. Průměrná koncentrace chlorofylu *a* byla 2,6 µg l<sup>-1</sup>, průměrná hodnota pH u hladiny 8,0 a u dna 6,1 (měřeno za dne). Průhlednost se většinou blížila 3,5 m. Typickou kyslíkovou a teplotní stratifikaci znázorňuje graf na obr. 2-4.



Obr. 2-4: Vertikální profil studované lokality (typická teplotní a kyslíková stratifikace)

Medúzky na lokalitě koexistovaly s rybami (hojně např. okoun, plotice), zejména v noci jsme pozorovali značná množství rybiho potěru u hladiny. Hojně se v bývalém kamenolomu vyskytoval také rak pruhovaný (*Orconectes limosus*). V litorálu nádrže se lokálně vyskytoval slabý porost rákosu. Výskyt jiných vodních rostlin jsme nezaznamenali. V zooplanktonu obvykle dominovaly drobné perloočky *Ceriodaphnia quadrangula* a *Bosmina longirostris*, větší perloočky *Diaphanosoma* sp. se vyskytovaly pouze po krátkou část sledovaného období. Poměrně početnými skupinami, alespoň v některých částech roku, byli také vířníci (hlavně r. *Kellicottia*) a klanonožci (*Eudiaptomus gracilis*). Fytoplankton byl zastoupen hojně obrněnkami (zejména *Ceratium hirundinella*), ze skupiny zelených řas se vyskytovaly v nádrži například *Desmodesmus communis* a *Chlorella* sp.

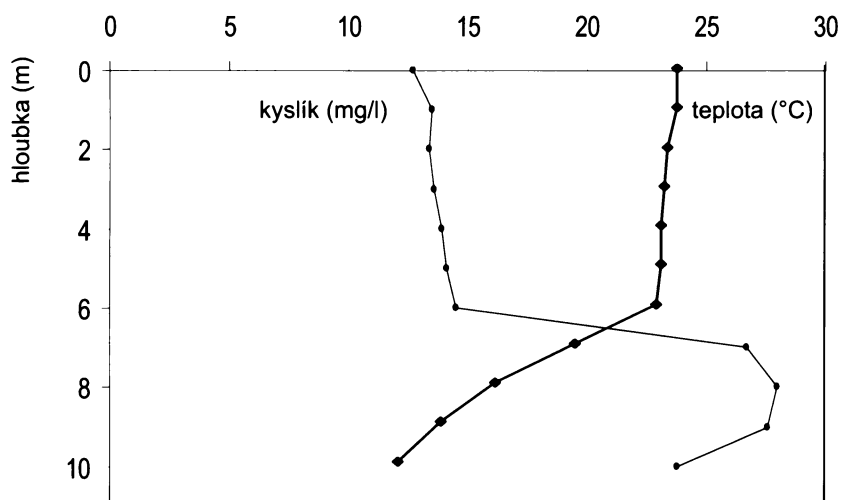
Kromě kamenolomu se migrující medúzky pravidelně vyskytovaly také v bývalé pískovně (cca 400 x 250 m, maximální hloubka 16 m; obr. 2-5) v Polabí, Čečelicích (okres Mělník, GPS: N50 16.654, E014 38.619, 180 m n. m.). Tato oblíbená potápěčská lokalita byla využívána i rekreačně, medúzky se zde vyskytovaly již v 80. letech 20. stol. (Maťák 1987).



Obr. 2-5: Bývalá pískovna (autor fotografie: Adam Petrušek); průměrná hloubka lokality byla 14 m

Kromě ryb se v této oligotrofní nádrži vyskytovali i bezobratlí predátoři (*Chaoborus*, *Leptodora*), z limnologických parametrů stojí za zmínku výskyt kyslíkového metalimnetického maxima (viz graf na obr. 2-6), kyslíku byl vždy dostatek i u dna. V této lokalitě jsme pouze sledovali DVM medúzek a zooplanktonu, a to jen první rok našeho výzkumu. Pískovna se začala počátkem r. 2004 zavážet, v dalším výzkumu jsme zde bohužel nemohli pokračovat.

Čečelice: teplotní a kyslíkový profil 28.8.2003



Obr. 2-6: Teplotní a kyslíková stratifikace v bývalé pískovně; vertikální profil byl měřen jen do hloubky 10 m

Základní charakteristiky obou výše uvedených lokalit shrnuje tabulka na obr. 2-7.

lokalita, datum	max. hl. (m)	teplota (°C)		termoklina (m)	rozp. kyslík (mg l <sup>-1</sup> )		průhlednost (m)
		hladina	dno		hladina	dno	
Kojetice, 20.7.- 22.9.2005	8,5	21,6	16,0	6	9,9	0	3,5
Čečelice, 28.- 29.8.2003	16	23,0	8,7	7	11,2	? (22,7 v hl. 10 m)	5
Pokud je u lokality uveden rozsah dat, hodnoty v tabulce jsou průměry vypočítané ze všech měření.							

Obr. 2-7: Základní charakteristiky obou nádrží, kde se medúzky vyskytovaly

### 3. Metody

Metodika výzkumu se postupně vyvíjela od prvotního mapování lokalit a předběžných pozorování po detailně naplánované celodenní akce. První rok jsme se na „medúzkových lokalitách“ potápěli s dýchacími přístroji a pozorovali, jak se medúzky chovají. Již tehdy nás napadlo, že vzhledem k náchylnosti těchto živočichů (jejich jemná rosolovitá tkáň obsahuje až kolem 99% vody; Jankowski 2000, Dunham 1942) bude potřeba *in situ* sledování a další metody výzkumu důkladně promyslet.

#### Pracovní plán terénní části výzkumu

Práce v terénu (7 různých sledovaných dnů: 15.9.2004, 20.8., 27.8., 14.9., 5.10., 21.10.2005 a 29.8.2006) obvykle spočívala ve třech krocích: 1.) měření základních limnologických parametrů nádrže (teplota, kyslíková saturace, průhlednost atd.), 2.) odběrech zooplanktonu a 3.) pozorování DVM medúzek *in situ*. Limnologická měření jsme prováděli za dne, odběry zooplanktonu a sledování DVM medúzek ve dne (13 hod. středoevropského času  $\pm$  2 hodiny) i v noci (0 hod. SEČ  $\pm$  2 hodiny). Důkladná však byla celodenní pozorování, kdy jsme měření limnologických parametrů nádrže provedli ve dne i v noci a odběry zooplanktonu a sledování medúzek *in situ* jsme prováděli ve čtyř až pěti hodinových intervalech. Tyto intervaly byly stanoveny tak, aby rovnoměrně pokryly celou část dne a současně, aby byly zachyceny rozdíly v distribuci organismů v poledne a o půlnoci.

#### Limnologická měření

Vertikální profil vodního sloupce (od hladiny po dno v 0,5 m intervalech) jsme proměřovali víceparametrovou sondou YSI 650 MDS, jež umožnila současný záznam teploty, kyslíkové saturace a pH. Průhlednost jsme měřili Secchiho deskou o průměru 0,34 m. Vzorky pro stanovení koncentrace chlorofylu byly odebírány Van Dornovým sběračem nebo přímo během potápění plastickými lahvemi (100 ml) ze třech hloubek, obvykle z hladiny, 3 a 5 m. Ihned po odběru byly vzorky zpracovány tlakovou filtrací pomocí injekční stříkačky (50 ml) s připojeným držákem kotoučků filtračního papíru ze skleněných vláken (Whatman GF/C). K samotnému stanovení (fluorimetrická mikrometoda stanovení chlorofylu analýzou sestonu zachyceného na kotoučcích filtru podle Fott a kol. 1999) došlo do několika týdnů, filtry byly skladovány při teplotě  $-20$  °C.

#### Odběry a počítání zooplanktonu

Zooplankton jsme odebírali Schindlerovým sběračem (rozměry 0,25x0,25x0,45 m, objem 28 l, síť s oky o průměru 40  $\mu$ m) většinou z hloubek odpovídajícím epi-, meta- a (pokud to bylo možné, viz kap. „Lokalita“) hypolimniu. Ihned po odběru byl každý vzorek zafixován 40% roztokem formaldehydu na výslednou koncentraci 4%. V době silně rozvinuté

medúzkové populace se často podařilo společně se zooplanktonem odebrat i několik medúzek najednou. Pokud se tak stalo, byly medúzky v laboratoři ze vzorků vyjmuty tak, aby nedošlo k současnému odstranění jiných planktonních živočichů.

Zooplankton jsme počítali obvyklou metodou (viz např. Harris a kol. 2000), která spočívá v kvantitativním převodu vzorku do známého objemu. Počítání jsou pak jedinci v podílu ze vzorku. 95%-ní konfidenční intervaly ( $CL_{95}$ ), vyjadřující procentuální chybu počítání, se pak vypočítávají z celkového počtu spočítaných jedinců ( $n$ ):

$$CL_{95} [\%] = \pm 2x (100/\sqrt{n})$$

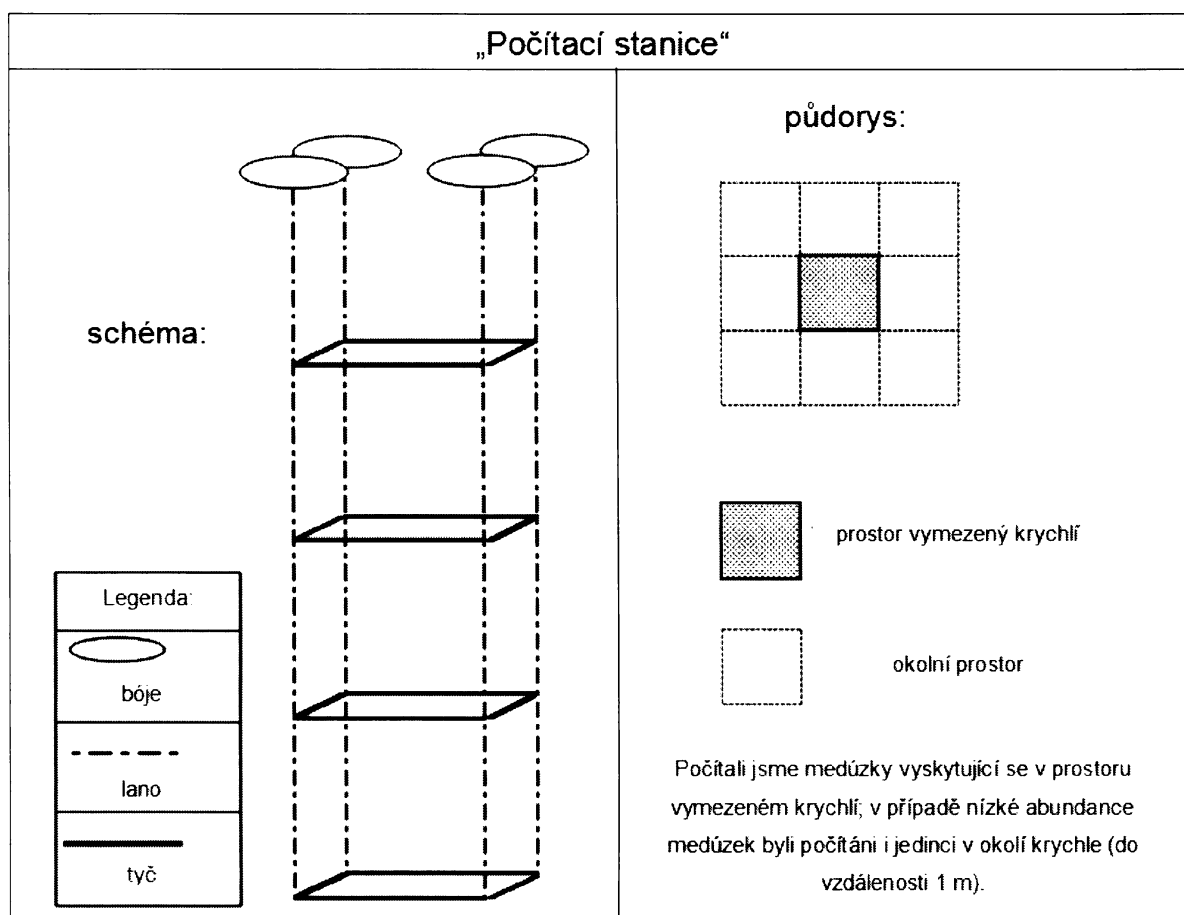
Z rovnice vyplývá, že např. pro  $n=100$  (= minimální počet jedinců, kterého jsme vždy docílili; obvykle jsme napočítali 200-400 jedinců) je chyba stanovení rovna 20%. Vzhledem k ostatním zdrojům variability je tato chyba počítání podle Harrise a kol. (2000) obecně považována za přijatelnou.

Zooplankton jsme počítali pod převráceným mikroskopem (Nikon Diaphot 200) v počítacích komůrkách kruhového průřezu. Komůrky funkčně odpovídaly Sedgwick-Rafterově komůrce.

### **Pozorování DVM medúzek *in situ***

DVM medúzek jsme sledovali přímo ve vodním prostředí, a to buď současně s odběry zooplanktonu nebo krátce po nich. Metodu pro *in situ* sledování medúzek popsali již Deacon a Haskell (1967): Potápěči vynášeli podél lana zavěšeného na bóji od dna k hladině obruč o průměru 0,46 m vymezející vodní sloupec, v němž byly medúzky počítány. Lano bylo opatřeno uzly vymezejícími hloubkové intervaly, v nichž potápěči zaznamenávali počet medúzek na plastové tabulky grafitovou tužkou. Tuto metodu jsme po menší úpravě používali pouze tehdy, když byla průměrná početnost medúzek dostatečně vysoká (alespoň cca 10 ind.  $m^{-3}$ ). Úprava metody spočívala a) v použití obruče o větším průměru (0,67 m), b) ve volbě nádechového potápění: poté, co jsme zjistili, že bubliny unikající z dýchacího přístroje značně ovlivňují distribuci medúzek, rozhodli jsme se akvalung nepoužívat.

Pro počítání medúzek o nižší abundanci jsme vyvinuli vlastní metodu: ze závitových tyčí byly sestaveny čtyři čtverce (délka strany 1 m), které jsme v rozích napojili nad sebe 1 m dlouhými lany. Celá konstrukce byla zavěšena na čtyřech bójích dalšími lany o délce 1 m, čímž jsme získali stabilní a snadno přenositelnou počítací stanici (čtyři nad sebou napojené krychle; obr. 3-1). Počítali jsme medúzky nacházející se ve vodním sloupci vymezeném touto konstrukcí. Prostor jednoho krychlového metru jsme v každé hloubce v případě potřeby snadno rozšířili pomocí 1 m dlouhé tyče, s kterou bylo možné počítací stanici obeplout a vymežit definované okolí „počítací stanice“ - propočítávaný objem v jedné vrstvě se tak zvýšil až na 9  $m^3$ .



Obr. 3-1: Konstrukce, kterou jsme používali pro záznam medúzek *in situ*

Místa, kde byly medúzky v nádrži počítány, jsme vybírali ve všech případech do jisté míry náhodně. Za dostatečnou míru náhodného výběru jsme považovali patnáctivteřinové aktivní plavání mezi jednotlivými sledovanými místy, kterých bylo při každé sérii počítání deset. Při aktivním přesunu jsme se nedívali pod hladinu. Úplná nahodilost vybraných míst byla narušena tím, že jsme se snažili zaznamenat DVM medúzek v co největší pelagické části lokality.

### Odchyt medúzek

Teprve s rozvojem metodik odlišných od běžných síťových odběrů bylo možné blíže studovat chování rosolovitých planktonních živočichů mimo jejich přirozené prostředí (souhrn metodik viz Raskoff a kol. 2003). Jsou díky své jemné tělní stavbě snadno poškoditelní. Pro laboratorní pokusy jsme lovíli medúzky plastovými lahvemi; tento šetrný způsob odchytu se osvědčil i v jiných výzkumech, např. při studiích dýchání rosolovitého zooplanktonu (Biggs 1977). Pokud jsme hodlali dále pracovat s živými medúzkami (laboratorní pokusy na chemotaktické chování), po odchytu jsme je opatrně umístili do 10 l věder plných vody z lokality přefiltrované přes 40  $\mu\text{m}$  planktonní síť (maximálně 20 jedinců na vědro).

### Rozbor žaludků medúzek

V souvislosti s hypotézou o migračním chování medúzek za účelem sledování distribuce zooplanktonu nás zajímalo, jestli je jejich příjem potravy rozdílný mezi dnem a nocí. Pro analýzu žaludků jsme odchytili 40 jedinců ve dne (12 hod. SEČ) a 40 v noci (0 hod. SEČ) v hloubkách, kde se jich vyskytovalo větší množství (ve dne mezi 3 a 4 m, v noci mezi hladinou a 1 m). Rychlost trávení medúzek se při letních teplotách vody pohybuje kolem 4-5 hodin (Spadinger a Maier 1999), záměna denní a noční kořisti byla tedy v našem případě nepravděpodobná. Ihned po odchytu jsme medúzky fixovali 4% roztokem formaldehydu.

Pro zjištění potravní skladby medúzek je možné pitvat jejich žaludky a kořist (planktonní živočichy) následně počítat pod mikroskopem (Spadinger a Maier 1999). Vzhledem k mnoha záhybům jemné tkáně na manubriu medúzek jsme se obávali, že při pitvě potenciálně přehlédneme značné množství kořisti. Proto jsme vyvinuli vlastní metodu, která umožnila rozpuštění rosolovité tkáně při současném zachování schránek korýšů, dominantní skupiny studovaných lokalit. Medúzky jsme nejprve umístili na Petriho misky opatřené čtverci milimetrového papíru. Každého jedince jsme opatrně propláchli vodovodní vodou z pipety (odstranění přichycených organismů) a vyfotografovali pro dodatečné změření velikosti analýzou obrazu. Medúzky pak byly jednotlivě umístěny do skleněných epruvet o objemu 20 ml, zality 2 ml 10% roztoku hydroxidu draselného a zahřívány 40 minut při teplotě 90 °C (10% KOH se běžně používá při zahřívání korýšů pro jejich následné prosvětlování pod mikroskopem – viz např. Dussart a Defaye 1995). Ihned po ukončení zahřívání jsme epruvetami zamíchali rychlým krouživým pohybem (cca 5 vteřin), tím došlo k úplnému rozpadu částečně rozpuštěné rosolovité tkáně medúzek. Obsah epruvet jsme rozlili na Petriho misky uzpůsobené pro počítání zooplanktonu (misky měly na spodní straně vyznačeny rovnoběžné čáry s odstupem 1 cm) a pod stereomikroskopem (Olympus SZX9) jsme určili a spočítali schránky korýšů.

Spolehlivost této metody jsme experimentálně ověřili. Test spočíval v několika fázích: 1.) Patnáct medúzek ulovených v pozdním podzimním období (teplota vody na lokalitě již nepřesahovala 18 °C) bylo důkladně opláchnuto pod vodovodní vodou a oprostěno od veškerého zooplanktonu (v manubriu i v žaludcích se nacházelo jen malé množství kořisti; medúzky při nižší teplotě vody nejsou příliš aktivní a přijímají méně potravy – vlastní pozorování). 2.) Pod stereomikroskopem bylo vybráno a zaznamenáno určité množství planktonních živočichů pro každou medúzku; vybrali jsme druhy, které s medúzkami na lokalitě koexistovaly (potencionální potrava). 3.) Medúzky byly společně se zooplanktonem dále zahřívány způsobem uvedeným v předchozím odstavci. Nakonec jsme porovnali množství planktonních živočichů napočítaných před a po zahřívání.

Metodu jsme považovali za spolehlivou, i když při jejím testování byl znatelný určitý úbytek planktonních živočichů (průměrně < 15%) napočítaných před a po zahřívání (viz



tabulka na obr. 3-2). Menší počet schránek při druhém počítání pravděpodobně odráží fakt, že při snaze o kvantitativní převod planktonu do epruvet z Petriho misek ulpívali planktonní živočichové na stěnách misek. Podobný krok se však v konečném použití metody nevyskytoval.

med. č.	"čistá" medúzka + def. množství plankton. živ. (= počty před zahříváním)						po 40 min. zahřívání při 90 °C (počítáno v náhodném pořadí)						ROZDÍL před a po zahřívání (%)																	
	Bosm.	Ceriod.	Eud.	Kellic.	naupl.	všechna kořist	Bosm.	Ceriod.	Eud.	Kellic.	naupl.	všechna kořist	Bosm.	Ceriod.	Eud.	Kellic.	naupl.	všechna kořist												
1	1	9	3	0	0	13	1	8	3	0	0	12	0,0	11,1	0,0	0,0	0,0	7,7												
2	0	8	10	2	0	20	0	7	8	2	0	17	0,0	12,5	20,0	0,0	0,0	15,0												
3	0	10	5	2	1	18	0	8	5	2	0	15	0,0	20,0	0,0	0,0	100,0	16,7												
4	0	5	7	0	0	12	0	4	5	0	0	9	0,0	20,0	28,6	0,0	0,0	25,0												
5	0	12	10	1	1	24	0	10	8	1	1	20	0,0	16,7	20,0	0,0	0,0	16,7												
6	1	5	9	0	0	15	1	5	8	0	0	14	0,0	0,0	11,1	0,0	0,0	6,7												
7	0	6	6	1	1	14	0	6	6	1	1	14	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0												
8	1	5	8	0	0	14	1	4	8	0	0	13	0,0	20,0	0,0	0,0	0,0	7,1												
9	0	7	6	0	0	13	0	5	5	0	0	10	0,0	28,6	16,7	0,0	0,0	23,1												
10	0	10	10	0	0	20	0	8	9	0	0	17	0,0	20,0	10,0	0,0	0,0	15,0												
11	0	6	13	0	0	19	0	5	10	0	0	15	0,0	16,7	23,1	0,0	0,0	21,1												
12	0	6	6	0	0	12	0	4	5	0	0	9	0,0	33,3	16,7	0,0	0,0	25,0												
13	1	12	7	0	0	20	0	10	7	0	0	17	100,0	16,7	0,0	0,0	0,0	15,0												
14	1	8	5	0	0	14	1	6	4	0	0	11	0,0	25,0	20,0	0,0	0,0	21,4												
15	0	7	12	0	0	19	0	7	12	0	0	19	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0												
	průměr: <b>16,47</b>						průměr: <b>14,13</b>						průměr: <b>14,4</b>																	
							průměrný rozdíl (%)						průměrný rozdíl (%)																	
							6,7						11,1						0,0						6,7					

Obr. 3-2: Test spolehlivosti metody pro rozbor žaludků medúzek; metoda byla testována na následujících planktonních organismech: Bosm. = *Bosmina* sp., Ceriod. = *Ceriodaphnia* sp., Eud. = *Eudiaptomus* sp., Kellic. = *Kellicottia* sp. a naupl. = naupliová stádia klanonožců

### Analýza obrazu

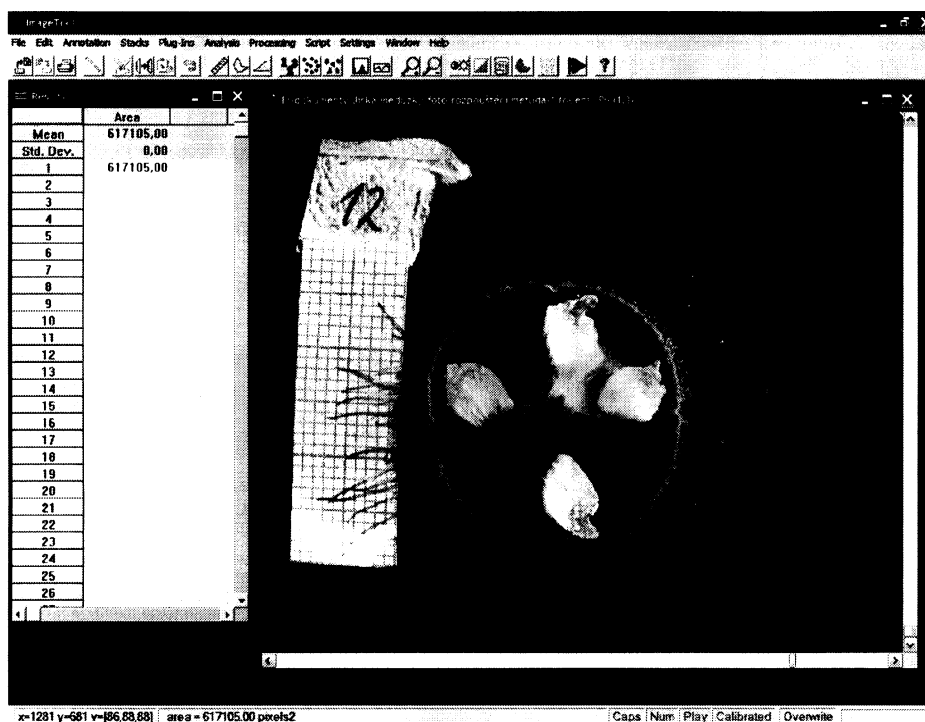
Protože s velikostí medúzek může korelovat množství ulovené kořisti (Spadinger a Maier 1999), pro vyhodnocení analýzy žaludků jsme potřebovali vědět, jestli nebyl významný velikostní rozdíl mezi medúzkami odchycenými v různých denních dobách.

Za míru velikosti medúzek jsme považovali, stejně jako např. Dodson a Cooper (1983) nebo Spadinger a Maier (1999), průměr zvonu ( $d$ , mm); ten jsme odvodili z jeho plochy. Plochu zvonu ( $S$ , mm<sup>2</sup>) jsme vypočítali z parametrů vyměřených analýzou obrazu v programu Image Tool (vyvinutém na The University of Texas Health Science Center; <http://ddsdx.uthscsa.edu/dig/itdesc.html>; obr. 3-3): plochy zvonu ( $S_z$ , px - obrazové body) a plochy  $A$  mm<sup>2</sup> milimetrového papíru ( $S_{mm}$ , px; na obrázku níže je mm papír s plochou  $A = 300$  mm<sup>2</sup>):

$$S = A \times (S_z / S_{mm})$$

Dále jsme předpokládali, že tvar obvodu zvonu je možné přirovnat ke kružnici. Průměr ( $d$ , mm) je pak roven:

$$d = 2 \times \sqrt{(S / \pi)}$$

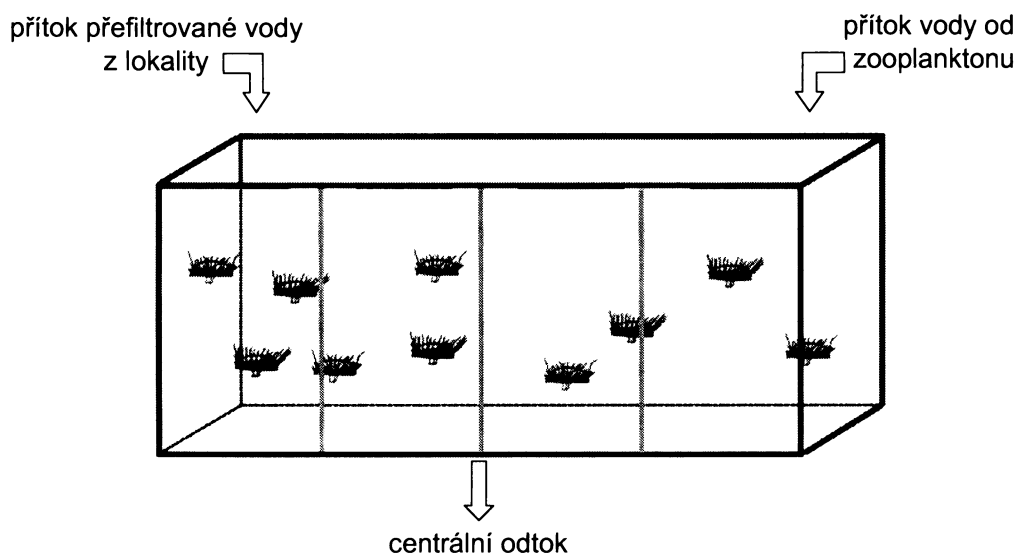


Obr. 3-3: Analýza obrazu v programu Image Tool

Pomocí této poněkud časově náročnější metody jsme eliminovali nepřesnosti, kterých bychom se dopustili prostým změřením průměrů zvonů na milimetrovém papíře. Medúzky se totiž vlivem fixačního roztoku (4% formalín) mnohdy deformují a je pak stěžší možné jejich velikost jednoduše určit (vlastní pozorování).

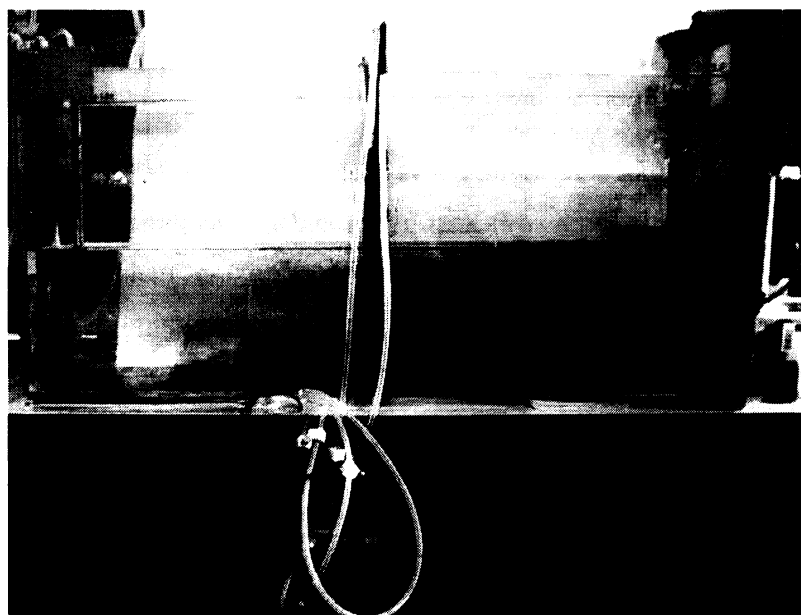
### Laboratorní pokus: test pozitivní chemotaxe medúzek

Pro zjištění, jestli medúzky následují svou kořist bez její fyzické přítomnosti, jsme se inspirovali experimentem M. N. Arai (1991). Ta dělala pokus s medúzami rodů *Aurelia* a *Aequorea*. Použito bylo akvárium s bočními přítoky a centrálním odtokem, vytvořil se tak gradient koncentrace látek charakterizujících přítomnost nauplii žábřonožek r. *Artemia* držených v oddělené části akvária. Vytvořili jsme podobné experimentální zařízení (obr. 3-4), přičemž přítok a odtok, založený na systému samospádu, jsme regulovali výškou umístění nádob s používanou vodou a případným přiškrcením hadiček vedoucích vodu.



Obr. 3-4: Experimentální akvárium: schéma

Vytvoření chemického gradientu jsme otestovali vizuálně použitím roztoku manganistanu draselného (obr. 3-5).



Obr. 3-5: Experimentální akvárium: test vytvoření chemického gradientu

Rychlost postranních přítoků (dohromady  $0,49 \text{ l min}^{-1}$ ) a centrálního odtoku ( $0,83 \text{ l min}^{-1}$ ) byla dostatečně nízká na to, aby distribuce medúzek v akváriu nebyla ovlivněna prouděním. Pro pokus jsme používali buď odstátou vodovodní vodu, která byla minimálně 24 hodin provzdušňována kompresorem, nebo vodu z lokality (přefiltrovanou přes  $40 \mu\text{m}$  planktonní síť) naředěnou odstátou vodovodní vodou v poměru 1:1. Medúzky jsme nechali v laboratoři aklimatizovat vždy alespoň jeden den. Všechny pokusy jsme provedli nejdéle do pátého dne od odchyty jedinců, abychom předešli jejich špatnému fyziologickému stavu. Po tuto dobu medúzky nebyly krmeny. Nabízená potrava, zooplankton odebraný v kamenolomu z hloubky 5 m, byla nakoncentrována na cca dvanáctinásobné množství oproti denzitě v nádrži (4x odběr Schindlerovým sběračem do 10 l vody z lokality, přefiltrované přes  $40 \mu\text{m}$  planktonní síť). Zooplankton jsme v laboratoři drželi v kompresorem provzdušňovaných nádobách, výraznější úmrtnost jsme nepozorovali. Teplota vody u medúzek, zooplanktonu a během pokusu odpovídala teplotě v laboratoři, vždy se pohybovala kolem  $22 \text{ }^\circ\text{C}$ .

Samotný pokus se skládal ze čtyř fází: I: deset medúzek jsme opatrně přemístili do akvária a nechali je jednu hodinu přivykat novému prostředí; II: v akváriu jsme spustili průtok vody (stejně vody, která byla v akváriu) a 10 min. medúzky nechali přivykat na vzniklé proudění; III: přitékající vodu jsme na jedné straně akvária zaměnili za vodu, v které byl držen zooplankton; průtok trval dalších 10 min.; IV: přítoky i odtok jsme zastavili.

Ve všech fázích jsme zaznamenávali změnu distribuce medúzek v jednotlivých čtvrtinách akvária, vždy v dvouminutových intervalech po dobu deseti minut (ve fázi I v posledních deseti minutách aklimatizace, ve fázi IV v prvních deseti minutách od zastavení průtoku). Pokus jsme provedli za přirozeného denního světla, ale i v noci, kdy jsme jako zdroj osvětlení pro sledování použili červené žárovky (předpokládáme, že červené světlo medúzky nevnímají, podobně jako mnoho mořských bezobratlých: viz např. Weiss a kol. 2006).

#### **Laboratorní pokus: vliv teploty na pohybovou aktivitu medúzek**

Vliv teploty na pohybovou aktivitu medúzek (frekvenci pulzací zvonu) jsme zkoumali pouhým poměrně rychlým snížením teploty vody, v které byly medúzky drženy. Šest medúzek bylo opatrně umístěno do seřiznutých polyethylenových lahví ( $0,6 \text{ dm}^3$ ) naplněných odstátou vodovodní vodou, pět z těchto lahví jsme dali do vodní lázně, jedna sloužila jako kontrola. Po hodinové aklimatizaci medúzek jsme vodní lázni nechali protékat vodu z chladicího zařízení (Teco RA 680), teplotu jsme postupně snižovali (z  $20$  na  $5 \text{ }^\circ\text{C}$  po pětistupňových krocích) vždy po záznamu aktivity medúzek při požadované teplotě. K dosažení těchto teplot došlo obvykle po 20 minutách od jejich nastavení na chladícím zařízení. Po ukončení pokusu jsme průtok vody chladícím zařízením zastavili, teplota vodní

lázně se pak postupně blížila teplotě v laboratoři. Druhý den (po 16 hodinách) jsme opět zaznamenali aktivitu medúzek.

## 4. Vyhodnocení dat a výsledky

### 4.1. Vyhodnocení dat

S ohledem na pravděpodobné narušení normality dat jsem pro vyhodnocení výsledků použil většinou neparametrické statistické metody. Veškeré výpočty byly provedeny v programu NCSS and PASS 2001.

Diurnální vertikální migrace medúzek i zooplanktonu jsem hodnotil jako změny distribuce obou skupin mezi dnem a nocí. Za měřítko průměrné hloubky vertikální distribuce jsem považoval průměr sledovaných hloubek vážený početností sledovaných skupin („*Weighted Mean Depth*“ - WMD; viz např. Osgood a Frost 1994, Ramos-Jiliberto a kol. 2004, Rodriguez a kol. 2006, Bezerra-Neto a Pinto-Coelho 2007).

WMD se vypočítává podle rovnice:

$$\text{WMD} = (\sum C_i Z_i) / \sum C_i, \text{ kde}$$

$C_i$  = početnost sledované skupiny v  $i$ -té hloubce (medúzky: ind.  $1 \text{ m}^{-3}$  nebo ind.  $10 \text{ m}^{-3}$ , zoopl.: ind.  $\text{dm}^{-3}$ )

$Z_i$  = střed sledované hloubky (m)

WMD medúzek v dalším textu zkracuji na  $\text{WMD}_{\text{med.}}$ , WMD zooplanktonu na  $\text{WMD}_{\text{zoopl.}}$  a pod.; jako český ekvivalent budu dále používat termín „*průměrná distribuční hloubka*“.

Rozdíl mezi denní ( $\text{WMD}_{\text{den}}$ ) a noční ( $\text{WMD}_{\text{noc}}$ ) průměrnou distribuční hloubkou je mírou amplitudy vertikálních migrací a může být kladný (migrace směrem k hladině v noci) nebo záporný (reverzní vertikální migrace). Je-li rozdíl mezi  $\text{WMD}_{\text{den}}$  a  $\text{WMD}_{\text{noc}}$  průkazný (Kolmogorov-Smirnovův test) nebo dosahuje-li amplituda DVM určité minimální hloubky, lze vertikální migrace považovat za významné (Irigoiien a kol. 2004, Rodriguez a kol. 2006, Bezerra-Neto a Pinto-Coelho 2007). Z vypočítaných WMD lze dále posoudit, jestli je distribuce migrujících organismů podobná. Zajímalo mě, jestli medúzky významně sledují distribuci zooplanktonu. Pro vyhodnocení závislosti  $\text{WMD}_{\text{med.}}$  a  $\text{WMD}_{\text{zoopl.}}$  jsem spočítal jejich vzájemnou korelaci (Pearsonův korelační koeficient; Rodriguez a kol. 2006). Průměrné distribuční hloubky jsem pro tento účel u obou skupin počítal ze stejných hloubek, výpočet  $\text{WMD}_{\text{zoopl.}}$  jsem navíc omezil pro hloubky nad termoklinou. Rozhodl jsem se pro takový postup z toho důvodu, aby data obou skupin měla při statistickém vyhodnocování stejnou váhu (zatímco data o DVM medúzek byla získána z celého vodního sloupce, zooplankton jsme odebírali většinou pouze ze čtyř hloubek). Omezení výpočtu  $\text{WMD}_{\text{zoopl.}}$  pro hloubky nad termoklinou jsem považoval za spravedlivý krok zohledňující omezený rozsah DVM medúzek, pro které termoklina pravděpodobně představuje spodní hranici migrací.

Rozdíl v příjmu potravy medúzek mezi dnem a nocí jsem vyhodnotil podle Spadingera a Maiera (1999). Nejprve jsem zjistil, jestli je významný rozdíl ve velikosti jedinců

odchycených ve dne a v noci a jestli je průkazná korelace (Spearmanův korelační koeficient) mezi velikostí medúzek a počtem jedinců kořisti v žaludcích. V případě průkazné korelace bych extrapoloval množství spočítané kořisti na stejnou velikost medúzek. Samotný rozdíl v příjmu potravy jsem pak hodnotil Kruskal-Wallisovou neparametrickou analýzou variance, a to pro nejpočetnější kořist (*Bosmina*, *Ceriodaphnia*) a součet všech spočítaných planktonních živočichů.

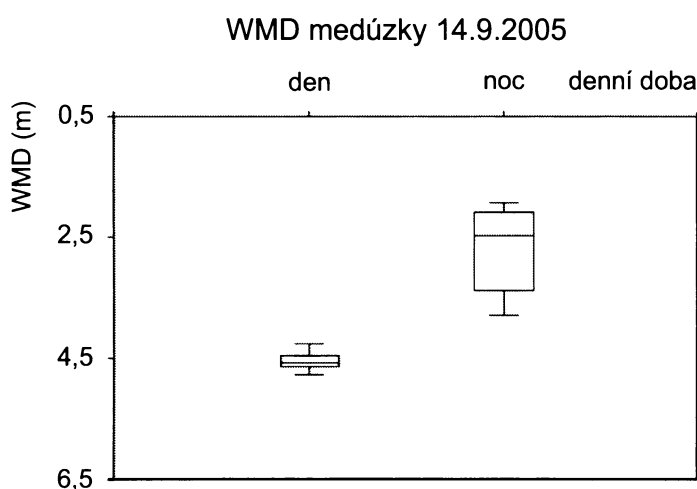
Vliv teploty na aktivitu medúzek jsem hodnotil lineární regresí, kdy jsem jako vysvětlující proměnnou zadal teplotu, vysvětlovanou proměnnou byla frekvence stažení zvonu.



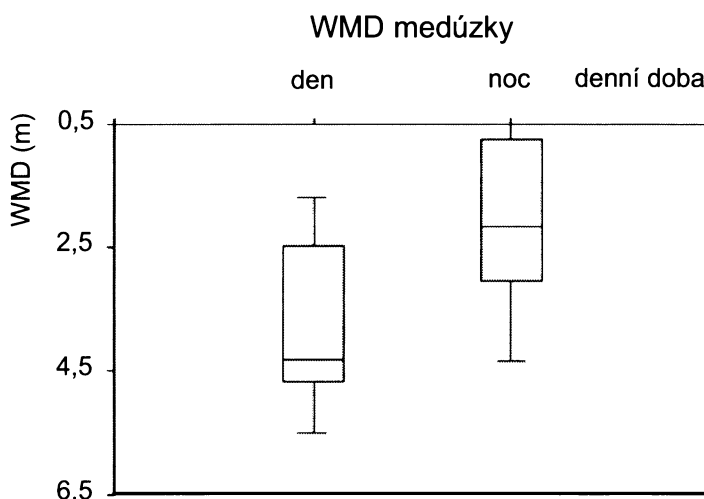
## 4.2. Výsledky

### Diurnální vertikální migrace

Distribuce medúzek byla v kamenolomu po dobu našeho pozorování (dohromady 7 různých sledovaných dnů,  $n = 130$  pozorování) ve dne vždy významně odlišná od noční distribuce ( $p < 0,01$  pro každý den i pro všechny dny dohromady). V některých případech se lišil i rozptyl distribučních hloubek v jednotlivých denních dobách – ve dne byly medúzky více koncentrovány v hlubší části epilimnia, v noci se ve vodním sloupci vyskytovaly ve větším rozsahu hloubek (obr. 4-1). Průměrná WMD (průměr ze všech sledovaných dnů) byla za dne 3,9 m, v noci dosahovala průměrné hodnoty 2,1 m (obr. 4-2). Průměrná amplituda DVM se tedy pohybovala kolem 1,8 m.

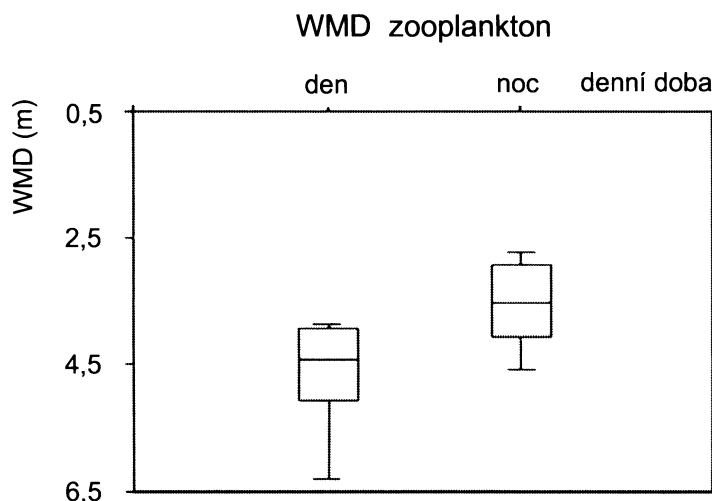


Obr. 4-1: V některých případech byl kromě samotných WMD ve dne a v noci výrazně odlišný i rozsah vertikálních distribucí medúzek – příklad ze dne 14.9.2005 ( $n = 20$  pozorování); znázorněny jsou medián, horní (25%) a dolní (75%) kvartil, min. a max. hodnota



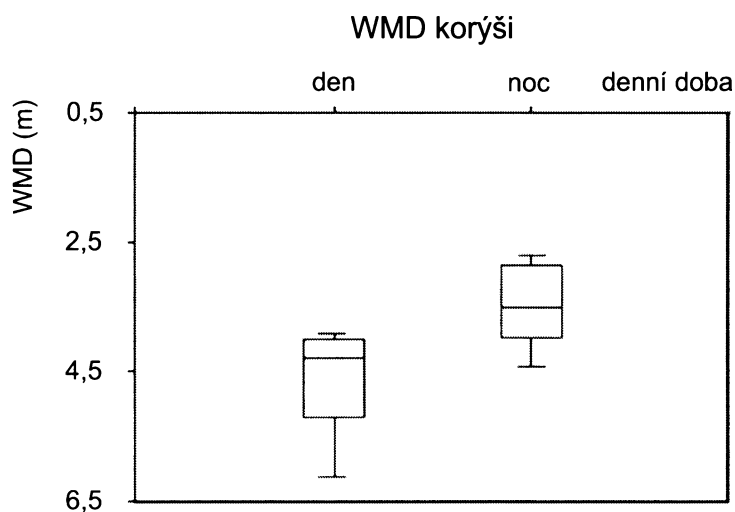
Obr. 4-2: WMD medúzek za celé sledované období ( $n = 130$  pozorování); znázorněny jsou medián, horní (25%) a dolní (75%) kvartil, min. a max. hodnota

Podobná situace se opakovala u distribuce zooplanktonu (součtu všech druhů). Pro výpočet průměrné WMD jsem vyloučil data z 28.8.2006, kdy zooplankton, jehož podíl tvořili z 97% vířníci, migroval mírně reverzně. Ve všech ostatních případech měli největší zastoupení korýši (prům. 88,5%), vířníci (9%) a ostatní planktonní živočichové (2,5%) tvořili malou část zooplanktonu. Průměry ze šesti odběrových dnů (n = 12 odběrů) pak byly: WMDden = 4,6 m, WMDnoc = 3,5 m, amplituda = 1,1 m (Obr. 4-3). V tomto případě jsem ovšem nemohl nulovou hypotézu (WMDden = WMDnoc) na 5%-ní hladině významnosti zamítnout ( $p = 0,14$ ).



Obr. 4-3: WMD zooplanktonu za celé sledované období (n=12 odběrů); znázorněny jsou medián, horní (25%) a dolní (75%) kvartil, min. a max. hodnota

Průkazné ( $p = 0,026$ ) však byly migrace samotných korýšů (nejpočetnější byly perločky *Ceriodaphnia quadrangula* a *Bosmina longirostris*; průměrné zastoupení v zooplanktonu = 80% oba druhy dohromady): WMDden = 4,6 m, WMDnoc = 3,4 m; amplituda = 1,2 m (Obr. 4-4; opět průměry ze šesti odběrových dnů, n = 12 odběrů).

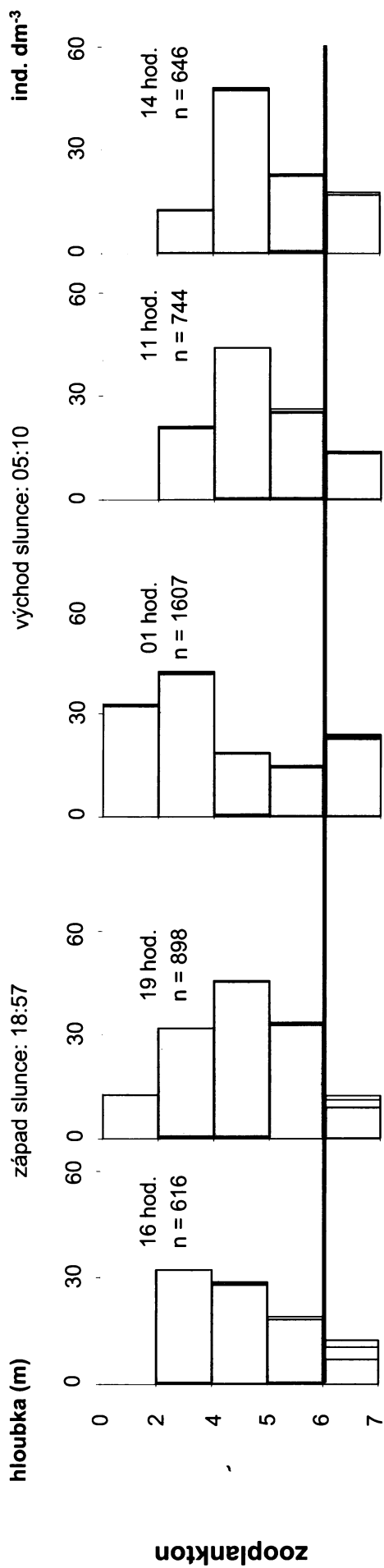
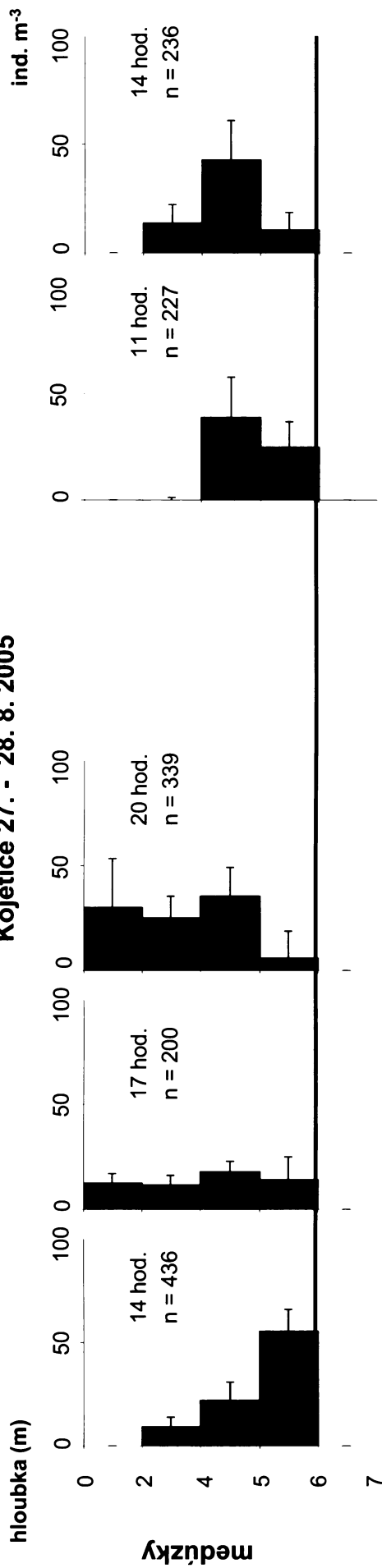


Obr. 4-4: WMD korýšů za celé sledované období (n=12 odběrů); znázorněny jsou medián, horní (25%) a dolní (75%) kvartil, min. a max. hodnota

O celkovém průběhu diurnálních vertikálních migrací nejlépe vypovídají celodenní pozorování (27.-28.8.2005 - obr. 4-5, 14.-15.9.2005 - obr. 4-6). V grafech jsou znázorněny změny distribuce medúzek a zooplanktonu (se zvýrazněním jednotlivých planktonních skupin). Je patrné, že se obě skupiny nevyskytovaly přes den u hladiny, zatímco večer a v noci tomu bylo naopak. Medúzky navíc plavaly do svrchních vrstev vodního sloupce již v podvečerních hodinách a nikdy neopouštěly spodní hranici epilimnia.

V jednom z celodenních pozorování (28.-29.8.2006) migrovaly medúzky s nezvykle nízkou amplitudou. U hladiny byl jejich počet v porovnání s ostatními hloubkami vždy, i v noci, mnohem menší (obr. 3-7). Zooplankton, jehož podíl tvořili téměř výhradně (97%) vířníci, migroval mírně reverzně.

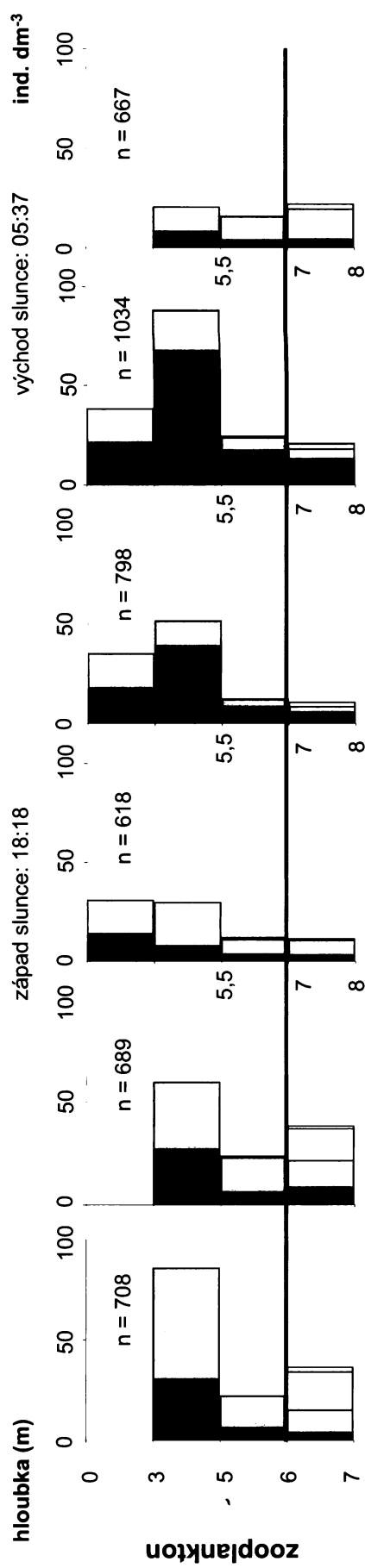
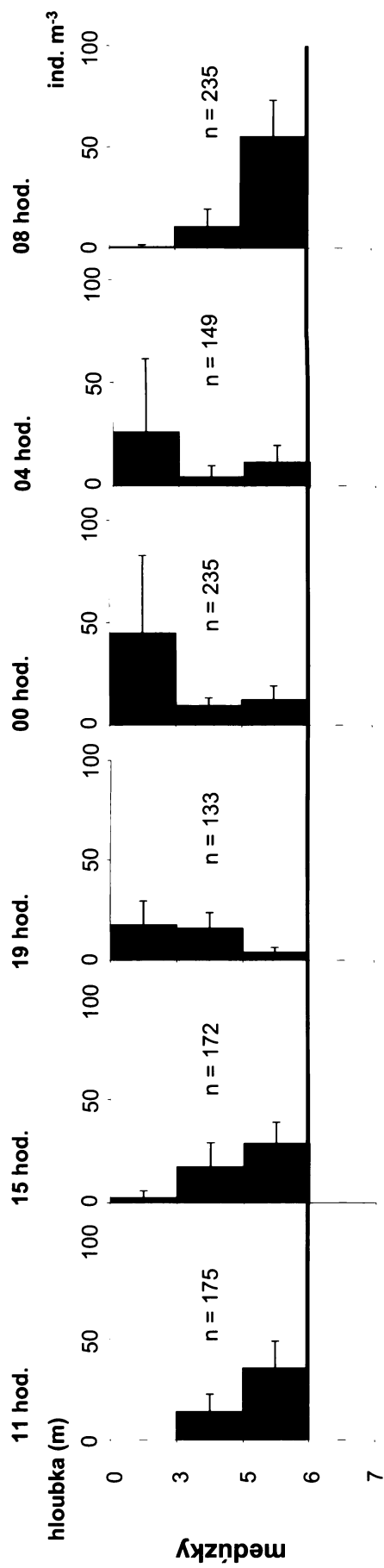
Kojetice 27. - 28. 8. 2005



— termoklina ■ *Bosmina longirostris* □ *Ceriodaphnia quadrangula* □ vířníci □ naupliová a kopepoditová stádia klanonožců

Obr. 4-5: Celodenní záznam DVM medúzek (horní řada grafů) a zooplanktonu (dole): grafy vyjadřují průměrné hodnoty, u medúzek je navíc znázorněna variabilita počtů směrodatnou odchylkou; n = celková množství napočítaných jedinců, všechny doby jsou uvedeny ve středoevropském času

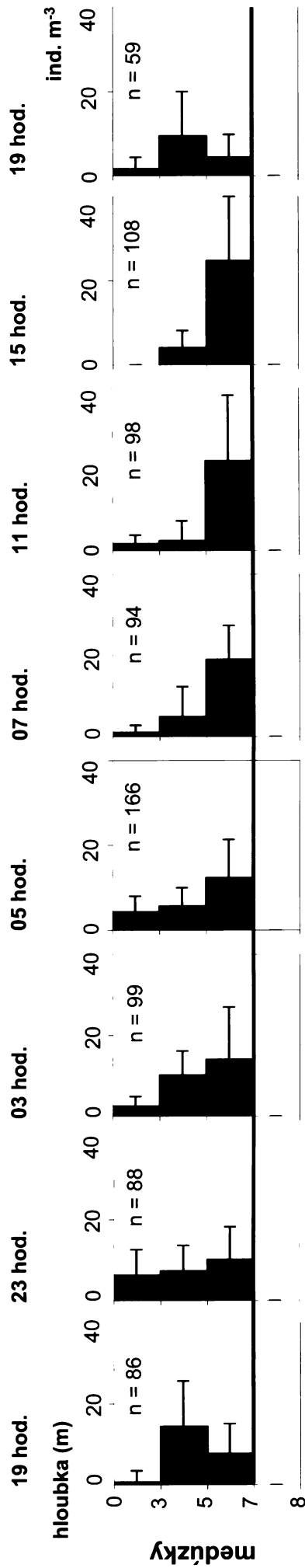
Kojetice 14. - 15. 9. 2005



— termoklina ■ *Bosmina longirostris* □ *Ceriodaphnia quadrangula* □ vířníci □ naupliová a kopepditová stádia klanonožců

Obr. 4-6: Celodenní záznam DVM medúzek (horní řada grafů – průměry + směrodatné odchylky) a zooplanktonu (dole, průměry): n = celkové množství napočítaných jedinců, všechny doby jsou uvedeny ve středoevropském čase; zooplankton jsme od 19 hod. odebrali z hlubšího místa nádrže (7 m), kde bylo možné získat hypolimnetické vzorky

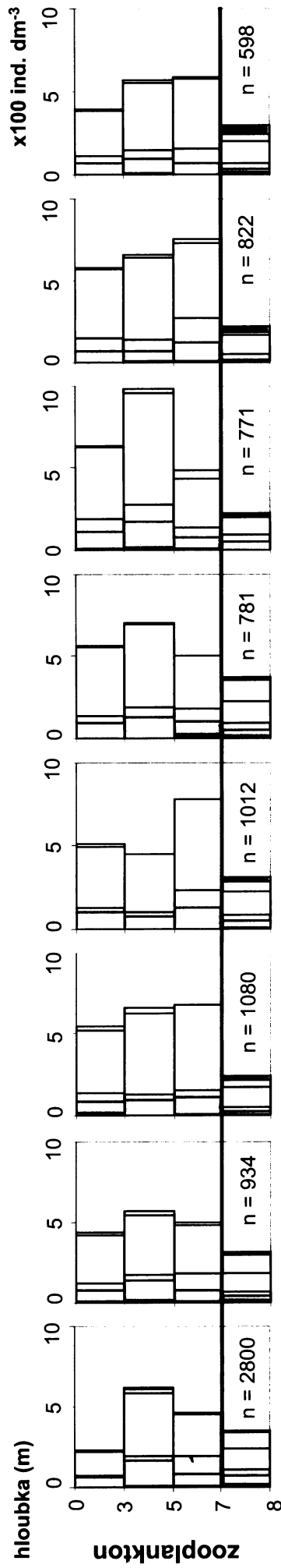
Kojetice 28. - 29.8. 2006



západ slunce: 18:55

východ slunce: 05:12

západ slunce: 18:53

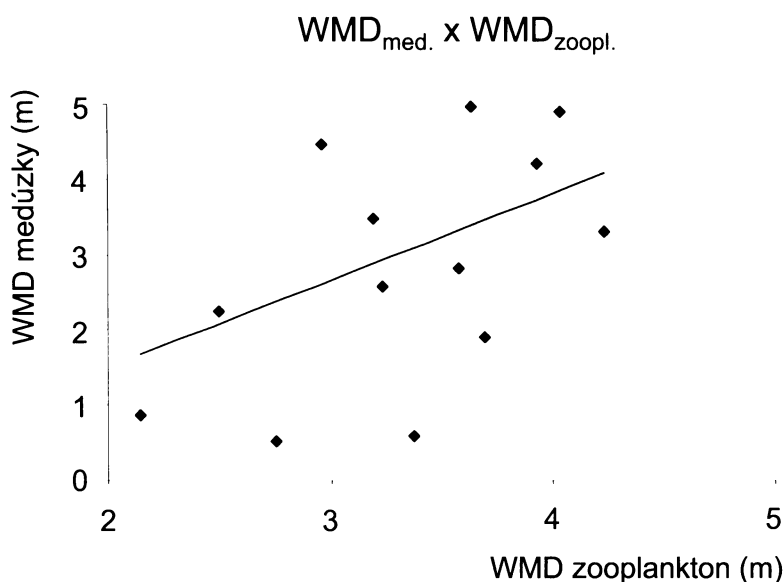


— termoklina □ *Keratella cochlearis* □ *Collotheca* □ *Kellicottia* □ *Polyarthra vulgaris* ■ koryši ■ prvoci

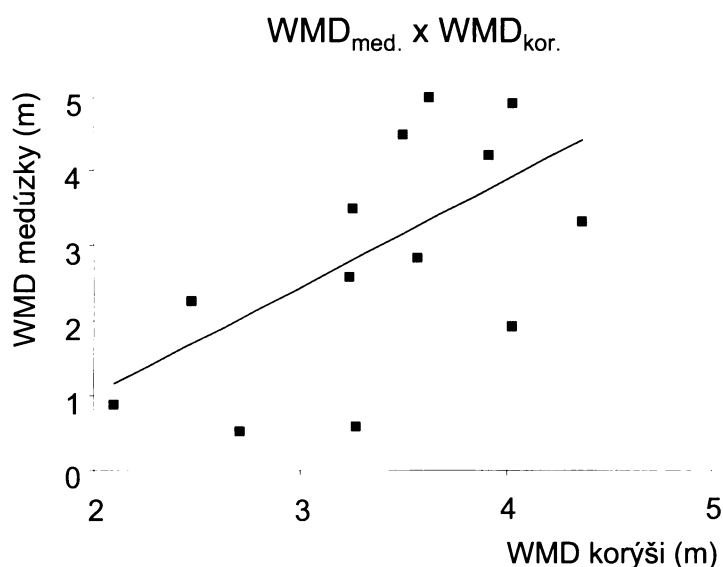
Obr. 4-7: Celodenní záznam DVM medúzek (horní řada grafů – průměry + směrodatné odchylky) a zooplanktonu (dole, průměry): n = celkové množství napočítaných jedinců, všechny doby jsou uvedeny ve středoevropském čase. V odběrovém dni tvořili vířníci 97% veškerého zooplanktonu.

### Podobnost vertikální distribuce medúzek a zooplanktonu

Podobnost vertikální distribuce medúzek a zooplanktonu (všech druhů dohromady, obr. 4-8) nebyla na 5%-ní hladině významnosti průkazná ( $r = 0,43$ ,  $p = 0,13$ ). Průkazná ( $r = 0,56$ ,  $p = 0,039$ ) ale byla korelace mezi WMD medúzek a WMD korýšů (obr. 4-9).  $WMD_{med.}$ ,  $WMD_{zoopl.}$  a  $WMD_{kor.}$  jsou průměrné distribuční hloubky z jednotlivých sledovaných dnů, resp. denních dob ( $n =$  dohromady 14 párů WMD, 7x  $WMD_{med.}$  + 7x  $WMD_{zoopl.}$  a  $WMD_{kor.}$  pro den a noc).



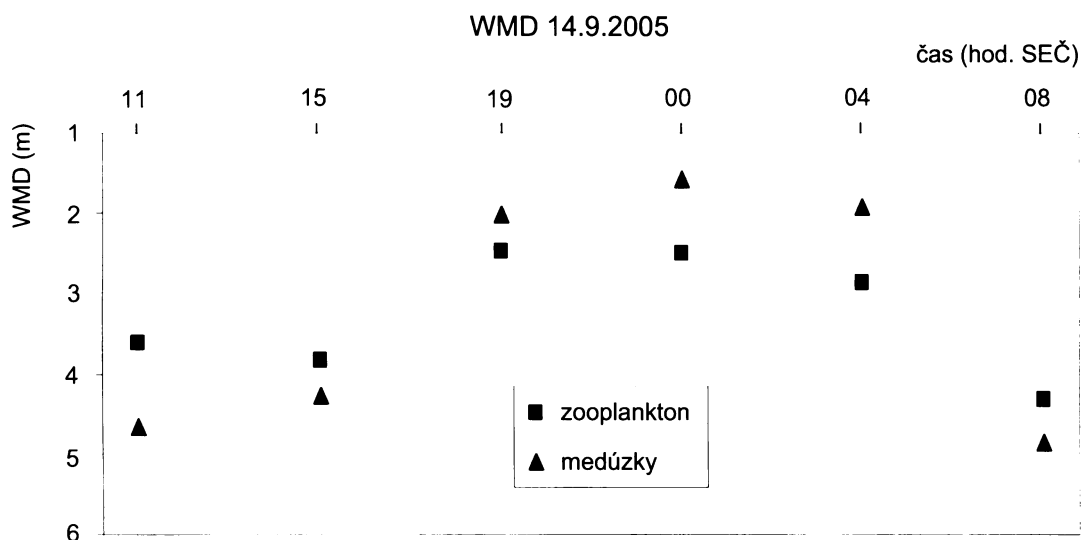
Obr. 4-8: Korelace mezi WMD medúzek a WMD zooplanktonu ( $r = 0,43$ ,  $p = 0,13$ ;  $n = 14$ )



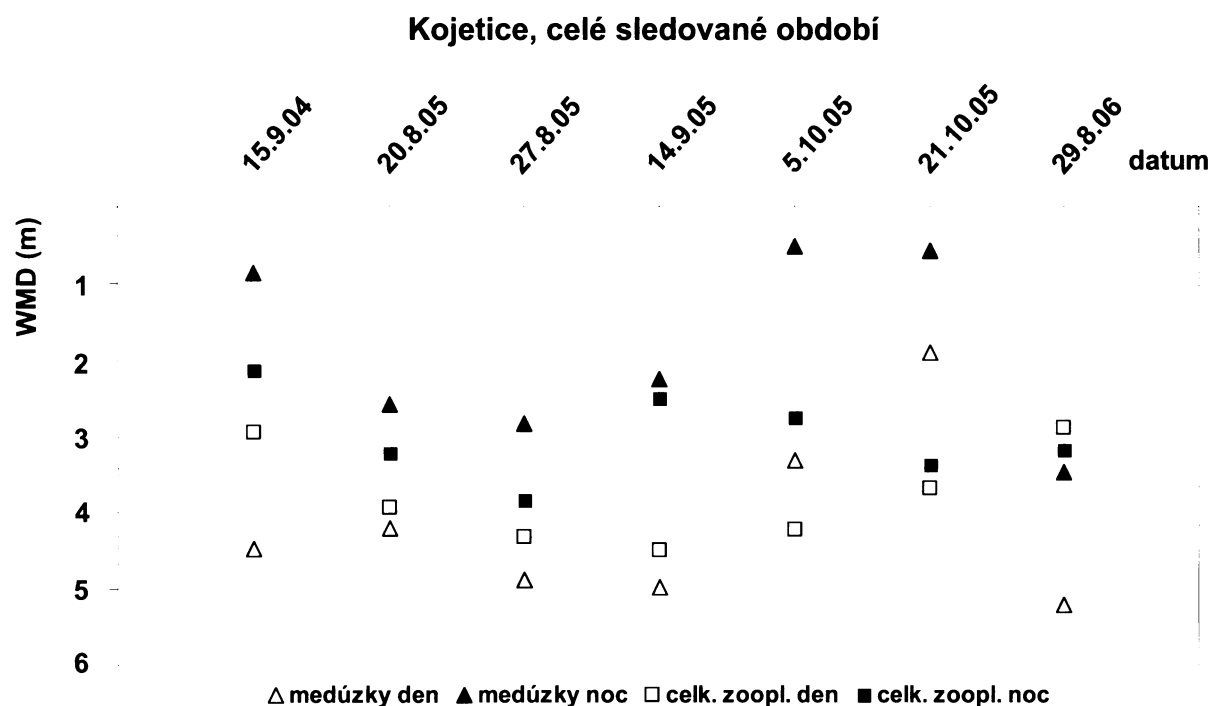
Obr. 4-9: Korelace mezi WMD medúzek a WMD korýšů ( $r = 0,56$ ,  $p = 0,039$ ;  $n = 14$ )

Průměrná distribuční hloubka medúzek by tedy byla podle Pearsonova korelačního koeficientu menší než průměrná distribuční hloubka zooplanktonu. Jak je ale patrné z obrázků 4-10 (jedno z celodenních pozorování) a 4-11 (všechny sledované dny), ve

skutečnosti medúzky ve srovnání se zooplanktonem setrávaly v menších hloubkách většinou pouze v noci, za dne byly obvykle  $WMD_{med.}$  větší než  $WMD_{zoopl.}$ .



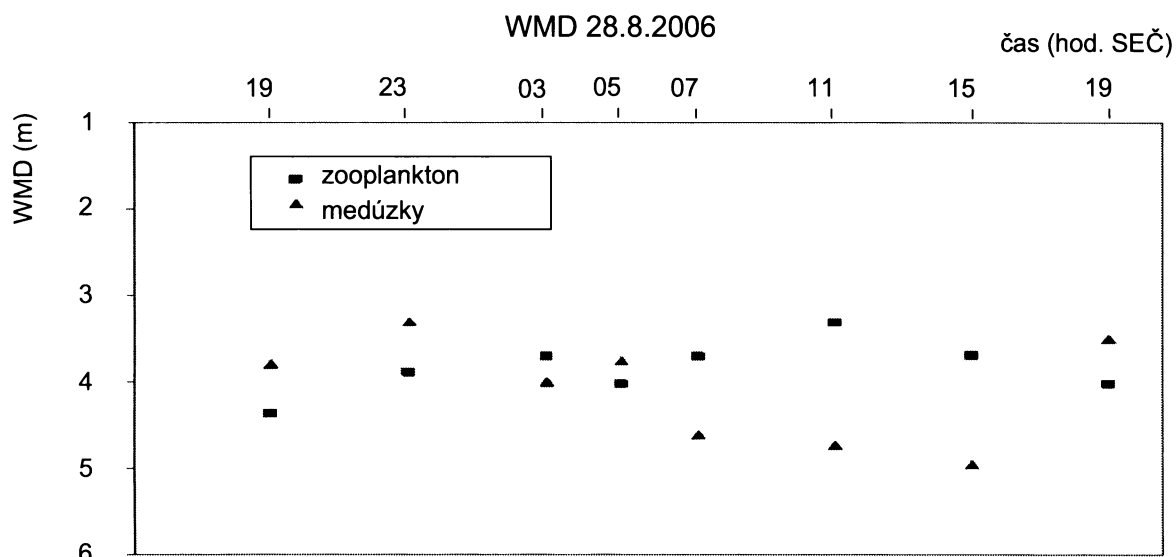
Obr. 4-10: Průběh DVM medúzek a zooplanktonu v rámci jednoho dne (změny průměrných distribučních hloubek v čase)



Obr. 4-11: DVM (resp. porovnání denních a nočních WMD) v celém sledovaném období

I v případě, kdy se v nádrži vyskytovali převážně vířníci a docházelo k mírným reverzním migracím zooplanktonu (amplituda 0,3 m), byly průměrné distribuční hloubky medúzek a zooplanktonu podobné (obr. 4-12). Medúzky setrávaly i v noci v poměrně velké hloubce ( $WMD_{noc} = 3,7$  m) a amplituda DVM byla menší než jeden metr. Podobnost  $WMD_{med.}$  a  $WMD_{zoopl.}$  byla nejvýraznější v noci.





Obr. 4-12: Porovnání WMD<sub>med.</sub> a WMD<sub>zoopl.</sub> v době, kdy zooplankton migroval s velice malou amplitudou

### Rozbor žaludků medúzek

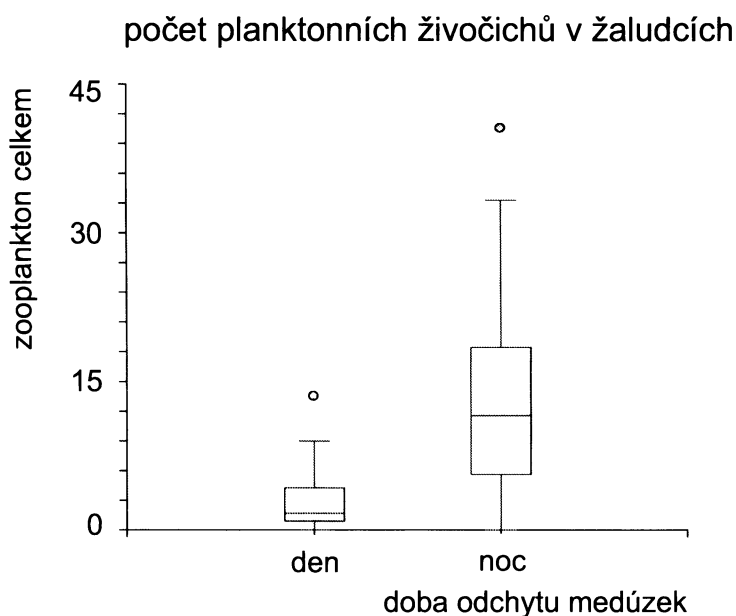
Analýzou 80 žaludků jsem zjistil, že potravu medúzek tvořily hlavně perloočky *Bosmina* a *Ceriodaphnia*, jiné druhy korýšů a drobné larvy pakomárů se v žaludcích vyskytovaly sporadicky (obr. 4-13). To není překvapující vzhledem k tomu, že oba výše zmíněné druhy perlooček byly v den odchytu medúzek (14.9.2005) dominantní (83,5%) složkou zooplanktonu nádrže; zbylou část zooplanktonu tvořila juvenilní stádia klanonožců (8%), ploštěnky a prvoci (dohromady 7%), vířníci (1%) a larvy pakomárů (0,5%).



Obr. 4-13: Podíl planktonních živočichů nalezených v žaludcích medúzek (dohromady analyzováno 80 žaludků)

Průměrný rozdíl velikostí medúzek chycených ve dne a v noci byl malý (prům.  $\pm$  směrod. odch. =  $0,95 \pm 0,38$  mm), navíc jsem neprokázal, že by velikost medúzek s počtem jedinců kořisti korelovala (pro každý druh p vždy  $>0,15$ ; pro celkové množství nalezených planktonních živočichů pak:  $r = -0,07$ ,  $p = 0,53$ ,  $n = 80$ ). V dalších výpočet jsem

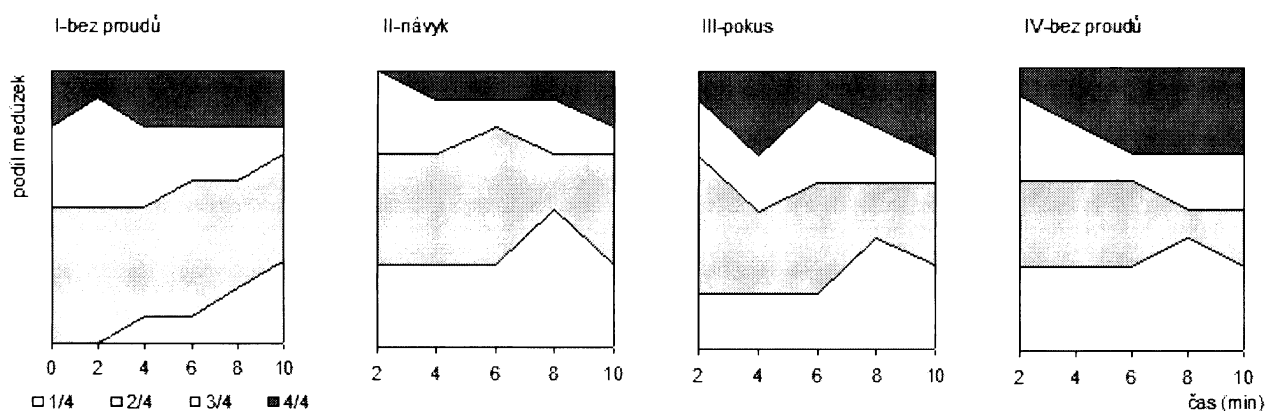
tedy považoval velikost medúzek za rovnocennou. Průměrně jsem našel tři jedince kořisti v medúzkách ulovených ve dne (průměr  $\pm$  směrod. odch. =  $3,3 \pm 3,2$ ) a čtrnáct jedinců v medúzkách odchycených v noci (průměr  $\pm$  směrod. odch. =  $14,2 \pm 10,4$ ; obr. 4-14). Kruskal-Wallisovou neparametrickou analýzou variance jsem prokázal, že příjem potravy (obou druhů perlooček i celkového zooplanktonu) byl v noci větší ( $p < 0,01$ ).



Obr. 4-14: Příklad příjem potravy ve dne a v noci (pouze celkové množství kořisti;  $n = 80$  analyzovaných žaludků); znázorněny jsou medián, horní (25%) a dolní (75%) kvartil, min. a max. hodnota, odlehlé hodnoty

### Test pozitivní chemotaxe medúzek

Medúzky v akváriu uzpůsobeném pro vytvoření chemického gradientu látek charakterizujících přítomnost kořisti nevykazovaly žádnou pozitivní chemotaxi v pokusech provedených ve dne ani v noci. Typicky se distribuce medúzek v akváriu příliš neměnila po dobu konání celého pokusu (obr. 4-15). Podobně vypadaly výsledky ze všech pokusů, kterých bylo dohromady deset.

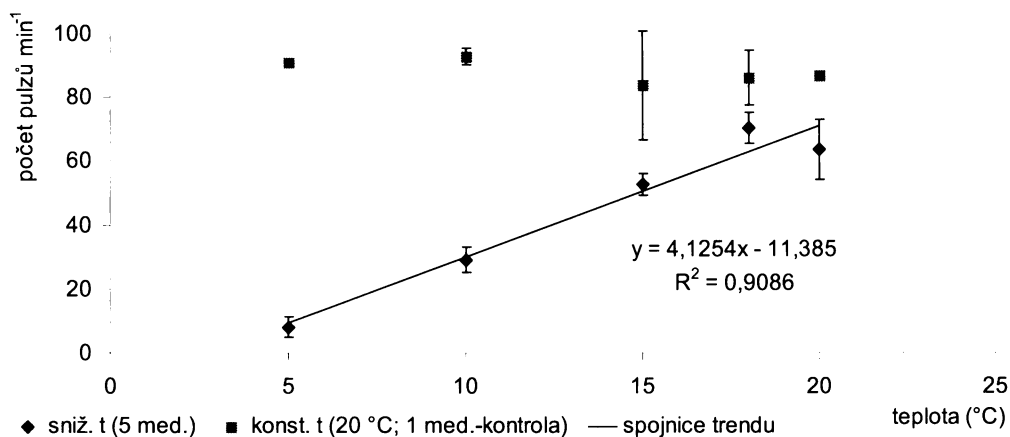


Obr. 4-15: Distribuce deseti medúzek v průběhu konání pokusu; podíl medúzek v jednotlivých čtvrtinách akvária je barevně odlišen; voda od zooplanktonu přitékala z poslední čtvrtiny akvária (4/4)

### Reakce medúzek na různé teplotní podmínky

Z pokusu, při kterém byly medúzky vystaveny různým teplotním podmínkám, jsem zjistil, že pohybová aktivita jedinců (měřená jako frekvence stažení zvonu - „pulzů“) je na teplotě přímo úměrně závislá. Tato závislost byla statisticky významná ( $p < 0,01$ ;  $R^2 = 0,91$ ; obr. 4-16). Po každém dvacetiminutovém poklesu teploty na teplotu o 5 °C nižší byla aktivita medúzek výrazně snížena. Z průměrných 64 pulzů  $\text{min}^{-1}$  při 20 °C poklesla frekvence stažení zvonu na 8 pulzů  $\text{min}^{-1}$  při 5 °C. Po osmnácti hodinách od ukončení pokusu, kdy se teplota ve vodní lázni postupně zvýšila na 18 °C, byla pohybová aktivita medúzek opět poměrně vysoká (70 pulzů  $\text{min}^{-1}$ ). Kontrola (medúzka umístěná mimo vodní lázeň) aktivitu nesnižovala.

Závislost pohybové aktivity medúzek na teplotě



Obr. 4-16: Závislost frekvence stažení zvonu na teplotě (průměry  $\pm$  sm. odch.;  $n = 5$  + kontrola značená červenými čtverci)

## 5. Diskuze

Diurnální vertikální migrace planktonních organismů jsou často popisovaným jevem, který můžeme pozorovat v mořských i sladkovodních ekosystémech (Hutchinson 1967), a to i ve skupině rosolovitého zooplanktonu (Buecher a Gibbons 2003, Malej a kol. 2007). DVM medúzek byly popsány pouze dvakrát (Deacon a Haskell 1967, Spadinger a Maier 1999), přičemž obě studie přinesly o časovém průběhu změn vertikální distribuce sledovaných populací odlišné výsledky. Spadinger a Maier (1999) podali o rozdílné denní a noční vertikální distribuci medúzek kompletnější data, jejich výsledky se ale týkaly pouze slabě stratifikované mělké lokality. Naše pozorování diurnálních vertikálních migrací naznačuje, že v hlubší a teplotně stratifikované nádrži může být rozsah a způsob DVM odlišný.

Proximálním faktorem ovlivňujícím vertikální distribuci koryšů je změna světelné intenzity (viz kap. 1). Pozorování reakcí medúzek na různé světelné podmínky poskytla odlišné výsledky – experimentálně byla zjištěna pozitivní fototaxe (Deacon a Haskell 1967) nebo medúzky na různé světelné podmínky nereagovaly (Milne 1938, Thomas 1951); pozitivní fototaxi v přirozeném prostředí, kde byly medúzky u hladiny za slunných dní početnější než při oblačném podnebí nebo preferovaly sluncem osvětlené části vodní nádrže, popsali Garman (1924), White (1930), Woodhead (1933) a Deacon a Haskell (1967), negativní fototaxi (preference zastíněných míst) popsali Acker a Muscatt (1976). Skutečnost, že je pro celou čeleď Olindiidae mimo jiné charakteristickým rysem absence světločivných orgánů - ocelli (Kramp 1961), nemusí snad z pohledu fototaktického chování medúzek představovat významná omezení. Mnoho zástupců rosolovitého zooplanktonu reaguje na světelné podněty bez světločivných orgánů, fotoreceptorickou funkci mohou zastat nervové buňky (shrnutí viz Graham a kol. 2001).

Z vlastních terénních pozorování víme, že medúzky k hladině vystupují někdy ještě v pozdních odpoledních hodinách, před největšími relativními změnami světelných intenzit. Předpokládáme tedy, že určitý vliv by světelná intenzita na distribuci medúzek mít mohla – jednalo by se ovšem o negativní fototaxi, kdy se plnému dennímu světlu medúzky vyhýbají. Detailní data z dob kolem východu a západu slunce však nemáme k dispozici. Při potápění jsme navíc zaznamenali krátkou únikovou reakci medúzek při jejich náhlém osvětlení umělým zdrojem světla (podobnou reakci popsali i Deacon a Haskell 1967). Pozorovali jsme ovšem i pozitivní fototaxi při nočním osvětlení hladiny ze břehu, kdy se k osvětlenému místu přiblížilo velké množství jedinců. Vliv podnebných podmínek na vertikální distribuci medúzek nemůžeme potvrdit. Sledování DVM probíhala obvykle během jasných, popřípadě polojasných dní, máme ale data i z doby, kdy bylo oblačno a došlo k několika dešťovým přeháňkám (20.8.2005) – distribuce medúzek se od jasných dní výrazně nelišila.

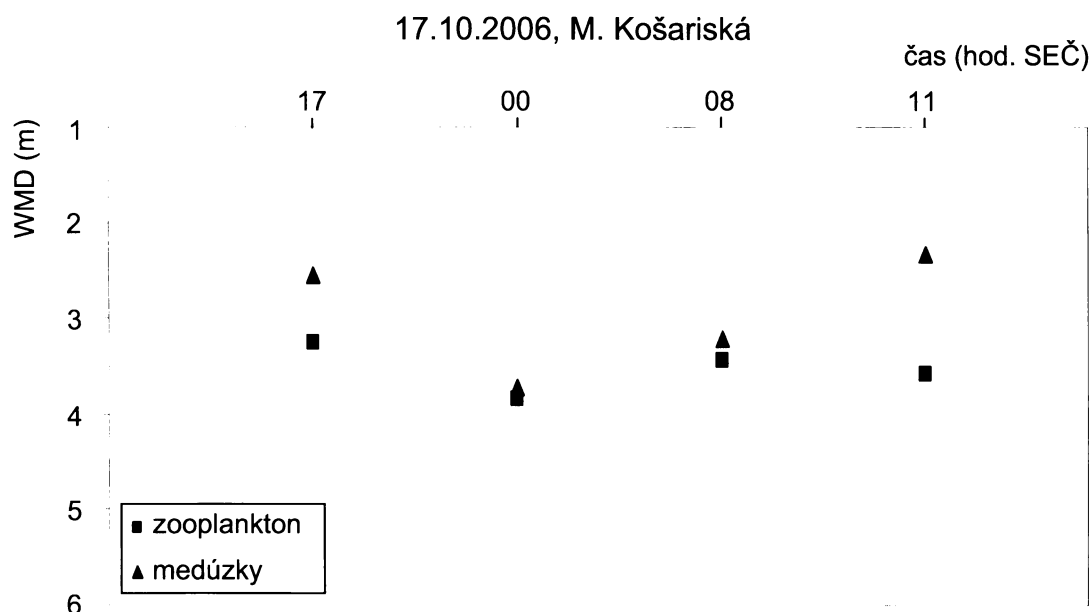
Únik zooplanktonu před nepříznivým ultrafialovým zářením (Leech a Williamson 2001, Rhode a kol. 2001) je pravděpodobný v mladých nebo oligotrofních nádržích, kde je malé množství rozpuštěného organického uhlíku. Ten zeslabuje vrstvu vodního sloupce, jíž UV záření proniká (Williamson a kol. 2001). Námi studovaná lokalita byla spíše mezotrofního charakteru, vliv ultrafialového záření na distribuci medúzek byl nepravděpodobný.

Obecně přijímanou hypotézou o účelu vertikálních migrací planktonních živočichů je snaha vyvarovat se setkání s predátorem (Zaret a Suffern 1976, Stich a Lampert 1981). Diurnální vertikální migrace jsou však jako únik před predátory u zástupců rosolovitého zooplanktonu velice nepravděpodobné, protože na tyto živočichy nebývá vyvíjen silný predační tlak. K tomu bezpochyby přispívá přítomnost žahavých buněk a pro celou skupinu rosolovitého zooplanktonu charakteristická tkáň s velkým obsahem vody. Jen těžko si lze představit, že by rosolovíti živočichové byli pro potencionální predátory výživnou potravou. V případě medúzky sladkovodní byli popsáni jediní predátoři, kteří jedince medúzek konzumovali v akváriu, a to dokonce opakovaně: raci r. *Orconectes* (Dodson a Cooper 1983); ti však v akváriu dokázali medúzky, spočívající na dně, snadno ulovit. Reakce ryb (slunečnic a živorodek) na přítomnost medúzek byly sledovány také v akváriích a ve všech publikovaných záznamech (Davis 1955, Dodson a Cooper 1983, Maťák 1987) byly podobné: nejprve se k medúzkám ryby zvědavě přiblížily, ochutnaly je a dále si jich nevšímaly. V bývalém kamenolomu jsme sice zaznamenali přítomnost raků pruhovaných (*Orconectes limosus*), ale nevšimli jsme si, že by se na medúzkách živili. Není to překvapující vzhledem k tomu, že medúzky neplavaly ke dnu nádrže, většina populace se naopak zdržovala v pelagiálu. Ryby (v úvahu by v tomto ohledu připadal snad jen okoun) si ve studované lokalitě medúzek nevšímaly.

Za nejpravděpodobnější vysvětlení DVM medúzek jsme považovali jejich snahu sledovat distribuci zooplanktonu. To předpokládali již Spadinger a Maier (1999), k záznamu DVM medúzek však neměli žádná data o vertikální distribuci zooplanktonu. Sledování distribuce planktonních živočichů bylo popsáno u jiných zástupců rosolovitého zooplanktonu (Kideys a Romanova 2001, Malej a kol. 2007).

Průkazná korelace mezi průměrnými distribučními hloubkami korýšů a medúzek nasvědčuje, že distribuce obou skupin – predátora (medúzky) a kořisti (korýši) spolu souvisí. Medúzky migrovaly na námi studované lokalitě stejným způsobem jako zooplankton, který migroval pravděpodobně kvůli přítomnosti ryb: denní setrvávání ve větších hloubkách bylo následováno večerním vzestupem k hladině (stejný způsob DVM medúzek popsali i Spadinger a Maier 1999). Vertikální migrace medúzek ovšem nejsou obecně rozšířeným jevem. Medúzky jsme sledovali i na jiné lokalitě, kde k DVM podle informací, které jsme měli od potápěčů, nedocházelo (Malé Košariská, Slovenská republika). Zjistili jsme, že v nádrži nedocházelo k DVM zooplanktonu a medúzky migrovaly mírně reverzně (obr. 4-1). Větší

$WMD_{med.}$  v noci je ale v tomto případě pravděpodobně odrazem skutečnosti, že abundance medúzek byla, obzvláště v noci, velice nízká (1 jedinec  $10\text{ m}^{-3}$ ); výpočet  $WMD$  vychází z celkového počtu napočítaných jedinců a při malých počtech může být zavádějící. Z vizuálního pozorování ovšem můžeme potvrdit, že se distribuce medúzek mezi dnem a nocí neměnila.



Obr. 4-1:  $WMD_{med.}$  a  $WMD_{zoopl.}$  v bývalé pískovně, kde k DVM medúzek podle dostupných informací nedocházelo. Průměrná abundance medúzek byla 1 jedinec  $10\text{ m}^{-3}$ . V zooplanktonu dominovali prvoci, v menším množství se v nádrži vyskytovali vířníci (*Keratella*, *Polyarthra*) a korýši (*Bosmina*, *Ceriodaphnia*, *Cyclops*, *Diaphanosoma*).

Zjistili jsme, že i v rámci jedné lokality může dojít ke změně způsobu chování medúzek – zatímco v letech 2004 a 2005 medúzky v Kojeticích během noci setrvaly v malých hloubkách, ve stejné nádrži v posledním roce našeho pozorování (2006) zůstávaly i v nočních hodinách v poměrně velké hloubce. Průměrné distribuční hloubky medúzek a zooplanktonu byly podobné i v obou výše uvedených případech, kdy zooplankton významně nemigroval (Kojetice 29.8.2006, Malé Košariská 17.10.2006).  $WMD_{med.}$  byla v ostatních případech obvykle za dne větší než  $WMD_{zoopl.}$ , v noci tomu bylo naopak.

Analýzou žaludků jsem zjistil, že medúzky přijímaly v noci větší množství potravy. A to i přes skutečnost, že abundance zooplanktonu v hloubkách odchyty medúzek byla pravděpodobně nižší než abundance zooplanktonu v hloubkách adekvátních k denním odchytočným hloubkám (medúzky byly loveny 14.9.2005 v 12 a 0 hod. SEČ – vertikální distribuce viz obr. 3-6). Použití vlastní metody rozboru žaludků v tomto ohledu nepovažuji za nevhodný postup poskytující nepřesné výsledky, protože jediní planktonní živočichové, které bych pravděpodobně přehlédl (respektive rozpustil se zahříváním medúzek), by byli prvoci a ploštěnky. Tito živočichové se v den odchyty medúzek vyskytovali v nádrži v malém množství (dohromady 7% veškerého zooplanktonu), navíc v dostupné literatuře není záznam

o tom, že by tvořili významnější složku potravy medúzových stádií rodu *Craspedacusta* (polypi tyto organismy přijímají – shrnutí viz DeVries 1992; prvoci v žaludcích medúzových stádií byli nalezeni snad jen jednou - Boecker 1905).

Domnívám se, že část planktonních živočichů, kteří se za dne vyskytovali ve větší hloubce než medúzky, večerním vzestupem k hladině zvýšila aktivitu medúzek. Ty zoopankton následovaly a přijímaly větší množství potravy než za dne. V ranních hodinách se situace opakovala v opačném směru, ale příjem zooplanktonu byl dále ve dne menší i přes dostatečnou potravní nabídku. Jestli byla větší noční aktivita medúzek typickým rysem sledované populace, nemohu s jistotou tvrdit, ale laboratorní pozorování naznačují, že tomu tak skutečně bylo. Frekvence stažení zvonu byla u většiny medúzek použitých při nočních pokusech na pozitivní chemotaxi v pokusném akváriu vyšší než u jiných medúzek ve stejném pokusu provedeném za dne (během pokusů byly medúzky kromě rozdílné světelné intenzity vystaveny stejným podmínkám). Detailní měření aktivity jsem neprováděl, ale pozoroval jsem, že obvyklá frekvence cca 60 pulzů  $\text{min}^{-1}$  (5 pozorování) byla u medúzek sledovaných v noci o cca 10 pulzů vyšší (5 pozorování). Předpokládám, že způsob pohybu s příjmem potravy těsně souvisí, podobně jako u jiných hydromedúz (Colin a kol. 2003). Hydromedúzy lze podle způsobu lovu kořisti rozdělit do dvou skupin (Costello a Colin 2002, Colin a kol. 2003): Zástupci první skupiny plavou neustále a během této aktivity přijímají potravu, která jim je přinášena v důsledku účinně vytvářeného proudění (tykadla medúz jsou přitom stále roztažena). Zástupci druhé skupiny loví zooplankton roztaženými tykadly pouze za pozvolného klesání vodním sloupcem, plavání se staženými tykadly je oddělená aktivita; tyto medúzy nepřijímají potravu neustále, ale jsou schopny rychlého přesunu na místa s lepší potravní nabídkou. Medúzku sladkovodní bych zařadil do první z výše uvedených skupin, využívá však z části i strategii druhé skupiny (pozvolné klesání vodním sloupcem): loví tak, že zachycuje zooplankton tykadly, která jsou roztažena i během plavání (funkce filtru; Spadinger a Maier 1999). K omráčeným planktonním živočichům se pak přiblíží ústní otvor (distální část manubria) a kořist je postupně převedena do žaludku (Spadinger a Maier 1999). Obvykle medúzky vyplavou do určité hloubky a následně pozvolna klesají vodním sloupcem (Dumont 1994). Domnívám se, že větší počet planktonních živočichů by medúzka ulovila při vyšší pohybové aktivitě, kdy by profiltrovala větší objem vody. U medúzek v pokusném akváriu a *in situ* jsem pozoroval, že při vyšší frekvenci stažení zvonu plavali jedinci rychlostí několika centimetrů za vteřinu. Naopak při nižších frekvencích stažení zvonu byla rychlost plavání nižší a samotné klesání ve vodním sloupci bylo velice pomalé (to jistě souvisí se značným množstvím vody v rosolovité tkáni). Větší příjem potravy v nočních hodinách by tedy mohl být důsledkem větší pohybové aktivity medúzek.

Z analýzy žaludků jsem také vypočítal, jaký podíl korýšů medúzky denně zkonsumovaly. Do výpočtu byly zahrnuty hodnoty: a) doba trávení medúzek vypočítaná jako

doba od příjmu perlooček po vypuzení jejich zbytků (cca 4,5 hodiny: Spadinger a Maier 1999), b) průměrná abundance medúzek (19 jedinců  $m^{-3}$ ) a dospělých korýšů (29 ind.  $dm^{-3}$ ), c) průměrný počet planktonních živočichů nalezených v žaludcích (průměr ze dne a noci: 8,75 jedinců). Medúzky zkonsumovaly denně průměrně 0,9 jedinců kořisti z jednoho litru vody za den, to odpovídá 3,2% dospělých korýšů (pro veškerý zooplankton by byl výsledek roven 2,5%). Výsledek pro veškerý zooplankton je vyšší než u jiných prací (0,6%: Dodson a Cooper 1983, 0,2%: Spadinger a Maier 1999), z kterých vychází najevo, že medúzky mají jako predátoři při relativně nízkých abundancích na strukturu zooplanktonního společenstva pouze malý vliv. Vyšší predanční tlak medúzek, který byl důsledkem jejich relativně vysoké abundance, ani v našem případě pravděpodobně neovlivnil strukturu společenstva planktonu (viz „Přílohy“ – obr. P-2). Významnější vliv by měla konzumace většího podílu (> 10%) zooplanktonu (Dodson a Cooper 1983), ještě vyšší predanční tlak by mohl představovat omezení potravní nabídky ryb, s kterými by medúzky o stejný potravní zdroj kompetovaly (Jankowski a Ratte 2000), podobně jako je tomu u mnoha zástupců rosolovitého zooplanktonu v mořských ekosystémech (Mills 1995, Purcell a Arai 2001). Mořští zástupci však mohou ohrozit populace ryb i přímo predací na ichthyoplanktonu a jikrách (viz např. Shiganova a Bulgakova 2000), konkrétním příkladem je například přemnožení invazní žebernatky *Mnemiopsis leidyi* v Černém moři, jejíž vliv měl i ekonomický dopad na celé rybářské odvětví (Knowler 2005). Polypi medúzky sladkovodní sice dokáží zkonsumovat rybí potěr, pokud jim je nabídnut jako potrava, významná predace v přirozených podmínkách je však velice nepravděpodobná (Dendy 1978). Konzumace rybích jiker (Dejdar 1934 podle Dumonta 1994) a potěru (Shadle a Minthorn 1939) byla popsána i u medúzových stádií, ta však opět pro ryby nepředstavují větší nebezpečí již z toho důvodu, že se v nádržích objevují po hlavní rozmnožovací periodě ryb.

Přestože v pokusu na pozitivní chemotaxi medúzky na přítomnost chemických signálů od planktonních živočichů nereagovaly, neznamená to, že by tato skutečnost odporovala hypotéze o sledování distribuce zooplanktonu. Neúspěšný pokus mohlo ovlivnit několik faktorů: 1.) I když mezi jednotlivými fázemi pokusu před samotným přítokem vody z nádoby se zooplanktonem nedocházelo ke změně distribuce sledovaných jedinců, mělo na ně proudění vody určitý negativní vliv. 2.) Koncentrace zooplanktonu (dvanáctinásobná oproti přirozené nabídce) byla příliš vysoká a vzniklý chemický gradient na straně přítoku vody od zooplanktonu byl medúzkám spíše nepříjemný – v některých případech jsem pozoroval slabší únik jedinců ze čtvrtiny akvária, kde byla koncentrace chemických látek od zooplanktonu největší; analogicky ovšem mohla být síla chemického podnětu i nedostatečná. 3.) Medúzky nereagují na chemický stimul a reagují na mechanické podněty; Thomas (1951) provedl pokus, kdy sledoval aktivitu medúzek před a po umístění perlooček r. *Daphnia* do



nádob s pozorovanými jedinci. Medúzky v tomto experimentu zvýšily svou aktivitu (frekvenci stažení zvonu).

Skutečnost, že se medúzky nikdy nevyskytovaly v hypolimniu, pokládáme za jejich snahu vyhnout se chladné vodě. V pokusu, kdy jsem medúzkám postupně snižoval teplotu, snižovala se i aktivita sledovaných jedinců a po opětovném zvýšení teploty se pohybová aktivita blížila výchozímu fyziologickému stavu. Snížení teploty z 20 na 15°C (a tomu odpovídající pokles frekvence o 10 pulzů min<sup>-1</sup>) by bylo možné přirovnat propadu medúzky z epilimnia do hypolimnia ve studované lokalitě. S poklesem aktivity se měnil i fyziologický stav medúzek, které při 20 °C plavaly volně ve vodě, s klesající teplotou plavaly dezorientovaně a nakonec postupně polehávaly na dně. Tyto výsledky jsou zcela v souladu s podobným pokusem Thomase (1951), který sledoval aktivitu jediné medúzky. Přimo v nádrži jsem sledoval medúzky do doby jejich posledního výskytu. Při nízké teplotě (cca 7 °C) se již vůbec nevyskytovaly ve volné vodě, všechny spočívaly na dně podobně jako při pokusu. Otázkou je, jak by medúzky reagovaly na strmý teplotní gradient. V předběžných pokusech na sledování vertikálních migrací medúzek při regulovaném osvětlení v teplotně stratifikovaném válci (Hutňan, os. sd.) medúzky na termoklinu reagovaly tak, jak předpokládáme – při dosažení teplotního gradientu se pokusily vyplavat nahoru; pokud některá medúzka proplula termoklinou, nedokázala vyplavat zpět (to bylo ale pravděpodobně způsobeno kombinací nedostatečně dlouhé aklimatizace a nízké teploty).

V druhé kapitole jsem u popisu kamenolomu uvedl teplotní a kyslíkový profil studované lokality (obr. 2-3). Oxyklina se v nádrži obvykle vyskytovala ve stejné hloubce jako termoklina. Jestli medúzky reagovaly i na nižší koncentraci rozpuštěného kyslíku nevíme, vliv termokliny jsme ale pozorovali i v bývalé pískovně (Čečelice; obr. 2-5). Zde k poklesu kyslíkové saturace nedocházelo, zatímco teplotní stratifikace byla plně vyvinutá. Medúzky v pískovně neopouštěly spodní hranici epilimnia, stejně jako v bývalém kamenolomu. Je tedy zřejmé, že teplota vliv na distribuci medúzek skutečně má, jestli k tomu však přispívá i kyslíková stratifikace jako u jiných planktonních živočichů (viz např. Easton a Gophen 2003), nemohu posoudit.

V obou nádržích, kde jsme sledovali pravidelné DVM, byly medúzky samičího pohlaví. Kromě vertikálních migrací jsme pozorovali změnu distribuce i v horizontálním směru. Zejména v noci byly patrné shluky jedinců u hladiny, abundance v těchto shlucích dosahovala i >100 medúzek m<sup>-3</sup> (velká variabilita v počtu medúzek v nočních hodinách u hladiny je patrná i z obr. 4-6). Vznik agregací sestávajících často až z mnoha tisíců jedinců je znám u medúz v mořských ekosystémech, jedná se o chování spojené s rozmnožováním: shluk jedinců během rozmnožovací periody minimalizuje možnost rozředění gamet do okolního prostředí (Graham a kol. 2001). Předpokládáme, že agregáčn<sup>í</sup> chování medúzek může souviset s rozmnožovací aktivitou, ačkoliv se ve sledovaných lokalitách nevyskytovali

samci. Domníváme se, že medúzky vnímají přítomnost ostatních jedinců svého druhu. Mezi samčím a samičím pohlavím pravděpodobně není, kromě struktury gonád a rozdílných gamet, které produkují, žádný rozdíl. Zkoušel jsem provést pokus na pozitivní chemotaxi medúzek vůči ostatním jedincům umístěným v oddělené nádobě (pokus metodicky odpovídající experimentu na pozitivní chemotaxi k zooplanktonu), ale medúzky, stejně jako na zooplankton, na chemické signály vycházející z jedné strany akvária nereagovaly. Neúspěšný výsledek pokusu byl snad ovlivněn podobnými faktory jako neúspěšný pokus na pozitivní chemotaxi k zooplanktonu.

## 6. Závěry

Výzkum diurnálních vertikálních migrací medúzek sladkovodních jsme vedli po dobu tří letních sezón. Kromě terénních pozorování jsme pravidelně odebírali vzorky zooplanktonu a měřili limnologické charakteristiky studované lokality. Medúzky migrovaly stejným způsobem jako zooplankton, ve dne setrvaly ve větší hloubce a v podvečerních hodinách vyplouvaly směrem k hladině.

V posledním roce našeho sledování byl ovšem způsob DVM odlišný, medúzky migrovaly s menší amplitudou a i v noci zůstávaly v poměrně velké hloubce. Získali jsme data i z lokality, kde k DVM medúzek nedocházelo. Zjistili jsme, že zooplankton v obou těchto případech významně nemigroval.

Ve všech případech byly průměrné distribuční hloubky medúzek a zooplanktonu podobné. Spodní hranice vertikálních migrací medúzek přitom byla vymezena termoklinou. Z laboratorního pokusu vyšlo najevo, že teplota má přímý vliv na aktivitu jedinců, kteří v chladnější vodě plavou pomaleji a dezorientovaně.

Z množství získaných dat vyvozují následující závěry:

- 1.) Medúzky vertikálně migrují podobným způsobem jako zooplankton, sledují tak distribuci své kořisti. Přitom v noci je pohybová aktivita jedinců větší a medúzky přijímají větší množství potravy.
- 2.) Spodní hranici vertikálních migrací medúzek vymezuje termoklina. Medúzky se snaží zůstat v epilimniu, aby se vyvarovaly teplotnímu šoku, který by jim způsobila chladnější voda.

Domníváme se, že by medúzka sladkovodní mohla být dobrým modelem pro výzkum vertikálních migrací rosolovitého zooplanktonu. Vyskytuje se v uzavřených lokalitách, které jsou řádově menší než mořské ekosystémy. Problematika DVM rosolovitého zooplanktonu je v mořích intenzivně studována, ale tyto ekosystémy jsou však již z principu velké a otevřené.

## 7. Citovaná literatura

- Acker, T. S. a A. M. Muscat (1976): The ecology of *Craspedacusta sowerbyi* Lankester, a freshwater hydrozoan. *Am. Midl. Nat.* **95** (2): 323-336.
- Angradi, T. R. (1998): Observations of freshwater jellyfish, *Craspedacusta sowerbyi* Lankester (Trachylina: Petasidae), in a West Virginia Reservoir. *Brimleyana* **25**: 34-42.
- Arai, M. N. (1991): Attraction of *Aurelia* and *Aequorea* to prey. *Hydrobiologia* **216/217**: 363-366.
- Arai, M. N. (1992): Active and passive factors affecting aggregations of hydromedusae: A review. *Sci. Mar.* **56** (2-3): 99-108.
- Ates, R. M. L. (1991): Predation on Cnidaria by vertebrates other than fishes. *Hydrobiologia* **216/217**: 305-307.
- Beklioglu, M., M. Telli, a kol. (2006): Fish and mucus-dwelling bacteria interact to produce a kairomone that induces diel vertical migration in *Daphnia*. *Freshwater Biol.* **51** (12): 2200-2206.
- Bezerra-Neto, J. F. a R. M. Pinto-Coelho (2007): Diel vertical migration of the copepod *Thermocyclops inversus* (Kiefer, 1936) in a tropical reservoir: the role of oxygen and the spatial overlap with *Chaoborus*. *Aquat. Ecol.*
- Biggs, D. C. (1977): Respiration and ammonium excretion by open ocean gelatinous zooplankton. *Limnol. Oceanogr.* **22** (1): 108-117.
- Boecker, V. E. (1905): Über das Vorkommen von *Limnocolodium* im Münchener botanischen Garten. *Biol. Zentralbl.* **25**: 605-606.
- Boothroyd, I. K. G., M. K. Etheredge, a kol. (2002): Spatial distribution, size structure, and prey of *Craspedacusta sowerbyi* Lankester in a shallow New Zealand lake. *Hydrobiologia* **468**: 23-32.
- Brodeur, R. D., C. E. Mills, a kol. (1999): Evidence for a substantial increase in gelatinous zooplankton in the Bering Sea, with possible links to climate change. *Fish. Oceanogr.* **8** (4): 296-306.
- Buecher, E. a M. J. Gibbons (2003): Observations on the diel vertical distribution of hydromedusae in the southern Benguela. *Afr. J. Mar. Sc.* **25**: 231-238.
- Clark, C. W. a D. A. Levy (1988): Diel Vertical Migrations by Juvenile Sockeye Salmon and the Antipredation Window. *Am. Nat.* **131** (2): 271-290.
- Colin, S. P., J. H. Costello, a kol. (2003): *In situ* swimming and feeding behavior of eight co-occurring hydromedusae. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **253**: 305-309.
- Costello, J. H. a S. P. Colin (2002): Prey resource use by coexistent hydromedusae from Friday Harbor, Washington. *Limnol. Oceanogr.* **47** (4): 934-942.
- Cunningham, L. (1972): Vertical Migrations of *Daphnia* and Copepods Under the Ice. *Limnol. Oceanogr.* **17** (301-303).
- Davis, C. S. (1955): Notes on the Food of *Craspedacusta Sowerbii* in Crystal Lake, Ravenna, Ohio. *Ecology* **36** (2): 364-366.
- De Souza, M. M., E. Scemes, a kol. (1996): Behavioral modifications of *Liriope tetraphylla* (Chamisso and Eysenhardt) (Cnidaria, Hydrozoa, Trachymedusae) induced by hyposmotic conditions. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* **206**: 223-236.
- Deacon, J. E. a W. L. Haskell (1967): Observations on the ecology of the freshwater jellyfish in Lake Mead, Nevada. *Am. Midl. Nat.* **78**: 155-166.
- Dejdar, E. (1934): Die Süßwassermeduse *Craspedacusta sowerbii* Lankester in monographischer Darstellung. *Z. Morph. u. Okol. Tiere* **28**: 595-691, podle Dumont, H. J. (1994): The distribution and ecology of the fresh- and brackish-water medusae of the world. *Hydrobiologia* **272**: 1-12.
- Dendy, J. S. (1978): Polyps of *Craspedacusta sowerbyi* as predators on young striped bass. *Prog. Fish-Cult.* **40** (1): 5-6.
- DeVries, D. R. (1992): The Freshwater Jellyfish *Craspedacusta sowerbyi*: a Summary of Its Life History, Ecology, and Distribution. *J. Freshw. Ecol.* **7** (1): 7-16.
- Dodson, S. I. a S. D. Cooper (1983): Trophic relationships of the freshwater jellyfish *Craspedacusta sowerbyi* Lankester 1880. *Limnol. Oceanogr.* **28** (2): 345-351. ,

- Dumont, H. J. (1994): The distribution and ecology of the fresh- and brackish-water medusae of the world. *Hydrobiologia* **272**: 1-12.
- Dunham, D. W. (1942): The Water Content of the Fresh-Water Jellyfish *Craspedacusta*. *Am. Midl. Nat.* **28** (2): 526.
- Dussart, B. H. a D. Defaye (1995): Introduction to the Copepoda. Guides to the identification of the microinvertebrates of the continental waters of the world. H. J. F. Dumont. The Hague, SPB Academic Publishing. **7**: 1-277.
- Easton, J. a M. Gophen (2003): Diel variation in the vertical distribution of fish and plankton in Lake Kinneret: a 24-h study of ecological overlap. *Hydrobiologia* **491**: 91-100.
- Enright, J. T. (1977): Diurnal Vertical Migration: Adaptive Significance and Timing. Part 1. Selective Advantage: A Metabolic Model. *Limnol. Oceanogr.* **22** (5): 856-872.
- Forel, F. A. (1876): Faune profonde du lac Léman. *Bull. Soc. Vaud. Sc. Nat.* **13**, podle Kikuchi, K. (1930): Diurnal Migration of Plankton Crustacea. *Q. Rev. Biol.* **5** (2): 189-206.
- Fott, J., M. Blažo, a kol. (1999): Phytoplankton in three Tatra Mountain lakes of different acidification status. *J. Limnol.* **58** (2): 107-116.
- Garman, H. (1924): The Fresh-Water Jellyfish (*Craspedacusta Sowerbyi*) in Kentucky Again. *Science* **60** (1560): 477-478.
- Gilbert, J. J. a S. E. Hampton (2001): Diel vertical migrations of zooplankton in a shallow, fishless pond: a possible avoidance - response cascade induced by notonectids. *Freshwater Biol.* **46**: 611-621.
- Gili, J.-M., F. Pagés, a kol. (2000): A multidisciplinary approach to the understanding of hydromedusan populations inhabiting Mediterranean submarine canyons. *Deep-Sea Res. A* **47**: 1513-1533.
- Graham, W. M., F. Pagés, a kol. (2001): A physical context for gelatinous zooplankton aggregations: a review. *Hydrobiologia* **451**: 199-212.
- Hamner, W. M. (2003): Introduction to Plankton. Plankton Lesson Plans. M. S. C. University of California. Los Angeles: 3-5.
- Hamner, W. M., L. P. Madin, a kol. (1975): Underwater observations of gelatinous zooplankton: Sampling problems, feeding biology, and behavior. *Limnol. Oceanogr.* **20** (6): 907-917.
- Harris, R., P. Wiebe, a kol. (2000): Abundance and Species Identification. ICES Zooplankton Methodology Manual. London, Academic Press: 147-154.
- Hays, G. C. (2003): A review of the adaptive significance and ecosystem consequences of zooplankton diel vertical migrations. *Hydrobiologia* **503**: 163-170.
- Hutchinson, G. E. (1967): The Vertical Migration and Horizontal Distribution of the Zooplankton. A Treatise on Limnology, Vol. II: Introduction to Lake Biology and the Limnoplankton. New York, John Wiley and Sons, Inc.: 725-809.
- Irigoiien, X., D. V. P. Conway, a kol. (2004): Flexible diel vertical migration behaviour of zooplankton in the Irish Sea. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **267**: 85-97.
- Jankowski, T. (2000): Chemical composition and biomass parameters of a population of *Craspedacusta sowerbii* Lank1880 (Cnidaria : Limnomedusa). *J. Plankton Res.* **22** (7): 1329-1340.
- 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. a H. T. Ratte (2000): On the influence of the freshwater jellyfish *Craspedacusta sowerbii* on the zooplankton community. *Verh. Internat. Verein. Limnol.* **27**: 1-4.
- Jankowski, T., T. Strauss, a kol. (2005): Trophic interactions of the freshwater jellyfish *Craspedacusta sowerbii*. *J. Plankton Res.* **27** (8): 811-823.
- Johnson, L. D. (2005): Diurnal vertical migration of phytoplankton in Waldo Lake, Oregon. Portland State University, Portland. Master of Science
- Kessler, K. (2004): Distribution of *Daphnia* in a trade-off between food and temperature: individual habitat choice and time allocation. *Freshwater Biol.* **49** (9): 1220-1229.
- Kessler, K. a W. Lampert (2004): Depth distribution of *Daphnia* in response to a deep-water algal maximum: the effect of body size and temperature gradient. *Freshwater Biol.* **49** (4): 392-401.

- Kideys, A. E. a Z. Romanova (2001): Distribution of gelatinous macrozooplankton in the southern Black Sea during 1996-1999. *Mar. Biol.* **139**: 535-547.
- Kikuchi, K. (1930): Diurnal Migration of Plankton Crustacea. *Q. Rev. Biol.* **5** (2): 189-206.
- Knowler, D. (2005): Reassessing the costs of biological invasion: *Mnemiopsis leidyi* in the Black sea. *Ecological Economics* **52** (2): 187-199.
- Kramp, P. L. (1951): Freshwater medusae in China. *Proc. Zool. Soc. Lond.* **120**: 165-184.
- Kramp, P. L. (1961): Synopsis of the Medusae of the World. London, Cambridge University Press.
- Lampert, W. (1989): The Adaptive Significance of Diel Vertical Migration of Zooplankton. *Funct. Ecol.* **3** (1): 21-27.
- Lampert, W., E. McCauley, a kol. (2003): Trade-offs in the vertical distribution of zooplankton: ideal free distribution with costs? *Proc. R. Soc. Lond. B* **270**: 765-773.
- Lampert, W. a U. Sommer (1997): Vertical Migration. Limnoecology: The Ecology of Lakes and Streams. Oxford, Oxford University Press: 246-252.
- Lankester, E. R. (1880a): On a New Jelly-Fish of the Order Trachomedusae, Living in Fresh Water. *Science* **1** (3): 34.
- Lankester, E. R. (1880b): On a New Jelly-Fish of the Order Trachomedusae, Living in Fresh Water. *Nature* **22**: 147-148.
- Lankester, E. R. (1880c): *On Limnocodium (Craspedacustes) Sowerbii, a new Trachomedusa inhabiting Fresh Water*. *Quart. J. Microsc. Sci.* **20**: 351-371.
- Leech, D. M. a C. E. Williamson (2001): In situ Exposure to Ultraviolet Radiation Alters the Depth Distribution of *Daphnia*. *Limnol. Oceanogr.* **46** (2): 416-420.
- Leibold, M. A. (1990): Resources and predators can affect the vertical distributions of zooplankton. *Limnol. Oceanogr.* **35** (4): 938-944.
- Loose, C. J. a P. Dawidowicz (1994): Trade-offs in diel vertical migration by zooplankton: the costs of predator avoidance. *Ecology* **75** (8): 2255-2263.
- Lundberg, S., J. E. Svensson, a kol. (2005): The *Craspedacusta* invasions in Sweden. *Verh. Internat. Verein. Limnol.* **29**: 899.
- Lytle, C. F. (1960): A Note on Distribution Patterns in *Craspedacusta*. *Trans. Am. Microsc. Soc.* **79** (4): 461-469.
- Lytle, C. F. (1961): Patterns of budding in the freshwater hydroid *Craspedacusta*. The Biology of Hydra and some other Coelenterates. H. M. Lenhoff a W. F. Loomis. Coral Gables, Florida, University of Miami Press: 317-336.
- Mackie, G. O., R. J. Larson, a kol. (1981): Swimming and Vertical Migration of *Aurelia aurita* (L) in a Deep Tank. *Mar. Behav. Physiol.* **7**: 321-329.
- Malej, A., V. Turk, a kol. (2007): Direct and indirect trophic interactions of *Aurelia* sp. (Scyphozoa) in a stratified marine environment (Mljet Lakes, Adriatic Sea). *Mar. Biol.* **151** (3): 827-841.
- Maťák, J. (1987): Vzácný malý láčkovec v našich vodách. *Akvárium Terárium* **1**: 22-23.
- McClary, A. (1961): Experimental Studies of Bud Development in *Craspedacusta sowerbii*. *Trans. Am. Microsc. Soc.* **80** (3): 343-353.
- Mills, C. E. (1995): Medusae, Siphonophores, and Ctenophores as Planktivorous Predators in Changing Global Ecosystems. *ICES J. Mar. Sci.* **52** (3-4): 575-581.
- Mills, C. E. (2001): Jellyfish blooms: are populations increasing globally in response to changing ocean conditions? *Hydrobiologia* **451**: 55-68.
- Milne, L. J. (1938): Some Aspects of the Behavior of the Fresh-Water Jellyfish, *Craspedacusta* sp. *Am. Nat.* **72** (742): 464-472.
- Neill, W. E. (1990): Induced vertical migration in copepods as a defence against invertebrate predation. *Nature* **345**: 524 - 526.
- Ohman, M. D., B. W. Frost, a kol. (1983): Reverse Diel Vertical Migration: An Escape from Invertebrate Predators. *Science* **220** (4604): 1404-1407.

- Osgood, K. E. a B. W. Frost (1994): Ontogenic diel vertical migration behaviors of the marine planktonic copepods *Calanus pacificus* and *Metridia lucens*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **104** (1-2): 13-25.
- Pagés, F. a S. B. Schnack-Schiel (1996): Distribution patterns of the mesozooplankton, principally siphonophores and medusae, in the vicinity of the Antarctic Slope Front (eastern Weddell Sea). *J. Mar. Sys.* **9**: 231-248.
- Parent, G. H. (1981): La découverte Lorraine de *Craspedacusta sowerbii* Lank dans son contexte chorologique et écologique Européen. *Bull. Soc. Hist. Nat. Moselle* **43**: 317-337, podle Dumont, H. J. (1994): The distribution and ecology of the fresh- and brackish-water medusae of the world. *Hydrobiologia* **272**: 1-12.
- Payne, F. (1926): Further studies on the life history of *Craspedacusta ryderi*, a freshwater Hydromedusan. *Biol. Bull.* **50** (6): 433-443.
- Petrusek, A. a J. Šedivý (2006): Cnidaria - Žahavci. Nepůvodní druhy fauny a flóry České republiky. J. Mlíkovský a P. Stýblo. Praha, Český svaz ochránců přírody: 200-201.
- Pohnert, G., M. Steinke, a kol. (2007): Chemical cues, defence metabolites and the shaping of pelagic interspecific interactions. *Trends Ecol. Evolut.* **22** (4): 198-204.
- Purcell, J. E. a M. N. Arai (2001): Interactions of pelagic cnidarians and ctenophores with fish: A review. *Hydrobiologia* **451**: 27-44.
- Purcell, J. E., D. L. Breitburg, a kol. (2001): Pelagic cnidarians and ctenophores in low dissolved oxygen environments: a review. Coastal hypoxia: consequences for living resources and ecosystems. N. N. Rabalais a R. E. Turner. Washington, D.C., American Geophysical Union: 77-100.
- Ramos-Jiliberto, R., J. L. Carvajal, a kol. (2004): Diel vertical migration patterns of three zooplankton populations in a Chilean lake. *Revista Chilena De Historia Natural* **77** (1): 29-41.
- Raskoff, K. A., F. A. Sommer, a kol. (2003): Collection and Culture Techniques for Gelatinous Zooplankton. *Biol. Bull.* **204**: 68-80.
- Reisinger, E. (1957): Zur Entwicklungsgeschichte und Entwicklungsmechanik von *Craspedacusta* (Hydrozoa, Limnotrachelina). *Z. Morph. u. Okol. Tiere* **45**: 656-698, podle Dumont, H. J. (1994): The distribution and ecology of the fresh- and brackish-water medusae of the world. *Hydrobiologia* **272**: 1-12.
- Rhode, S. C., M. Pawlowski, a kol. (2001): The impact of ultraviolet radiation on the vertical distribution of zooplankton of the genus *Daphnia*. *Nature* **412** (6842): 69-72.
- Rice, N. E. (1958): Occurrence of Both Sexes of the Fresh-water Medusa, *Craspedacusta sowerbi* Lankester, in the Same Body of Water. *Am. Midl. Nat.* **59** (2): 525-526.
- Ringelberg, J. (1980): Introductory remarks: Causal and teleological aspects of diurnal vertical migration. Evolution and Ecology of Zooplankton Communities. W. C. Kerfoot. Hanover, Univ. Press New England: 65-68.
- Ringelberg, J. (1999): The photobehaviour of *Daphnia* spp. as a model to explain diel vertical migration in zooplankton. *Biol. Rev.* **74**: 397-423.
- Ringelberg, J. a E. Van Gool (1998): Do bacteria, not fish, produce 'fish kairomone'? *J. Plankton Res.* **20** (9): 1847-1852.
- Ringelberg, J. a E. Van Gool (2003): On the combined analysis of proximate and ultimate aspects in diel vertical migration (DVM) research. *Hydrobiologia* **491**: 85-90.
- Rodriguez, J. M., S. Hernandez-Leon, a kol. (2006): Vertical distribution of fish larvae in the Canaries-African coastal transition zone in summer. *Mar. Biol.* **149** (4): 885-897.
- Shadle, A. R. a K. Minthorn (1939): *Craspedacusta* Again in Western New York. *Trans. Am. Microsc. Soc.* **58** (3): 254-255.
- Shiganova, T. A. a Y. V. Bulgakova (2000): Effects of gelatinous plankton on Black Sea and Sea of Azov fish and their food resources. *ICES J. Mar. Sci.* **57** (3): 641-648.
- Schabetsberger, R., R. D. Brodeur, a kol. (2000): Diel vertical migration and interaction of zooplankton and juvenile walleye pollock (*Theragra chalcogramma*) at a frontal region near the Pribilof Islands, Bering S. *ICES J. Mar. Sci.* **57** (4): 1283-1295.

- Sowerby, A. C. (1941): The Romance of the Chinese Fresh-water Jellyfish. *Hongkong Nat.* **10** (3-4): 186-189.
- Spadinger, R. a G. Maier (1999): Prey selection and diel feeding of the freshwater jellyfish, *Craspedacusta sowerbyi*. *Freshwater Biol.* **41**: 567-573.
- Stich, H. B. a W. Lampert (1981): Predator evasion as an explanation of diurnal vertical migration by zooplankton. *Nature* **293** (5831): 396-398.
- Stich, H. B. a W. Lampert (1984): Growth and reproduction of migrating and non-migrating *Daphnia* species under simulated food and temperature conditions of diurnal vertical migration. *Oecologia* **61** (2): 192-196.
- Thomas, I. M. (1951): *Craspedacusta sowerbii* in South Australia, with some notes on its habits. *Trans. R. Soc. S. Aust.* **74** (1): 59-65.
- Van Gool, E. (1997): Light-induced swimming of *Daphnia*: can laboratory experiments predict diel vertical migration? *Hydrobiologia* **360**: 161-167.
- Van Gool, E. a J. Ringelberg (2003): What goes down, must come up: symmetry in light-induced migration behaviour of *Daphnia*. *Hydrobiologia* **491**: 301-307.
- Vereshchaka, A. L. a G. M. Vinogradov (1999): Visual observations of the vertical distribution of plankton throughout the water column above Broken Spur vent field, Mid-Atlantic Ridge. *Deep-Sea Res. A* **46**: 1615-1632.
- Wada, M., A. Miyazaki, a kol. (1985): On the Mechanisms of Diurnal Vertical Migration Behavior of *Heterosigma akashiwo* (Raphidophyceae). *Plant Cell Physiol.* **26** (3): 431-436.
- Weismann, A. (1877): Das Tierleben im Bodensee. *Schr. V. Ges. Bodensees* **7**: 1-31, podle Kikuchi, K. (1930): Diurnal Migration of Plankton Crustacea. *Q. Rev. Biol.* **5** (2): 189-206.
- Weiss, H. M., E. Lozano-Alvarez, a kol. (2006): Using red light with fixed-site video cameras to study the behavior of the spiny lobster, *Panulirus argus*, and associated animals at night and inside their shelters. *Mar. Tech. Soc. J.* **40** (3): 86-95.
- White, I. E. (1930): Notes on a Fresh-water Medusa Found in Stallworth Tuscaloosa, Alabama. *Biol. Bull.* **59** (222-232).
- Williamson, C. E. (1995): What Role Does UV-B Radiation Play in Freshwater Ecosystems? *Limnol. Oceanogr.* **40** (2): 386-392.
- Williamson, C. E., O. G. Olson, a kol. (2001): Ultraviolet Radiation and Zooplankton Community Structure Following Deglaciation in Glacier Bay, Alaska. *Ecology* **82** (6): 1748-1760.
- Williamson, C. E., R. W. Sanders, a kol. (1996): Utilization of subsurface food resources for zooplankton reproduction, Implications for diel vertical migration theory. *Limnol. Oceanogr.* **41** (2): 224-233.
- Winder, M., M. Boersma, a kol. (2003): On the cost of vertical migration: are feeding conditions really worse at greater depths? *Freshwater Biol.* **48**: 383-393.
- Woodhead, A. E. (1933): Occurrence of Fresh-Water Medusae in Michigan. *Science* **78** (2030): 479.
- Zaret, T. M. a J. S. Suffern (1976): Vertical migration in zooplankton as a predator avoidance mechanism. *Limnol. Oceanogr.* **21** (6): 804-813.



## Přílohy: Spoluautorství

Kromě výzkumu DVM medúzek sladkovodních jsem se podílel na vzniku článku, který se mimo jiné týkal rozšíření medúzek na našem území (obr. P-1). Můj příspěvek spočíval ve zjišťování informací o (alespoň historickém) výskytu medúzky na území České republiky. Tyto informace jsem získával od potápěčů a formou korespondence i z různých muzeí.

200 ILLUSTRACE

ŽAHAVCI

### 4.1 CNIDARIA – ŽAHAVCI

#### CNIDARIA – ŽAHAVCI

Žahavci jsou zastoupeni v České republice pouze dvěma řady třídy polypovců (Hydrozoa): Hydroida s pěti druhy nezmam a Limnomedusae, samy patří jediný nepůvodní druh žahavce u nás, medúzka sladkovodní (*Craspedacusta sowerbii*). Vzhledem k tomu, že na evropském kontinentě je jediným sladkovodním druhem žahavce i tvorním medúzou staří, je v našich vodách zcela nezapomenutelná.

Medúzka sladkovodní je u nás populárně živočichem již od 30. let 20. století, kdy ovla poprvé v Čechách ve Vltavě pozorována<sup>1</sup> a vzhledem k tomu, že se jedná v současnosti o téměř soubídně rovního živočicha<sup>2</sup>, ani řada biologů si není vědoma toho, že se jedná o nepůvodní druh. Ve skutečnosti se však rozšířila po světě ze své čínské domoviny až ve 20. století.

Není pravděpodobné, že by se v blízké budoucnosti na území ČR mohly rozšířit další nepůvodní druhy žahavců.

#### LITERATURA

- 1 Deibel F., 1934: The Succinea-mechine, Craspedacusta sowerbii Lankester et al. monographische Darstellung. Zeitschrift für Aquaristik und Ökologie der Tiere 28: 565-670.
- 2 Dumont H. J., 1984: The distribution and ecology of the fresh- and brackish-water medusae of the world. Hydrobiologia 122: 1-12.
- 3 Jankovská L., 2001: The freshwater medusae of the world – a taxonomic and systematic literature study with some remarks on other inland water jellyfish. Hydrobiologia 467: 91-114.

A. Petrušek, Univerzita Karlova, Praha

*Craspedacusta sowerbii*  
Lankester, 1880  
medúzka sladkovodní  
třída Hydrozoa – polypovci  
řád Limnomedusae  
čeleď Olindiidae

#### POPIS DRUHU

Sladkovodní polypovec; se dvěma základními životními formami – až cca 2,5 cm velkou plukstovnou medúzou a drobným, velmi nenápadným přísedlým polypem se zkrácenými chapadly.

#### ROZŠÍŘENÍ

**Primární areál** Čína: povodí řeky Jang-c'ťiang<sup>3</sup>, větší řeky a přehledně stojaté vody.

**Sekundární areál** V současnosti dříve považována za kosmopolitní druh<sup>3, 14</sup>, nález existuje ze všech kontinentů s výjimkou Antarktidy. Několik prvních desetiletí po objevu druhu v Regent's Parku v Londýně<sup>15</sup> pocházela většina známých nálezů z botanických zahrad, akvárií a dalších člověkem ovlivněných prostor; během 20. století se objevovaly čím dál více nálezů z volné přírody. Dříve než medúzové stádky byly vyřazeny z terénního pozorování, popsány jako *Micradia* na rybně: Potts, 1885 z USA<sup>16</sup>. Medúzy byly v průběhu prvních desetiletí nálezů poprvé roku 1907 v Číně<sup>17</sup>. První evropský nález z volné přírody pochází z Německa z r. 1911 v Severní Americe bylo medúzové stádium pozorováno poprvé r. 1916<sup>18</sup>. Jizna poloseule byla zřejmě medúzou kolonizována později – první nález z Jižní Ameriky je znám z r. 1930<sup>19</sup>; z Austrálie je druh dokumentován z r. 1950<sup>20</sup>; z jižní Afriky z r. 1953<sup>21, 22</sup>. Do Evropy se medúzka dostala nejméně dvakrát nezávisle na sobě, postupně se rozšířila do většiny oblastí včetně Skandinávie (dříve<sup>23</sup>, Švédsko<sup>24</sup>); Přehled známých lokalit

na světě či v Evropě byl zkomplikován několika krát mezi 30. a 80. lety 20. století<sup>25, 26</sup>, kvalitní souborný údaj z posledních desetiletí k dispozici bohužel není.

**Rozšíření v ČR** První nález medúzky sladkovodní v ČR pochází z roku 1930 z Vltavy v okolí Prahy a dále po proudu (až po Mělník, kv. 5952–5652). Práve studium vltavské populace umožnilo vznik detašné monografie o tomto druhu od E. De čara<sup>27</sup>. Populace pravděpodobně postupně zanikla po výstavbě vltavské kaskády a trvalém ochlazení vltavské vody. Ze 30. letec n. 20. století nachází také několik nálezů z akvárií v Brně a Praze<sup>28</sup>.

Daší doložené nález medúzky z volné přírody v ČR pocházejí z Ostravy (kv. 6175)<sup>29</sup>, v jejím okolí bylo pravděpodobně již na přelomu 50. a 60. let více lokalit<sup>30</sup>. Minimálně od 70. let 20. století se druh vyskytuje v některých pískovnách v Polabí, kde se medúzka postupně rozšířila. Právě delně se vyskytuje na veslařském kanálu v Račicích (kv. 5552)<sup>31</sup>, v pískovně Ovcary (kv. 5753)<sup>32, 33</sup>, v soustavě zavazene pískovně mezi Cetčelicemi a Konětopy (kv. 5753), v pískovně u Mělic u Pardubic (kv. 5959). Medúzky byly pozorovány či sbírány i v řadě dalších pískoven – Ihotá (kv. 5754), Čitov – Baraba (kv. 5652), Horní Počaply u Mělníka (kv. 5552). Opakovaně se objevuje v zatopených lomech v kojenicích u Neratovic (kv. 5753) a u Stru u Hlinska (kv. 6261)<sup>34</sup>. Od r. 2002 se pravidelně vyskytuje v přehradní nádrži Klčava (kv. 7949)<sup>35</sup> a v zatopeném lomu u nádrži v Blansku (kv. 6651)<sup>36</sup>. Méně často či jednorázově pozorování z posledních desetiletí existují z řady míst v ČR: 1988 – betonová nádrž u nádrži v Šumovku (kv. 6067)<sup>37</sup>, přehradní nádrž Slapy (kv. 6252) u Živošově v r. 1989<sup>38</sup> a u Cholina v r. 2005; 1997–8 – pozemní nádrž v Chremutově (kv. 5546)<sup>39</sup>; 2002 – betonový bazén ve Velkých Svatonovcích (kv. 5467); 2003 – nádrž v barabě na Psove (kv. 5557); 2004 – pískovna u Dolního Benesova u Opavy (kv. 6074)<sup>40</sup>.

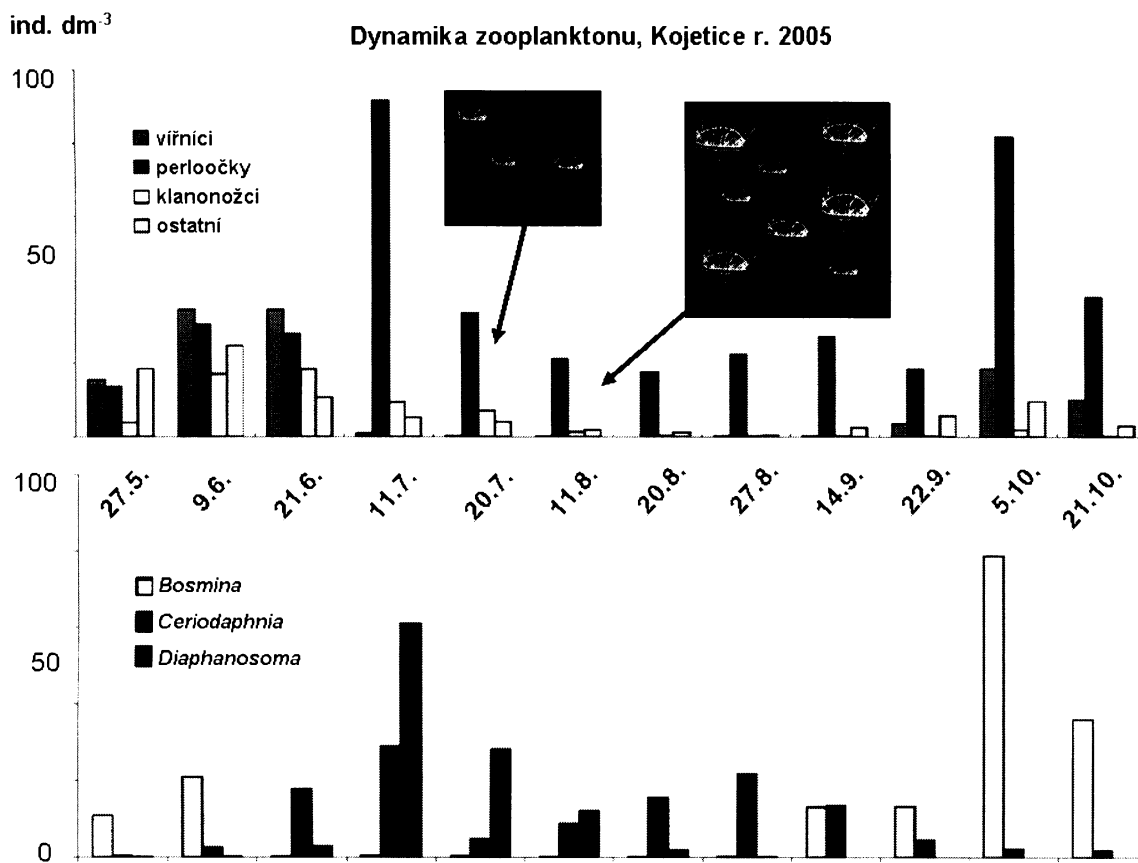
Početnost medúzových stádí může z roku na rok silně kolísat. Oproti vzetmu přesvědčení je však na některých lokalitách, zejména v polabských pískovnách, výskyt druhu zcela pravidelný a medúzy se vyskytují každoročně po řadu let.

Podobně jako jinde ve světě<sup>14, 39</sup> je šíření medúzky v ČR pravděpodobně z velké části závislé na lidské činnosti. Nepravděpodobnější je transport stádí schopných přežít nepříznivé podmínky včetně vysušení (tzv. podocyst a mikrotrusul<sup>41, 42</sup>) at už s vodou, sedimentem nebo nepříznivějším prostředím přicházejícím s vodou do svku a dále přenos polypů s vodními rostlinami. Vyloučit nelze ani transport dalších stádí s vodou (např. s nasazenou rybí, kdy je možno přenést uvolněné larvy třusulky nebo polypy). Šíření za pomoci přirozených vektorů (např. ptáků) hraje pravděpodobně menší úlohu, ale bezesporu k němu také dochází<sup>43</sup>. Úmyslná introdukce medúzového stádku na nové lokality je neúčinná – napřesta většina populací medúzky mimo přirozený areál je jednopohlavná<sup>44, 45</sup> a není proto schopna se v medúzovém stádiu množit.

Obr. P-1: Větší medúzky sladkovodní v ČR.

### Dynamika zooplanktonu

Struktura zooplanktonního společenstva (obr. P-2), sledovaná po celou sezónu roku 2005, byla pravděpodobně ovlivněna silným predčním tlakem ze strany ryb (Fott, osobní sdělení) a procházela určitým vývojem. Na následujícím grafu je tato dynamika vyobrazena společně s vyznačením prvního výskytu medúzek a pozdější plně rozvinutou medúzkovou populací:



Obr. P-2: Dynamika zooplanktonu ve studované lokalitě