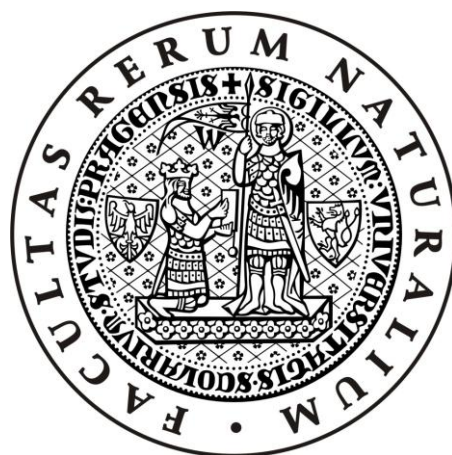


Univerzita Karlova v Praze

Přírodovědecká fakulta

Katedra ekologie



DIPLOMOVÁ PRÁCE

**Fenotypová plasticita perloočky *Daphnia cucullata* ve dvou
polabských tůních**

Phenotypic plasticity of *Daphnia cucullata* in two lowland ponds

EVA VOLEMANOVÁ

školitel: doc. RNDr. Adam Petrusek, Ph.D.

Praha, srpen 2010

PODĚKOVÁNÍ

Jsem vděčná za možnost poděkovat zde několika lidem, kterých si moc vážím a bez kterých by tato práce vůbec nevznikla.

Nejprve bych ráda poděkovala svému školiteli Adamu Petruskovi nejen za vedení mé diplomové práce. Do ideálního studenta mám hodně daleko, ale přes všechny mé prohřešky a nedostatky mi Adam vždy ochotně pomáhal a udělal si na mě čas pokaždé, když jsem potřebovala. Díky Adame za všechny tvé užitečné rady, a že jsi to se mnou vydržel až do konce!

Mé nejuctivější díky patří i mágovi statistiky a fotografie Petru Juračkovi alias Sciovi. Mými daty se zabýval přes půl roku a už je zná chudák snad i nazpaměť. Společně s Martinem Hejdou a Adamem dokázali se statistikou to, co já bych zvládla možná tak v příštím životě.

Mou oporou ve všech krizových situacích, nejen při terénních odběrech, byl po celou dobu Zbynd'a. On byl první, komu jsem volala, když se něco nedařilo. On mi dokáže zvednout náladu, když je mi nejhůř. Ví přesně, jak mě namotivovat, abych se nevzdala a umí mě pochválit. Zkrátka má lví podíl na tom, že jsem svou diplomovou práci přece jen dokončila a já mu tímto za všechno moc děkuju.

Kromě Zbyndi se mnou na odběry jezdili a funkci řidiče, nosiče a hlídače zastávali Ing. Pavel Beneš a můj bratr Luboš. Víím, že jezdit se mnou na oděry bylo tak trochu za trest, zvláště v noci a s našťvanými rybáři v patách. Takže díky moc kluci! Tímto plním slib a děkuji též celému Junior Spolku Lipican za rozsáhlou a přínosnou pomoc vědě. Díky Kami, Nino, Pavle a Špekoune!

Veledůležitou psychickou oporou mi byla moje souputnice, kolegyně z katedry a nejlepší L-stratég na světě, Káťa Kopalová. Občas je potřeba svěřit se člověku, který řeší stejné (nejen studijní) problémy a ví přesně, co prožíváte. Jsem šťastná, že jsem tě potkala Káťo! Bez tebe by to bylo k nevydržení.

Poděkovat chci i dalším kamarádkám, které se celou dobu zajímaly o to, co dělám, věřily ve mně, slavily se mnou mé úspěchy a zapíjely neúspěchy. Maru, nejskvělejší kulturní referentko, děkuju ti za všechny volné vstupy na nejrůznější akce, za všechny knížky a divadla a private party. Dančo, díky moc za návštěvu v Mnichově a za tvou věčně inspirující otázku: „A k čemu je to jako dobrý, Evi?“. Vlad'ko, děkuju za tvůj životní nadhled, pohodu, kterou kolem sebe šíříš a za krásnou želvu.

Největší poděkování na závěr patří dvěma nejlepším lidem na světě – mým rodičům. Moc mi celou dobu fandili a samozřejmě se i oni zúčastnili terénních odběrů, o to jsem je nemohla ochudit. Bez jejich podpory (nejen finanční) a zázemí, které mě i mému bratrovi během našich studií poskytují, bych to nikdy nedokázala. Díky mami, díky tati! Doufám, že vám všechno, co jste pro mě kdy udělali, budu moct jednou nějak oplatit.

ABSTRAKT

Charakteristické helmy u perlooček *Daphnia cucullata*, které zvyšují jejich odolnost proti řadě bezobratlých predátorů, mohou být indukovány jak chemickou, tak mechanickou cestou – kairomony predátorů, ale též slabým náhodným prouděním. Porovnávala jsem odpověď klonů *D. cucullata*, pocházejících ze dvou polabských tůní, které se liší predačními režimy, na oba tyto faktory. Ve větší tůni (Řehačka) je hlavním predátorem perloočka *Leptodora kindtii* a populace *D. cucullata* zde vykazuje typickou cyklomorfózu. V malé tůni (Bezednice) perloočky *D. cucullata* přes přítomnost larev koreter *Chaoborus flavicans* helmy nevytvářejí. V laboratorních experimentech jsem porovnávala reakce klonů *D. cucullata* z těchto dvou tůní na kairomony larev koreter a turbulence. Kairomony indukovaly signifikantně delší helmy u klonů z obou tůní, ale jen klony z velké tůně reagovaly také na turbulenci. Jelikož všechny perloočky v experimentech reagovaly na kairomony larev koreter, předpokládám, že koncentrace kairomonů v malé tůni je zřejmě nedostačující k vytvoření morfologických antipredačních struktur, nebo je zde velké množství alternativní kořisti. Odlišnost reakcí na turbulence naznačuje, že selekce pro klony reagující na turbulence je mnohem silnější ve velké tůni. Ve své práci navrhuji, že klíčovým selektujícím faktorem zodpovědným za odpovědi klonů i cyklomorfózu populací na lokalitách, může být přítomnost dravé perloočky *Leptodora kindtii*, která vytváří svým pohybem ve vodním sloupci velmi výrazné turbulence.

Klíčová slova: fenotypová plasticita, indukovatelné obrany, kairomony, *Daphnia cucullata*, *Chaoborus flavicans*, *Leptodora kindtii*

ABSTRACT

Characteristic high helmets in *Daphnia cucullata*, which increase resistance of *Daphnia* against various invertebrate predators, can be induced by chemical cues released by these invertebrates but also by small-scale turbulence. I evaluated the response of *D. cucullata* to both factors in several clones originating from two riverine pools differing in their predator regime. In a large pool, the dominant invertebrate predator is the cladoceran *Leptodora kindtii*, and the *Daphnia* population there shows a typical cyclomorphosis. In the second (small) pool, *Daphnia* do not produce helmets, despite the presence of the phantom midge larvae *Chaoborus flavicans*. I compared phenotypic changes of *Daphnia cucullata* clones from these pools to *Chaoborus* kairomones and to a small-scale turbulence in laboratory experiments. Kairomones induced significantly longer helmets in clones from both pools; however, only clones from the large pool reacted also to turbulence. As all daphnids in the experiments responded to chemical cues from *Chaoborus*, I assume that either the kairomone dose under natural conditions in the small pool is too low to induce helmets or the phenotypic response of the local population is mediated by other factors. On the other hand, the variation of response to small-scale turbulence suggests that selection in favour of this trait was much stronger in the larger pool. I suggest that the presence of *Leptodora*, which leaves strong turbulent traces while swimming, may be the key factor selecting for the response to turbulence of local clones, and maintenance of cyclomorphosis within the whole population.

Key words: phenotypic plasticity, inducible defences, kairomones, *Daphnia cucullata*, *Chaoborus flavicans*, *Leptodora kindtii*

OBSAH

ÚVOD	6
Fenotypová plasticita ve vodním prostředí.....	6
Fenotypová plasticita perlooček rodu <i>Daphnia</i>	7
Fenotypová plasticita perlooček <i>Daphnia cucullata</i>	10
ÚVOD DO EXPERIMENTÁLNÍ ČÁSTI	14
METODIKA.....	16
Studované lokality	16
Odběry a zpracování terénních vzorků.....	16
Experimenty s klony perlooček <i>Daphnia cucullata</i>	17
Turbulence	18
Kairomony predátorů.....	19
Analýza dat	19
VÝSLEDKY	20
Sezónní změny ve výšce helem	20
Vertikální distribuce perlooček rodu <i>Daphnia</i> a jejich predátorů	20
Vertikální tahy	21
Indukce kairomony larev koreter a turbulencí.....	24
DISKUZE.....	26
Složení zooplanktonu tůní	26
Rozdíl v reakcích klonů z Bezednice a Řehačky v laboratorních podmínkách.....	28
Reakce na larvy koreter <i>Chaoborus flavicans</i>	28
Indukující turbulence – jejich původ a reakce klonů.....	29
ZÁVĚR.....	33
CITOVANÁ LITERATURA	34
PŘÍLOHY	38

ÚVOD

Fenotypová plasticita ve vodním prostředí

Fenotypová plasticita je schopnost organismu měnit fenotyp v odpovědi na změny prostředí. Pro organismus je výhodné, když dokáže modifikovat svou ontogenezi v závislosti na lokálních podmínkách, v nichž se právě nachází. Tato schopnost je při tom zvláště výhodná pro nepohyblivé organismy, jež jsou celoživotně vázány na jedno místo. Setkáváme se s ní tedy v první řadě u rostlin (Pigliucci 1998), v o něco menší míře se však vyskytuje i u živočichů (Gotthard & Nylin 1995).

Ve vodních ekosystémech dochází během sezóny opakovaně k zásadním změnám fyzikálních i chemických podmínek, jež mají za následek neustálé proměny ve složení společenstev vodních organismů. Fenotypová plasticita je ideálním řešením, jak se vypořádat s takto proměnným a heterogenním prostředím a nepředvídatelnými podmínkami. Není tedy divu, že schopností dočasně změnit morfologii, životní strategie či chování disponuje mnoho druhů planktonních organismů včetně perlooček. Často jde o nejrůznější antipredační obrany, vyvolané přítomností chemických signálů asociovaných s predátory, jež jsou perloočky schopny vycítit a následně na ně reagovat. Tyto signály se nazývají kairomony.

Kairomony, stejně jako mnohem známější feromony, patří mezi infochemikálie. Přesněji jsou definovány jako látky příslušné určitému organismu, které v kontaktu s jiným druhem vyvolávají u příjemce behaviorální či fyziologické adaptivně výhodné odpovědi (Dicke & Sabelis 1988). Jak napovídá definice, produkce kairomonů je nevýhodná pro predátora, tudíž by se dala očekávat selekce proti vylučování těchto podnětů. Tato selekce se však nezdá být příliš silná, jelikož produkce kairomonů je ve vodním prostředí velmi rozšířeným fenoménem. Nabízejí se dvě vysvětlení: (1) kairomony jsou pro život predátorů esenciální a možné ztráty způsobené jejich vylučováním nepřevyšují výnos z kořisti; (2) kairomony jsou s predátory asociovány, ale nejsou jimi přímo produkovány (Tollrian & Dodson 1999).

Je nicméně zřejmé, že tyto s predátory asociované látky indukují fenotypové změny u řady planktonních organismů, jako jsou vířníci (Gilbert 1966), perloočky (Krueger & Dodson 1981), některé zelené řasy (Lampert et al. 1994), nálevníci (Wicklow 1997) i bakterie (Jürgens et al. 1999). Pokud by kořist neměla signál, který by ji informoval o přítomnosti daného predátora, musela by se bránit stále. Schopnost reagovat na kairomony umožňuje

bránit se pouze v případě, kdy je riziko predace aktuální. Tento „informační systém“ tedy významně napomáhá k evoluci fenotypové plasticity v nepredikovatelném vodním prostředí.

Přestože role kairomonů v planktonních společenstvech je intenzivně zkoumána již půl století, znalosti o jejich chemické struktuře jsou stále nedostatečné. Gilbert (1966) ve své práci píše, že dravý vířník *Asplanchna* uvolňuje do svého okolí ve vodě rozpustnou látku, na kterou reaguje jeho kořist, vířník *Brachionus calyciflorus*, líhnutím individuí s párem dlouhých pohyblivých trnů, velmi odolných proti predaci. U perlooček podobný mechanismus poprvé zaznamenávají Krueger a Dodson (1981). Ti uvádějí, že látka vylučovaná larvou koretry *Chaoborus americanus* indukuje vytváření rezistentních forem perlooček severoamerického druhu označovaného jako *Daphnia pulex*. První pokusy o přesnější určení struktury kairomonů ovlivňujících perloočky byly prováděny na rybích kairomonech v souvislosti s vyvoláním diurnálních vertikálních migrací. Aktivní složka rybích kairomonů se ukázala být velmi dobře rozpustná ve vodě a netěkavá, s malou molekulární hmotností, neproteinového, středně lipofilního charakteru, stabilní i za extrémních teplot a přes širokou škálu pH (Loose et al. 1993, Tollrian & von Elert 1994, von Elert & Pohnert 2000). Shodné vlastnosti byly zjištěny i u kairomonů larev koreter rodu *Chaoborus* (Hebert & Grewe 1985, Parejko & Dodson 1990, Tollrian & von Elert 1994). To je však vše, co lze v současné době o původu kairomonů predátorů perlooček říci, přes důkladný výzkum nebyla dodnes struktura těchto kairomonů objasněna a není možné měřit jejich koncentraci, na což je třeba pamatovat při plánování experimentů a interpretaci výsledků.

Lze předpokládat, že obranné mechanismy u perlooček aktivují kairomony nespočtu druhů predátorů. Nejvíce jsou však prozkoumány reakce na kairomony larev koreter, ryb a znakoplavek, a to zvláště u rodu *Daphnia* (Dodson 1989, Tollrian & Harvell 1999, Lass & Spaak 2003).

Fenotypová plasticita perlooček rodu *Daphnia*

Cladocera – perloočky (Crustacea, Branchiopoda) – jsou skupinou několika stovek druhů drobných korýšů (Forró et al. 2008). Jako filtrátoři tvoří podstatnou složku potravních řetězců a hrají klíčovou roli v dynamice potravních sítí ve sladkovodním prostředí. Zajišťují čistotu a kvalitu vody v přehradních nádržích a díky svým krátkým životním cyklům, klonálnímu rozmnožování a snadnosti kultivace se staly modelovými organismy v ekologii, ekotoxikologii i populační genetice (Lynch 1983, Dodson 1989, Mort 1991).

Perloočky rodu *Daphnia* disponují mnoha chemicky indukovatelnými antipredačními mechanismy, které lze rozdělit do tří skupin na behaviorální odpovědi, morfologické struktury

a změny v životních strategiích (*life-history*) (Lass & Spaak 2003). Doba uplynulá mezi iniciací adaptivní odpovědi a získání výhod z ní vyplývajících se různí. Může trvat pouze pár sekund (u jednoduchých behaviorálních reakcí), či překonat délku trvání generační doby, jako v případě změn v morfologii. Z behaviorálních mechanismů byla vždy největší pozornost věnována diurnální vertikální migraci (např. van Gool & Ringelberg 1998, Ringelberg 1999), do této skupiny indukovatelných obran patří rovněž diurnální horizontální migrace (Lauridsen & Buenk 1996), *swarming* čili shlukování (Pijanowska & Kowalczewski 1997) a změna citlivosti na mechanické a světelné podněty (Pijanowska et al. 2006). Co se týče přizpůsobení životních strategií, perloočky snižují riziko napadení predátorem např. změnou velikosti primipar. Menší velikost primipar a produkce menších mlád'at v přítomnosti ryb je známým příkladem adaptivní fenotypové plasticity u rodu *Daphnia* (Reede 1995 a 1997). Protože rybí predace selektuje proti větším jedincům (Brooks & Dodson 1965), menší velikost primipar snižuje jejich nápadnost a tím zvyšuje pravděpodobnost jejich přežití do doby narození alespoň prvních mlád'at. Naopak typickou reakcí perlooček na přítomnost larev koreter je zvětšení velikosti primipary a produkce větších mlád'at (Riessen & Sprules 1990, Lüning 1992, Spitze 1992, Walls et al. 1997).

Nejmarkantnější však u perlooček jsou a vždy budou změny v morfologii. Různé výrustky a „anomálie“ v morfologii indukovaných forem jednotlivých druhů jsou patrné již při prvním pohledu do mikroskopu. Pozorovat můžeme dorzální zubovité výběžky čili tzv. *neckteeth* např. u druhů *Daphnia pulex* (Tollrian 1993), *D. longispina* (Brancelj et al. 1996) a *D. sinevi* (Kotov et al. 2006). Dále jakési „trnové koruny“ na hlavách perlooček komplexu *Daphnia atkinsoni* (Petrušek et al. 2009) a ochranné helmy různých tvarů, například u druhů *Daphnia ambigua* (Hebert & Grewe 1985), *D. galeata* (Hanazato 1991), *D. cucullata* (Tollrian 1990), *D. longicephala* (Grant & Bayly 1981) či *D. lumholtzi* (Tollrian 1994).

Klíčovým faktorem pro evoluci rozdílných typů obranných mechanismů u různých druhů rodu *Daphnia* je velikost těla kořisti ve spojení s predátorovou velikostní selektivitou. Znakoplavky (Notonectidae), které se zaměřují na větší kořist (Scott & Mudroch 1983), indukují u své kořisti odpovědi podobné reakcím na kairomony ryb (Riessen 1999), zatímco draví zooplanktonní korýši *Leptodora* nebo *Cyclops* vyvolávají odpovědi podobné reakcím na kairomony larev koreter (Laforsch & Tollrian 2004a). Existuje dokonce rozmezí velikostí, při kterých *D. pulex* vytváří nejzřetelnější a největší *neckteeth*. To se velmi dobře shoduje s rozmezím rozevření lapacího aparátu toho instaru koretry, kterým jsou perloočky v dané chvíli nejvíce ohroženy (Sell 2000). Odpověď perlooček na kombinaci více druhů predátorů na lokalitě bude nejvíce podobná jejich odpovědi na predátora, kterým jsou v daný moment

ohrožovány nejvíce (Wojtal et al. 2003, Van de Meutter et al. 2005). Konečný efekt, jaký bude mít přítomnost více druhů predátorů na reakci kořisti, závisí tedy na míře rizika, kterou jednotliví predátoři představují.

Indukovatelné obrany perlooček rodu *Daphnia* jsou, co se týče typu a rozsahu, značně variabilní. Zatímco rané studie indukovatelných obran sledovaly reakce jediného klonu, současné studie porovnávají více klonů i druhů a poskytují důkazy o tom, že nejen samotná specifická reakce, ale i její variabilita je z ekologického a evolučního hlediska důležitá (např. Weber & Declerck 1997, Boersma et al. 1998). Tuto meziklonální variabilitu poprvé zdůraznili ve své práci Larsson & Dodson (1993) a Boersma et al. (1998) pak ukázali, že klony se nemusí lišit jen v síle reakce, ale i v jejím typu. Další studie již na meziklonální variabilitu pohlížejí jako na důsledek adaptace na predační režimy přirozeného prostředí jednotlivých klonů. Například klony pocházející z habitatů obývaných rybami vykazují v pokusech v laboratoři mnohem výraznější odpovědi na působení rybích kairomonů než klony z lokalit, kde se ryby nevyskytují (De Meester 1996a, Boersma et al. 1999). V pokusech Boeinga et al. (2006) zase reagovaly perloočky pocházející z lokality obývané larvami koreter vzestupnou migrací na kairomony koreter stejně jako na kairomony ryb, přičemž v přítomnosti ryb se za světla dá očekávat spíše migrace sestupná. Tyto výsledky tedy indikují, že lokální adaptace na habitat ovlivňuje reakce perlooček v laboratoři.

Další jev, který je v pokusech nutno brát v úvahu, je tzv. transgenerační, či též maternální efekt. Pokud je *Daphnia cucullata* vystavena působení kairomonů, začne produkovat potomstvo, které se rodí již s utvořenými helmami a je tak od samého počátku svého života mnohem lépe chráněno před predací, než potomstvo perlooček nevystavených působení kairomonů, a dokonce lépe než sama matka (Agrawal et al. 1999). Jde o příklad transgeneračně indukovaných obran, kdy matka na základě podnětů z prostředí, ve kterém žije, produkuje potomky s fenotypem, který by jim měl zajistit zvýšení fitness. Tento efekt se u perlooček uplatňuje zřejmě u většiny morfologických obran, ale i u řady dalších jevů, například při ovlivnění produkce efipii, somatického růstu potomstva a velikosti snůšky (La Montagne & Mc Cauley 2001, Alekseev & Lampert 2001 a 2004). Laboratorní pokusy o indukci morfologických změn stejně výrazných jako ty, které můžeme pozorovat v přírodních populacích, často selhávají (např. Tollrian 1994). Na stejně silnou odpověď je třeba aditivní působení kairomonů a několika dalších faktorů (Laforsch & Tollrian 2004b) a vystavení sledovaných jedinců indukujícímu faktoru po více generací, aby došlo k zesílení transgeneračního efektu (Tanner & Branstrator 2006).

Problematikou indukovatelných obran u perlooček rodu *Daphnia* jsem se již dopodrobna zabývala ve své bakalářské práci (Volemanová, 2007), nyní se více zaměřím na objekt mé diplomové studie – perloočku *Daphnia cucullata*.

Fenotypová plasticita perlooček *Daphnia cucullata*

Daphnia cucullata je evropský druh perloočky, který je v současné době pro vědu zajímavý mimo jiné častou mezidruhovou hybridizací s dalšími druhy komplexu *D. longispina* (Hebert et al. 1989, Spaak 1996, Petrusek et al. 2008), ale je též typickým příkladem pro studium cyklomorfózy. Tyto perloočky totiž během roku vytvářejí na svých hlavách prodloužením hlavového štítu vysoké helmy, které dosahují největších délek v letních populacích a poté se pozvolna zmenšují, až u zimních a jarních populací znovu vymizí. Cyklomorfóza není mezi planktonními organismy výsadou pouze tohoto druhu, ale patří u něj k těm nejnápadnějším. Sezónní změny v morfologii perlooček *D. cucullata* jsou sledovány po více než sto let (Ostwald 1904).

Helmy u druhu *D. cucullata* indukoval kairomony larev koreter poprvé Tollrian (1990), když zavěsil sítě s larvami do pokusných nádob s perloočkami. Sítě znemožnily přímý kontakt predátora a kořisti, avšak umožňovaly pronikání infochemikálií. Laforsch a Tollrian (2004a) dokázali stejným způsobem indukovat helmy pomocí kairomonů larev koreter *Chaoborus flavicans*, dravých perlooček *Leptodora kindtii* a dravých buchaneček rodu *Cyclops*. Helmy jsou tedy multifunkční obrannou strukturou – chrání mladé perloočky zpočátku proti drobnějším predátorům, například proti dravým buchankám, a v pozdějších instarech proti větším velikostně selektivním bezobratlým, jako jsou *Leptodora kindtii*, či larvy koreter. Více predátorů na jedné lokalitě je ve vodním prostředí běžným jevem, a tak může tato „mnohoúčelnost“ přispívat k evoluci podobných indukovatelných obran. Laforsch a Tollrian (2004a) také naměřili snížení úspěšnosti útoku predátorů na indukované formy perlooček. Helmy totiž predátorům znesnadňují uchopení a zpracování kořisti a dávají oběti více času a možností k útěku.

Nejen helmy samotné plní obrannou funkci – pomocí kombinace akustické a elektronové mikroskopie bylo zjištěno, že působením kairomonů larvy *Chaoborus flavicans* se zvyšuje stabilita karapaxu u druhů *D. pulex* a *D. cucullata* až o 350 % (Laforsch et al. 2004). Karapax perlooček se skládá ze dvou epidermálních vrstev, spojených drobnými „sloupky“. Průměr těchto sloupků se u druhu *D. cucullata* po vystavení kairomonům zvětšil na dvojnásobek. Toto rozšíření sloupků zesílilo mechanickou stabilitu celého karapaxu,

přestože zůstala zachována jeho lehkost. Vznikla tak efektivní obrana s minimálními investicemi do materiálu. Přestože byly tyto testy prováděny jen se dvěma druhy perlooček, dá se předpokládat, že podobná skrytá morfologická plasticita bude běžná i u jiných druhů ohrožovaných malými bezobratlými predátory.

Při indukci kairomony v laboratorních podmínkách nedosáhly helmy druhu *D. cucullata* takových délek, kterých jsou perloočky schopny dosáhnout v přírodě. To naznačilo, že kairomony predátorů nejsou jediným faktorem zodpovědným za cyklomorfózu. Laforsch & Tollrian (2004b), vracející se ke studiím Brookse (1947) a Hrbáčka (1959), ověřili, že helmy u *D. cucullata* mohou být indukovány také slabým náhodným prouděním (turbulencí). Ačkoli se v uvedených experimentech jednotlivá zařízení na vytvoření turbulencí lišila, všichni byli při indukci helem úspěšní. Laforsch a Tollrian (2004b) použili ve své studii hned dva typy mechanismů. Oba byly účinné, každý však s jinou intenzitou. S jedním z přístrojů (viz kapitola METODY) se jim dokonce podařilo indukovat helmy extrémně dlouhé – podobně vysoké i vyšší, než perloočky během sezóny vytvářely na odběrové lokalitě. Také Hrbáček dokázal svou metodou překonat výšku helem, které perloočky dosahovaly v přírodě, a Brooks se jí velice přiblížil. Je však nutné zmínit, že používané přístroje vyvolávaly zřejmě silnější turbulence v porovnání s těmi, kterým jsou v přírodních podmínkách perloočky obvykle vystaveny.

Co je však přirozený zdroj turbulence a jaká je výhoda tvoření helem v turbulentních podmínkách? Hrbáček (1959) spekuluje, že je cyklomorfóza spojena s cirkulací vody zapříčiněnou působením větru na vodní hladinu a že helmy poskytují perloočkám hydrodynamickou výhodu při odolávání vzniklému proudu. Jenže nejsilnější pohyby vodního sloupce nastávají během jarního a podzimního míchání, čili přesně v době, kdy se *D. cucullata* objevuje v bezhelmých formách. Laforsch & Tollrian (2004b) proto uvažují, že by indukujícím faktorem mohly být spíše turbulence způsobené třením stratifikovaných mikrovrstev.

V další ze svých studií (Tollrian & Laforsch 2006) se však tito autoři začali podrobněji zabývat myšlenkou, že náhodné mikroturbulence vytvářejí sami predátoři pohyby svých těl. Mechanorecepce je ve vodním prostředí důležitým smyslem. Planktonní organismy za sebou zanechávají hydromechanickou stopu (Gries et al. 1999) a schopnost ji vycítit a vyhodnotit může být dalším způsobem detekce predátora (ale i potencionální kořisti). Například pelagičtí klanonožci jsou podle Hwanga a Sticklera (2001) schopni rozlišit kořist a predátora hydromechanicky, a stejných signálů využívají i při hledání sexuálního partnera (Bagoien & Kiorboe 2005). Na tomto základě se Tollrian a Laforsch (2006) rozhodli založit experiment

jak s umělou, přístrojem vytvářenou turbulencí, tak s turbulencí způsobenou přímo pohyby planktonních organismů – perloočkami *D. magna* a buchankami rodu *Cyclops*. Když je v nádobách oddělili sítkou od perlooček *D. cucullata* (síťka dokázala zabránit šíření turbulencí vytvářených jejich pohyby), mohli pozorovat vliv pouze chemické indukce. V nádobách bez sítky byly pak klony *D. cucullata* vystaveny jak chemickým, tak mechanickým stimulům. Kombinace obou faktorů indukovala výraznější odpovědi v porovnání s každým faktorem zvlášť a helmy dosahovaly maximálních délek objevujících se běžně v přírodních podmínkách. Výsledky rovněž ukázaly, že odpověď na mechanické podněty vydávané vodními bezobratlými je nespecifická, jelikož se helmy zvýšily v reakci nejen na pohyby dravých buchaneček, ale i perlooček *D. magna*.

Podobně založený experiment s dravou perloočkou *Leptodora kindtii* vyústil v úspěšnou indukci helem u perlooček *D. cucullata* (C. Laforsch, ústní sdělení). *Leptodora kindtii* (Cladocera, Haplopoda) je největším druhem z planktonních perlooček s délkou těla až 18 mm (Lunte & Luecke 1990). Štětinky na prvním páru jejích hrudních končetin slouží jako mechanoreceptory k detekci kořisti. Hlava a hrud' tvoří dohromady jakýsi otevřený koš, do kterého je kořist zatlačena pomocí prvních hrudních končetin a furky. *Leptodora* svou kořist aktivně nevyhledává, křížuje vodní sloupec a lapá jedince, kteří zavadí o její mechanoreceptory (Browman et al. 1989). Potravou tohoto zdatného predátora jsou menší druhy pelagiálních perlooček, vířníci a nauplia (Lunte & Luecke 1990, Branstrator & Lehman 1991, Manca & Comoli 1995). V kontextu s perloočkou *D. cucullata* je však nejzajímavější její rozsáhlý pohyb, který vytváří nepřetržitým mácháním dvěma silně vyvinutými anténami (Browman et al. 1989). Tvoří tak okolo sebe v porovnání s ostatními vodními bezobratlými masivní turbulence. Ty by mohly být při vyšších denzitách těchto dravých perlooček významné pro indukci morfologických obran u jejich kořisti. Tento fenomén není doposud důkladněji experimentálně prozkoumán, v budoucnu však bude možná nutné přikládat turbulencím vytvářeným perloočkami *Leptodora kindtii* větší váhu. Pokud by pohyby vodních bezobratlých byly skutečně původem turbulencí, jež vyvolávají tvorbu helem u *D. cucullata*, pak by bylo možné spojit indukci turbulencí i kairomony se schopností rozeznat predátora a s obrannou funkcí jako ultimátním důvodem těchto morfologických změn.

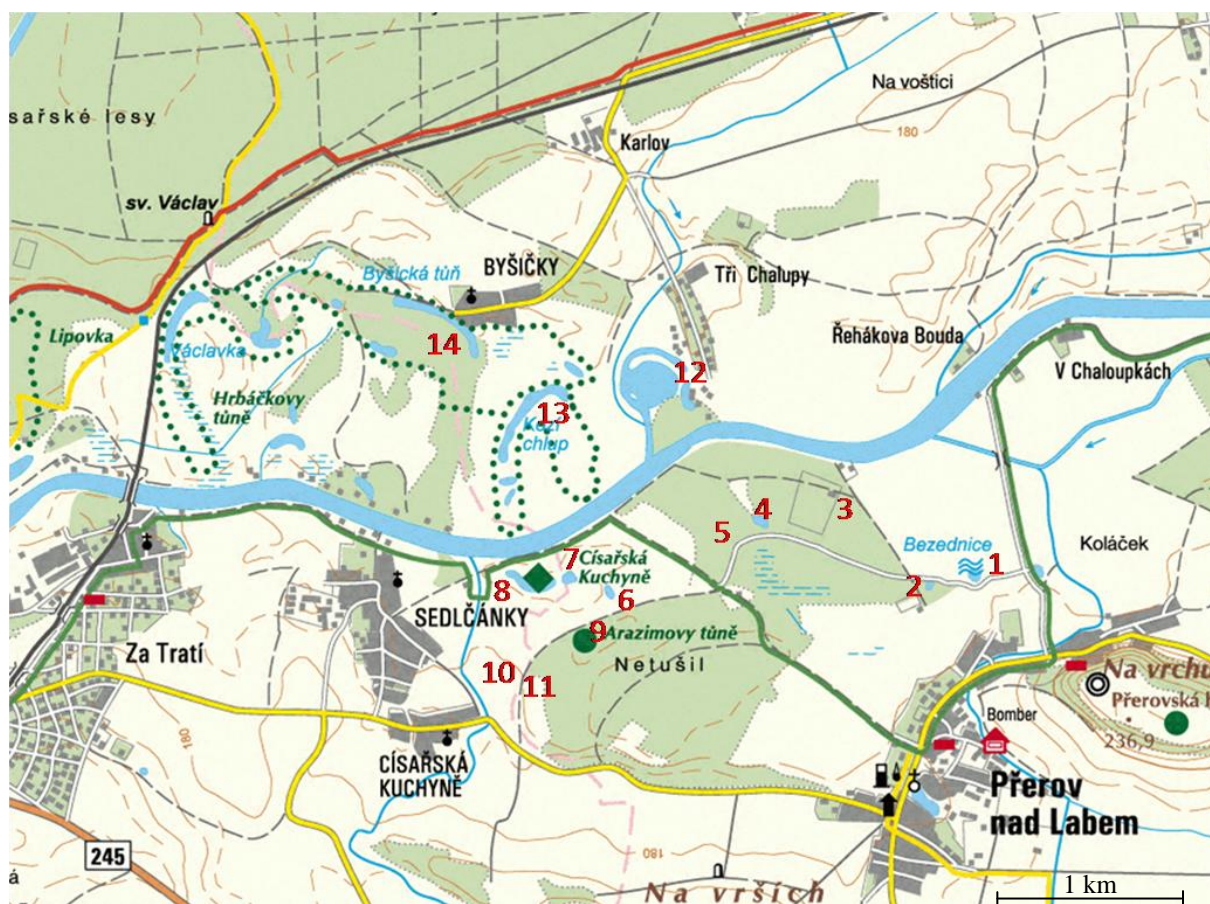
Ve fenotypové plasticitě perlooček *Daphia cucullata* hraje však roli ještě další faktor. Planktonní kořist o přítomnosti predátora informují i chemické látky z napadených, poraněných jedinců. Tyto podněty nejsou v literatuře označovány jako kairomony (nejsou totiž těsně spjaty s predátorem), ale hovoří se o nich jako o výstražných signálech (*alarm signals*) (Pijanowska 1997). Jelikož bývají planktonní organismy při pokusu predátora o útok

často zraněny a mnozí bezobratlí predátoři svou kořist během konzumace drtí, poskytují dané látky, ač nesespecificky, informaci o potenciaálně hrozícím nebezpečí. Už byl pozorován vliv látek z natrávených těl perlooček na morfologii *D. galeata* (Stabell et al. 2003) a u *D. lumholtzi*, *D. longicephala* a konečně i *D. cucullata* způsobilo změny v morfologii přidávání rozdrčených perlooček stejného druhu do média, i když kairomony predátorů měly na tvorbu morfologických struktur znatelně větší vliv (Laforsch et al. 2006). Signifikantní rozdíl ve výškách helem byl naměřen od přidání 20 rozdrčených jedinců na litr.

Nespecifické výstražné signály a mechanické podněty tedy spolu se specifitějšími kairomony mohou perloočkám dohromady poskytovat relativně přesnou informaci o aktuální hrozbě predace.

ÚVOD DO EXPERIMENTÁLNÍ ČÁSTI

Oživení zájmu o fenomén cyklomorfózy u perlooček *D. cucullata* a mnoho zajímavých i překvapivých objevů z posledních let na tomto poli bylo prvotním impulzem pro mou diplomovou práci. Můj první krok vycházel z již zmiňované práce Hrbáčka (1959), který zjistil, že u perlooček *D. cucullata* z tůň Bezednice u Přerova nad Labem cyklomorfóza neprobíhá a s klony pocházejícími z této tůň pak pracoval ve svých experimentech. S cílem zkontrolovat situaci v Bezednici, ale i okolních polabských tůních, jsem 24. června 2006 odebrala vzorky zooplanktonu z celkem čtrnácti lokalit v okolí Přerova nad Labem (obr.1).



Obr. 1: Rozmístění odběrových tůň 1-14. Perloočky *D. cucullata* z tůň č. 1 (Bezednice) a 12 (Řehačka) byly použity v níže popsaných experimentech. Vzdálenost obou tůň činí 1,8 km.

Podrobný seznam nalezených druhů zooplanktonu na jednotlivých lokalitách je součástí přílohy 1. Nepočtenější populace perlooček *D. cucullata* jsem našla v tůních č. 1 (Bezednice) a č. 12 (Řehačka). Nejsilnější cyklomorfózu vykazovaly perloočky z tůní č. 12 a 13. Naopak na odběrových místech č. 1 (Bezednice), 2 a 6 (Poltruba) se vyskytovaly pouze perloočky bez helem. Následuje shrnutí:

Tůně č. 1, 2, 6 – cyklomorfóza nebyla pozorována

7, 8 – helmy pouze ojediněle u některých juvenilních jedinců

12, 13, 14 – cyklomorfóza probíhá

3, 4, 5, 9, 10, 11 – bez výskytu perlooček *D. cucullata*

Z potenciálních predátorů, jejichž přítomnost by u perlooček *D. cucullata* mohla vyvolat morfologické reakce, jsem na odběrových lokalitách č. 12, 13 a 14 našla dravé perloočky *Leptodora kindtii* a ve všech tůních, kde se vyskytovala *D. cucullata*, jsem zároveň zjistila i přítomnost larev koreter. Situace v Bezednici se od Hrbáčkovy studie (1959) nezměnila – vyskytovali se zde jen jedinci bez helem (i přes přítomnost larev koreter). Naopak pro hojný výskyt jedinců s extrémně vysokými helmami mě zaujala tůň Řehačka (predátory jsou tu larvy koreter a perloočky *Leptodora kindtii*).

Proč tedy u perlooček z Bezednice, na rozdíl od Řehačky, cyklomorfóza vůbec neprobíhá? Je možné, že perloočky z Bezednice na kairomony larev koreter jsou schopny reagovat, nicméně koncentrace kairomonů v tůni není dostatečná k indukci obranného mechanismu a jiné faktory podporující tvorbu helem zde chybí. Tyto jiné faktory, přítomné v Řehačce a nepřítomné v Bezednici, mohou dokonce hrát mnohem důležitější roli ve spuštění morfologické reakce, než přítomnost larev koreter.

K otestování výše uvedené hypotézy jsem od počátku léta do podzimu roku 2008 monitorovala vývoj společenstva zooplanktonu v obou tůních a porovnávala denní a noční prostorovou distribuci vybraných druhů. Koncem září 2008 jsem odebrala několik živých perlooček *D. cucullata* z obou tůní a převezla je do chovů na Ludwig-Maximilians-Universität v Mnichově. S náhodně vybranými klony jsem pak založila experiment, ve kterém jsem testovala, budou-li v laboratorních podmínkách perloočky odebrané z Bezednice indukovatelné kairomony koreter či turbulencí a zdali budou reagovat odlišně od klonů z Řehačky, v níž k cyklomorfóze dochází.

METODIKA

Studované lokality

Tůň Bezednice (50°10.207N, 014°49.611E) je malou tůň o ploše 0,4 ha. Objem vody v Bezednici v průběhu roku znatelně kolísá, maximální hloubka se pohybuje okolo 4 m. V letních měsících se prohřívá celý vodní sloupec, teplota se s hloubkou příliš nemění. V horních 0,5 m dochází k přesycení kyslíkem, objem rozpuštěného kyslíku klesá postupně s hloubkou, anoxii nade dnem jsem nezaznamenala.

Tůň Řehačka (50°10.650N, 014°48.451E) je slepým ramenem řeky Labe o rozloze 12,4 ha. Několik metrů od břehu hloubka klesá ke 4 m a dále se již nijak významně nemění. V létě teplota vodního sloupce v Řehačce s hloubkou výrazně klesá, s termoklinou okolo 2,5 m. V horních 0,5 m dochází ke značnému přesycení kyslíkem, u dna k anoxii, rozdíly v nasycení kyslíkem u dna a hladiny jsou zde větší než v Bezednici.

Vzdálenost obou tůní je přibližně 1,8 km. Hladiny obou tůní jsou vystaveny působení větru. Bezednice je nepříliš chráněna slabým porostem z východní strany, Řehačka je obklopena řídkým stromovím, které před větrem tak velkou vodní plochu neuchrání. Obě lokality slouží rybářským organizacím, jež zde zajišťují výsadbu ryb. Do Bezednice je vysazován hlavně kapr a amur, ve významnějším množství pak i štika, candát a úhoř (informace o rybí obsádce byly poskytnuty zástupci rybářských organizací spravující dané lokality).

Odběry a zpracování terénních vzorků

Jednotlivé odběry ve zhruba měsíčních odstupech (26. května, 29. června, 5. srpna, 7. září a 28. října 2008) se skládaly z vertikálního tahu planktonní sítí o velikosti ok 100 μm s Apsteinovým nástavcem, z nichž jsem zjistila kvantitativní složení zooplanktonu, dále pak z odběrů Schindlerovým sběračem z hloubek 0,5 m, 1,5 m a 3 m ke zjištění vertikální distribuce perlooček rodu *Daphnia* a jejich predátorů. Zároveň jsem pomocí sondy YSI 556 MPS (YSI Inc., Yellow Springs, USA) zaznamenávala teplotu vody a nasycení kyslíkem ve vertikálním profilu tůní od hladiny až ke dnu v odstupech 0,5 m. Všechny úkony jsem provedla dvakrát během 24h na obou tůních, jednou za světla (kolem poledne), podruhé za tmy (okolo půlnoci). Vzorky jsem uchovala ve 4% roztoku formalínu.

Množství planktonních organismů v odebraných vzorcích jsem spočítala pomocí Sedgwick-Rafterovy komůrky. U vzorků z vertikálních tahů jsem zaznamenávala početnosti všech přítomných druhů, u vzorků ze Schindlerova sběrače jsem počítala pouze perloočky rodu *Daphnia* a jejich potenciální predátory. Pro porovnání intenzity změn v morfologii

během sezóny jsem spočítala relativní délku helem u 25 náhodně vybraných jedinců *D. cucullata* z jednotlivých odběrových dnů (relativní délka helmy = délka helmy/délka těla × 100).

Experimenty s klony perlooček *Daphnia cucullata*

Z Řehačky i Bezednice jsem 27.zář 2008 odebrala osm klonů perlooček *Daphnia cucullata*, které jsem záhy převezla do chovů v Biocentru LMU München. Druhá příslušnost použitých klonů byla ověřena jak pomocí morfologických znaků, tak i analýzou dvou alozymových lokusů (aminoaspartát transferáza, EC 2.6.1.1 a aldehyd oxidáza, EC 1.2.3.1). Tyto lokusy jsou používány pro určování druhů a mezidruhových hybridů u často hybridizujících evropských druhů komplexu *Daphnia longispina* (např. Seda et al. 2007) a detailní srovnání s dalšími jadernými markery ukázalo, že určení je značně spolehlivé (Dlouhá et al. 2010).

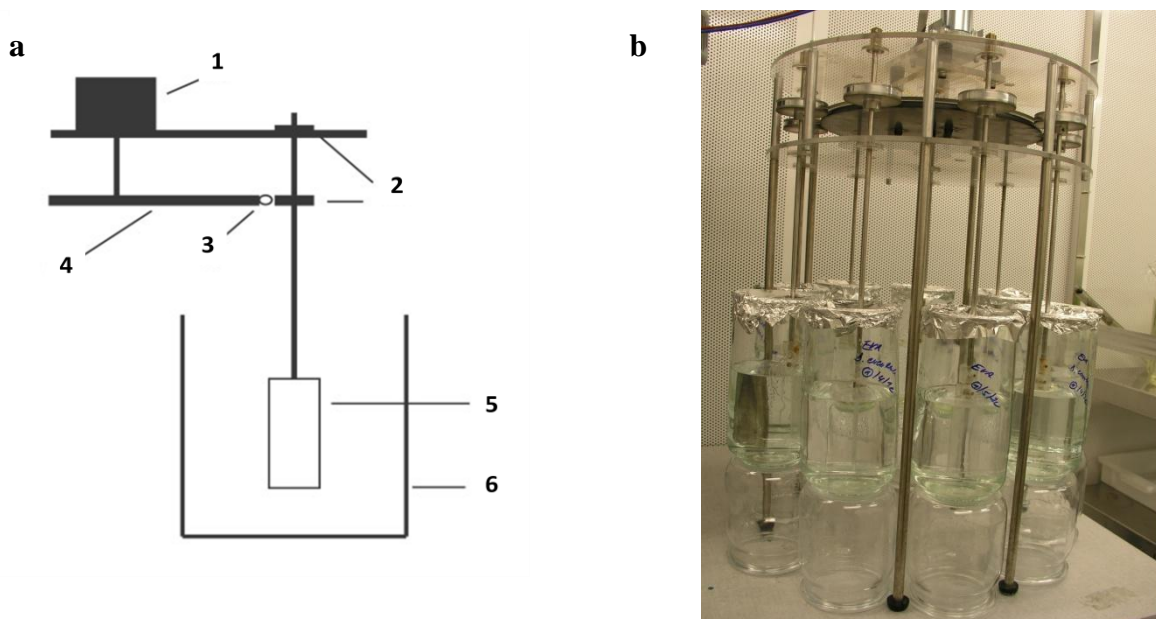
Po několika týdnech odchovu jsem náhodně vybrala tři partenogeneticky namnožené klony z každé tůně a zahájila s nimi experiment. Během pokusů byly perloočky umístěny ve skleněných nádobách obsahujících 1 l speciálního chovného média, jehož složení se velmi podobalo složení média, které ve svých experimentech použili Jeschke a Tollrian (2000). Perloočky byly krmeny obden kulturou řasy *Scenedesmus obliquus*, přičemž koncentrace přidaného uhlíku byla vždy 1,5 mg/l. Médium jsem měnila 1x týdně. Oba experimenty probíhaly za konstantních světelných a teplotních podmínek v klimatizované místnosti (při 20°C a zářivkovém světle – denní režim 16h, noční režim 8h). Na začátku pokusů jsem do každé nádoby vložila osm jedinců stejného klonu s vajíčky ve shodném stádiu vývoje, což zajišťovalo vylíhnutí neonat ve stejnou dobu. Bezprostředně po vylíhnutí další generace jsem z nádob odstraňovala dospělé. S ohledem na transgenerační efekt jsem morfologické parametry měřila až u F3 generace.

Oba experimenty trvaly přibližně pět týdnů. Jelikož jsou perloočky *D. cucullata* mimo své přirozené prostředí velmi citlivé a málo odolné vůči změnám (zvláště při nízkých denzitách), docházelo k častým úhynům. Průměrný počet perlooček v nádobě na konci pokusu byl 7, v několika nádobách došlo dokonce k úhynu všech jedinců. Přeživší perloočky byly změřeny pod binokulární lupou s napojeným digitálním systémem analýzy obrazu (Soft Imaging System, Analysis Pro, Münster, SRN). Zaznamenávanými morfologickými parametry byly délka helmy (definována jako vzdálenost mezi špičkou helmy a horním okrajem složeného oka) a délka těla (definována jako vzdálenost mezi horním okrajem

složeného oka a bází spiny). Pro kompenzaci rozdílů délek helem u jednotlivých velikostních tříd perlooček byla spočítána relativní délka helmy.

Turbulence

Přístroj, který byl použit k vytvoření turbulencí, je ve svém principu shodný s tím, jímž indukovali Laforsch & Tollrian (2004b) u perlooček *D. cucullata* helmy maximálních délek. U tohoto zařízení elektrický motor permanentně otáčí diskem. Na disk je zepředu přichycen kousek silikonové trubky. Ta svým pohybem střídavě pohání devět lopatek z akrylové plastické hmoty (o rozměrech 10 x 3 cm). Lopatky jsou uchyceny na kovových tyčích, jejich hladké otáčení zajišťují připevněná kuličková ložiska. Schéma přístroje je na obr. 2a. Pod lopatky bylo umístěno devět nádob s perloočkami z jedné tůně (tři klony ve třech opakováních). Celý proces jsem zopakovala i s klony z druhé tůně. Devět nádob bez turbulentních podmínek sloužilo jako kontrola, a to zároveň i pro variantu pokusu s larvami koreter.



Obr. 2: (a) Schéma přístroje na vyvolání turbulencí: 1-elektrický motorek, 2-kuličková ložiska, 3-kousek silikonové trubičky, 4-permanentně rotující disk poháněný motorkem, 5-lopatka, 6-pokusná nádoba . Schéma bylo převzato z práce Laforsche a Tollriana (2004 b). (b) fotografie přístroje v průběhu experimentu

Kairomony predátorů

Do každé z devíti nádob (resp. z osmnácti pro obě tůně) jsem umístila deset jedinců čtvrtého instaru larev koreter *Chaoborus flavicans* ve válcovité kleci vyrobené z akrylového tubusu se dnem z nylonové sítky o velikosti ok 100 μm . Ta zajišťovala prostorové oddělení predátora od kořisti a zároveň mezi nimi umožňovala chemickou komunikaci. Larvy jsem krmila každý den neindukovanými perloočkami *D. cucullata* (3 perloočky na larvu). Kukly a mrtvé larvy jsem v průběhu experimentu nahrazovala novými jedinci, klece jsem čistila 3x týdně. Kontroly byly shodné s kontrolami předchozí varianty pokusu. Pokusné nádoby jsou vyobrazeny níže (obr. 3).



Obr. 3: Nádoby pro experiment s kairomony larev koreter. Válcovité „klece“ s larvami koreter jsou zavěšeny na dřívku a částečně ponořeny v médiu s perloočkami.

Analýza dat

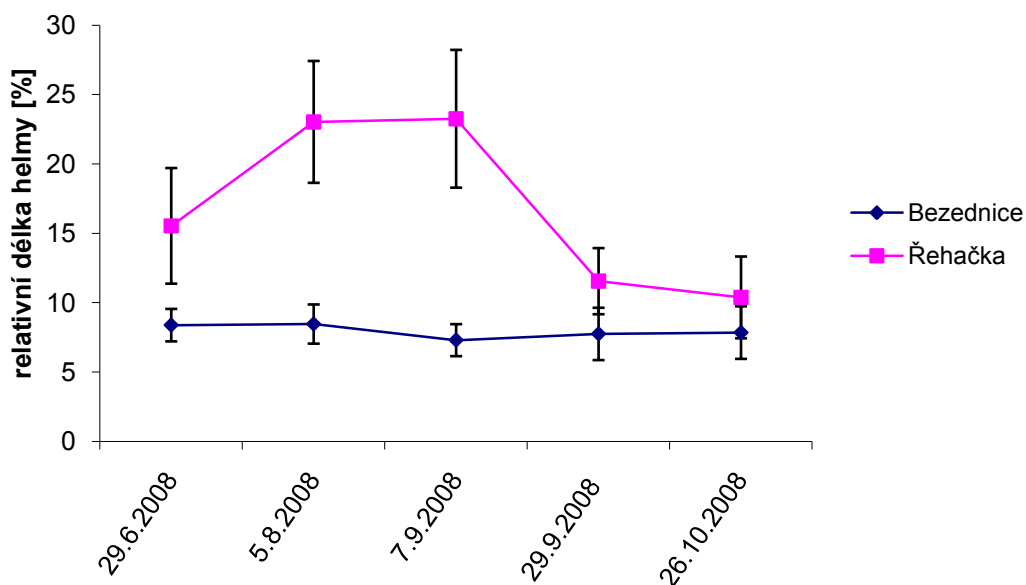
Rozdíly ve velikostech helem perlooček *D. cucullata* mezi odběrovými daty v jednotlivých tůních byly testovány analýzou variance (ANOVA).

Pro jednotlivé experimentální nádoby byla zprůměrována relativní délka helem perlooček. Průměr za každou nádobu byl pro účely statistického testování považován za jedno pozorování, tím byl odstraněn případný vliv pseudoreplikací z jedné experimentální nádoby. V programu R (R: A Language and Environment for Statistical Computing, Vienna, Austria) byl testován efekt turbulence, kairomonů a efekt klonu analýzou split-plot ANOVA s interakcí pro data z obou tůní. Rozdíly mezi jednotlivými variantami pokusu byly následně testovány sérií post-hoc testů s TukeyHSD korekcí pro mnohonásobné testování (Crawley 2007).

VÝSLEDKY

Sezónní změny ve výšce helem

Sezónní vývoj ve výšce helem perlooček *D. cucullata* z obou sledovaných tůních je znázorněn na obr. 4. Zřetelná cyklomorfóza byla zdokumentována u perlooček *D. cucullata* z tůně Řehačka, rozdíly v délkách helem mezi jednotlivými odběrovými daty byly signifikantní (ANOVA: $p < 0,001$), nejvyšší helmy vytvářely tyto perloočky během měsíce srpna. Naopak u perlooček z tůně Bezednice nebyly během sezóny naměřeny žádné výrazné změny v morfologii (ANOVA: $p = 0,052$).



Obr. 4: Průměrné relativní délky helem perlooček *Daphnia cucullata* z tůní Bezednice a Řehačka v průběhu sezóny včetně zobrazených směrodatných odchylek.

Vertikální distribuce perlooček rodu *Daphnia* a jejich predátorů

Buchanky rodu *Cyclops* byly ve dne i v noci rozmístěny v celém vodním sloupci bez známky migračního chování (jako predátoři perlooček rodu *Daphnia* jsou však zřejmě méně významní, viz DISKUZE). Larvy koreter rodu *Chaoborus* o maximální denzitě 0,25 ind/l jsem našla pouze v tůni Bezednice, a to ve třech vzorcích z nočních srpnových a zářijových odběrů. Hojnější byly dravé perloočky *Leptodora kindtii*, které se naopak vyskytovaly pouze v Řehačce ve většině vzorků (nejvyšší denzita 4,6 ind/l). Perloočky *Daphnia cucullata* a ostatní druhy perlooček rodu *Daphnia* (*D. ambigua*, *D. parvula*, *D. galeata*) se taktéž vyskytovaly v celém sledovaném vodním sloupci. Jedinci *Daphnia cucullata* byli hojnější ve vzorcích zpod hladiny či z hloubky 1,5 m, ostatní druhy rodu *Daphnia* převládaly

v hloubkách 1,5 m a 3 m. V Řehačce byla celková denzita organismů i množství rozpuštěného kyslíku ve větších hloubkách nižší v porovnání s Bezednicí. Získaná data v této sekci reprezentují pouze následující dvě tabulky (tab. 1a a 1b). Pro svou rozsáhlost jsou výsledky sezónních odběrů Schindlerovým sběračem spolu se záznamem teplotní a kyslíkové stratifikace panující při odběrech umístěny v příloze 2.

a

BEZEDNICE 7. 9. 2008	DEN			NOC		
denzita [ind/l]	0,5 m	1,5 m	3 m	0,5 m	1,5 m	3 m
<i>Chaoborus flavicans</i>	0	0	0	0	0,25	0,05
<i>Cyclops sp.</i>	25	7	8	9	7	8
<i>Daphnia cucullata</i>	60	33	13	20	44	8
ostatní druhy rodu <i>Daphnia</i>	9	15	20	3	12	6

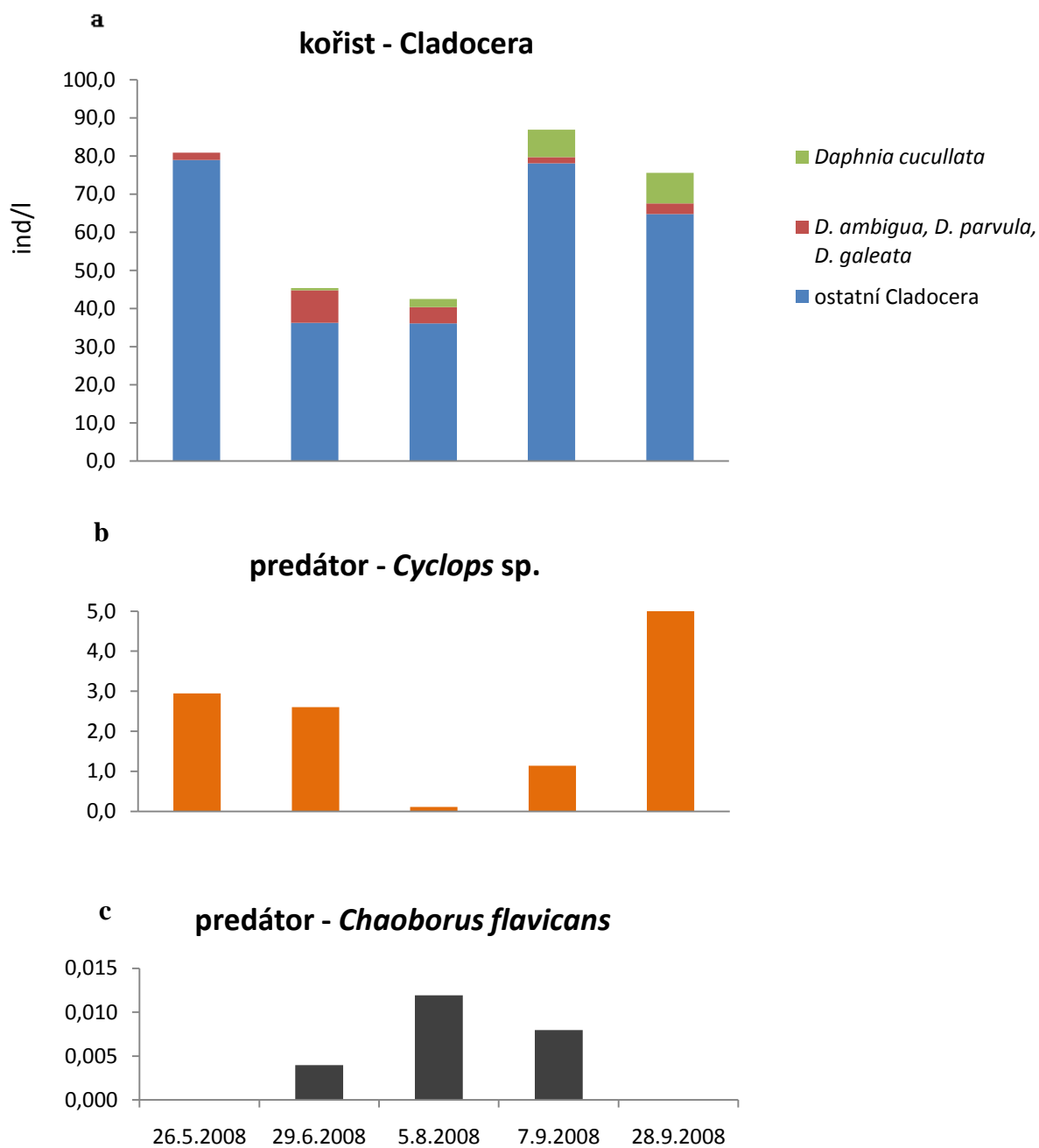
b

ŘEHAČKA 7. 9. 2008	DEN			NOC		
denzita [ind/l]	0,5 m	1,5 m	3 m	0,5 m	1,5 m	3 m
<i>Leptodora kindtii</i>	0	0	0	2	1	0
<i>Cyclops sp.</i>	2	4	0	3	2	0
<i>Daphnia cucullata</i>	17	7	0	33	13	7
ostatní druhy rodu <i>Daphnia</i>	0	0	0	0	0	0

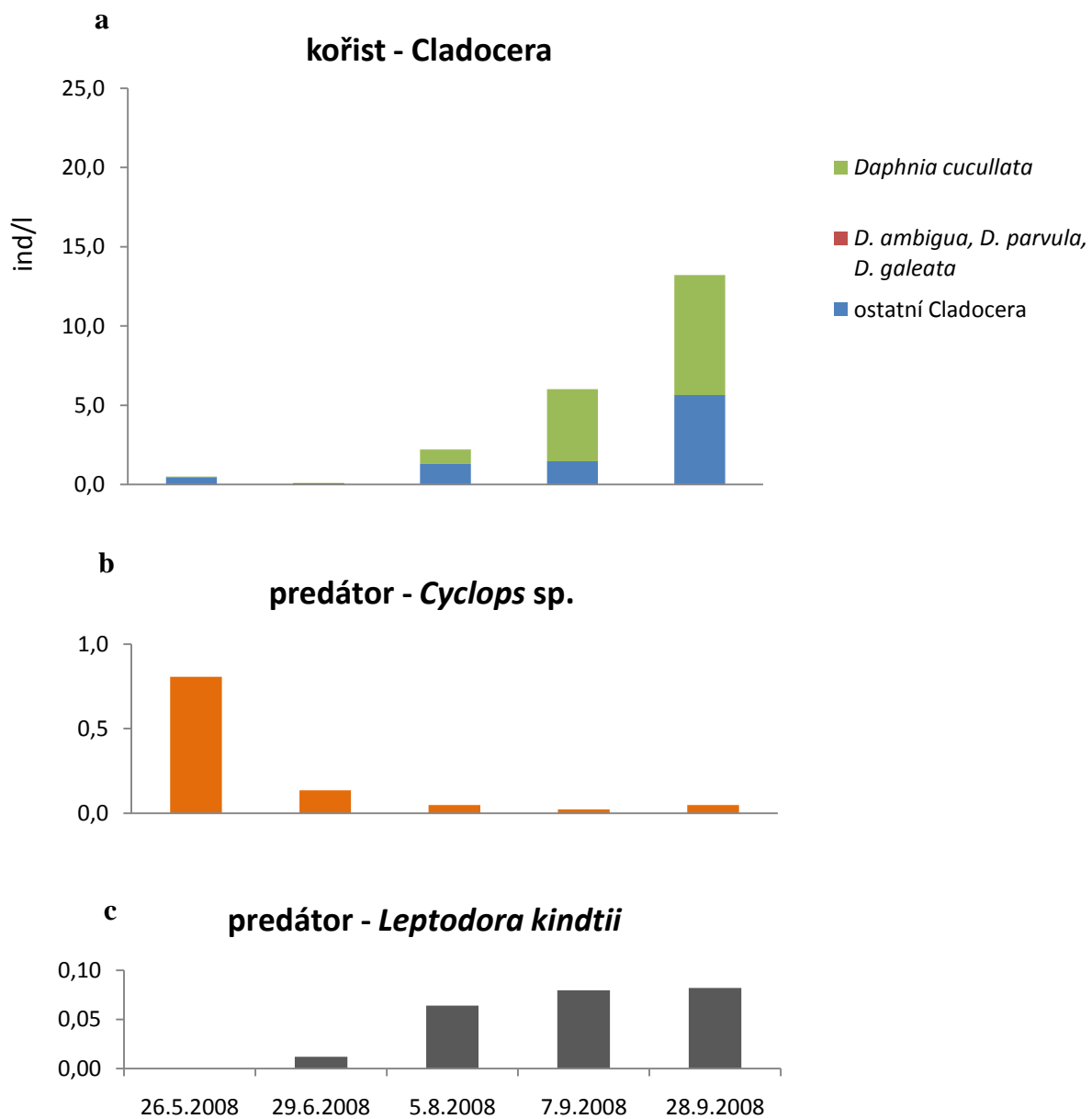
Tab. 1: příklad vertikální distribuce perlooček rodu *Daphnia* a jejich potenciálních predátorů v tůních Bezednice (a) a Řehačka (b), výsledky zářijových odběrů Schindlerovým sběračem roku 2008

Vertikální tahy

Četnosti jednotlivých druhů ve vertikálních tazích jsou zapsány v tabulkách, které jsou součástí přílohy 3. Z těchto dat je níže graficky znázorněno rozložení početností potenciálních predátorů perlooček *D. cucullata* (obr. 5b, c a 6b, c) a jejich kořisti, čili perlooček *D. cucullata* a alternativní kořisti (obr. 5a a 6a). Z dat i grafů lze vyčíst, že v Bezednici je predátorům k dispozici několikanásobně vyšší množství alternativní kořisti oproti Řehačce. Zjevná je i nízká celková denzita korýšů v Řehačce v porovnání s Bezednicí.



Obr. 5: Vertikální tahy z Bezednice: (a) zastoupení perlooček *D. cucullata* a alternativní kořisti jejich predátorů, (b) a (c) početnost potenciálních predátorů perlooček *D. cucullata*



Obr. 6: Vertikální tahy z Řehačky: (a) zastoupení perlooček *D. cucullata* a alternativní kořisti jejich predátorů, (b) a (c) početnost potenciálních predátorů perlooček *D. cucullata*

Indukce kairomony larev koreter a turbulencí

Relativní délky helem v jednotlivých pokusech jsou graficky znázorněny na obrázku 5. Výsledky analýzy split-plot ANOVA prokázaly významnou variabilitu mezi klony (viz též obr. 7), klony se od sebe lišily jak relativní velikostí helem, tak i intenzitou své reakce na podněty ($p < 0,001$). Interakce klon – indukující faktor byla signifikantní ($p < 0,001$).

Zvýšení helem v pokusu s larvami koreter bylo vysoce signifikantní u klonů z obou tůň, silně reagovaly i klony z Řehačky na turbulenci (Tukey HSD, $p < 0,001$ ve všech třech srovnáních). Reakce klonů z Bezednice na turbulenci nebyla signifikantní ($p = 0,28$). Klony z Řehačky a Bezednice tedy reagovaly shodně na kairomony larev koreter ($p = 0,58$) a rozdílně na turbulenci ($p < 0,001$). V Bezednici se od sebe reakce klonů na kairomony koreter a turbulenci lišila ($p < 0,001$), naopak v Řehačce se podobala ($p = 0,99$). Lišily se i relativní velikosti helem kontrolních jedinců z Bezednice od kontrolních jedinců z Řehačky ($p = 0,009$). Podrobný seznam jednotlivých p-hodnot uvádí následující tabulka (tab. 2).

Srovnání v rámci tůně: p-hodnota:

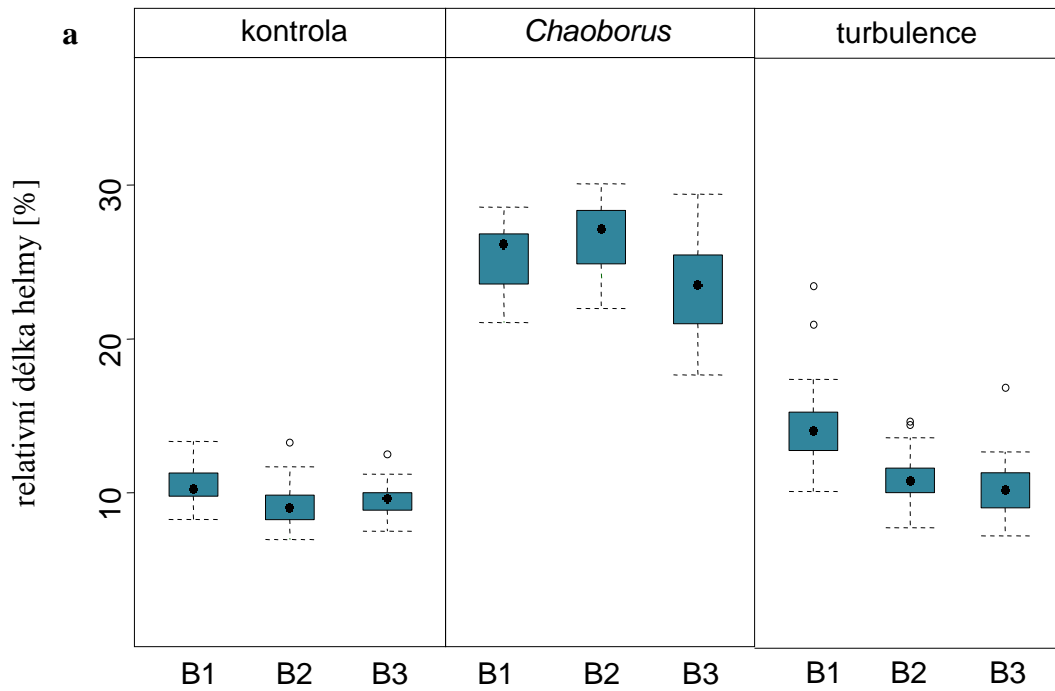
B: <i>Chaoborus</i> -B:kontrola	0.000
B:turbulence-B:kontrola	0.280
B:turbulence-B: <i>Chaoborus</i>	0.000
Ř: <i>Chaoborus</i> -Ř:kontrola	0.000
Ř:turbulence-Ř:kontrola	0.000
Ř:turbulence-Ř: <i>Chaoborus</i>	0.989

Srovnání mezi tůněmi:

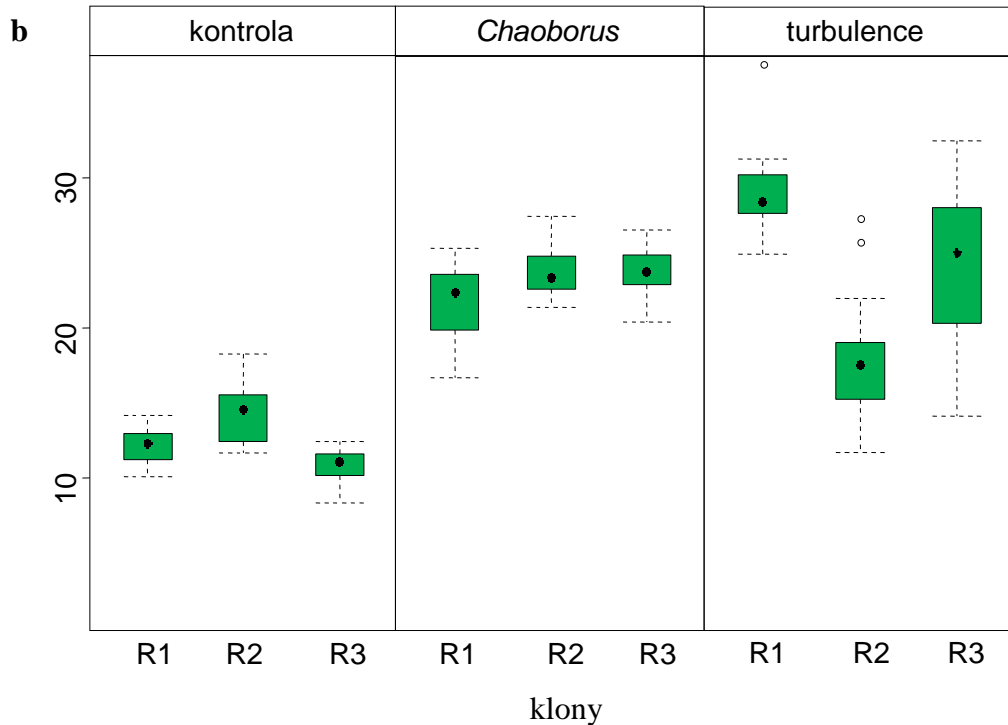
B: <i>Chaoborus</i> -Ř: <i>Chaoborus</i>	0.582
B:turbulence-Ř:turbulence	0.000
Ř:turbulence-B: <i>Chaoborus</i>	0.232
B:kontrola-Ř:kontrola	0.007

Tab. 2: Výsledky Tukey post-hoc testů. Irelevantní srovnání nejsou zobrazena.

Bezednice



Řehačka



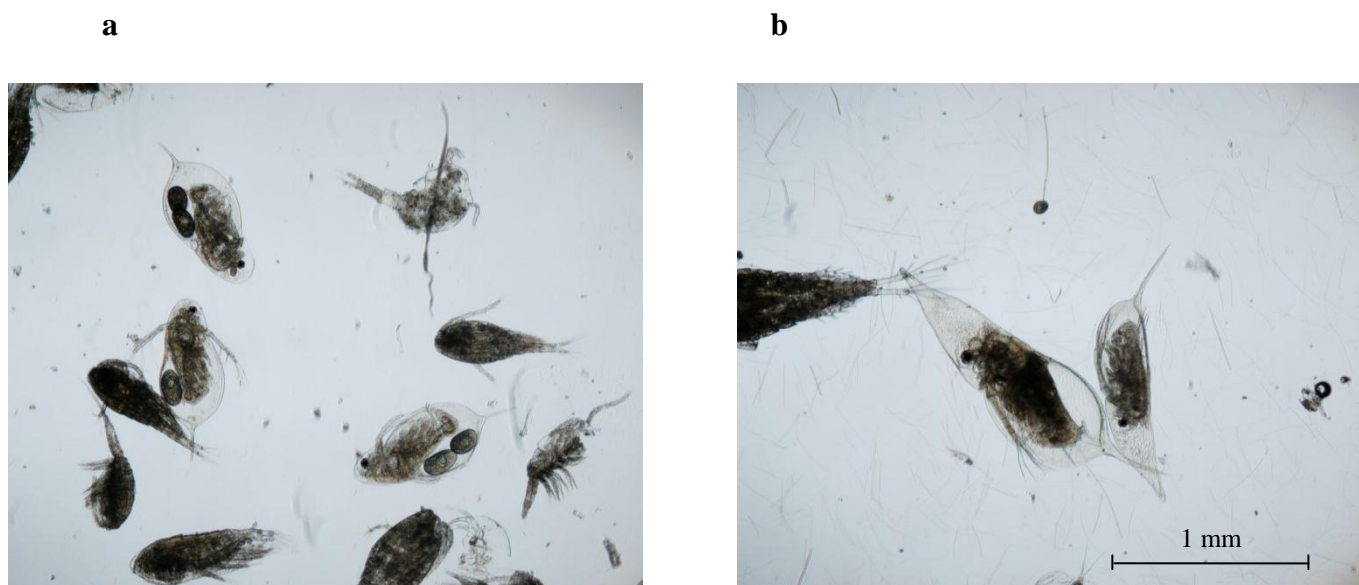
Obr. 7: Grafy relativních délek helem klonů z Bezednice (**a**) a z Řehačky (**b**) na konci experimentu. Černé body reprezentují medián, horní a dolní okraje box-plotů kvartily, čárkovaně je vyznačen rozsah hodnot (s vyloučením odlehlých hodnot, které jsou vyznačeny kroužkem).

DISKUZE

Složení zooplanktonu tůní

Daphnia cucullata je perloočkou s malým průhledným tělem a malou snůškou (Hrbáček 1962), to ji činí silným kompetitorem při velkém predaním tlaku ze strany ryb a zároveň slabým kompetitorem, pokud nejsou ryby na lokalitě přítomny (Weider a Wolf 1991). Podle informací poskytnutých rybářskými organizacemi (MO ČRS Čelákovice a Přerov nad Labem) bylo do Bezednice vysazeno asi 1,2 t ryb, do Řehačky jsou každým rokem vysazovány cca 3 t ryb (do obou tůní jsou vysazováni hlavně kapr, amur, štika, candát, úhoř, ale bezesporu se zde vyskytuje i značné množství „plevelných“ kaprovitých ryb, jež se živí zooplanktonem). O husté rybí obsádce svědčí i druhové složení zooplanktonu v obou tůních, například převaha menších druhů buchanek (*Thermocyclops crassus*, *Thermocyclops oithonoides*, *Mecocyclops leuckartii*) nad větším druhem *Cyclops vicinus*, absence větších druhů perlooček (např. *D. pulicaria* a *D. magna*) a přítomnost malých druhů perlooček rodu *Daphnia*, jakými jsou právě *D. cucullata* a invazní *D. ambigua* a *D. parvula*. I větší *D. galeata* při vyšším predaním tlaku dokáže zmenšit svou velikost na hodnoty plně srovnatelné s americkými druhy (Žofková et al. 2000). V tůni Řehačka byla dokonce po většinu sezóny *D. cucullata* jediným nalezeným druhem rodu *Daphnia* na lokalitě (viz např. obr. 6a), z čehož se dá usuzovat na větší predaní tlak ze strany ryb v Řehačce oproti Bezednici.

Znatelně nízká celková denzita planktonních korýšů v Řehačce zřejmě z dat i z terénních pozorování může být taktéž následkem vysoké predace rybami, další možnou příčinou je i rozsáhlejší vrstva vody s nízkou koncentrací kyslíku. Z dat i z pozorování v terénu je vidět také rozdíl mezi velikostí těl perlooček *D. cucullata* – v Bezednici jsou jedinci celkově drobnější (srovnání na obr. 8), což naznačuje významný predaní tlak od ryb a selekci na hodně malé organismy na lokalitě (které jsou však schopny v případě silného tlaku bezobratlého predátora efektivně zareagovat změnou velikosti, viz níže). Větší velikost perlooček z tůně Řehačka by mohla být kompromisem mezi obranou proti rybám, preferujícím větší perloočky, a proti dravým perloočkám *Leptodora kindtii*, které upřednostňují menší kořist.



Obr. 8: Perloočky *D. cucullata* z letních vzorků z Bezednice (a) a Řehačky (b) při stejném zvětšení

Vzhledem ke koexistenci druhů *D. cucullata* a *D. galeata* na lokalitách byl vysoce pravděpodobný výskyt jejich hybridů. Při počítání jedinců ve vzorcích bylo možné nalézt i jedince s hybridními morfologickými znaky (tito jedinci byli započítáváni mezi „ostatní druhy rodu *Daphnia*“, nebyli však jejich významnou složkou). Na tomto místě považuji za zajímavé zmínit, že podle dosud nepublikovaných výsledků hybridů *D. cucullata* x *galeata* v indukčních pokusech s larvami rodu *Chaoborus* tvořili tím větší helmy, čím víc byli geneticky podobní druhu *D. cucullata* (C. Laforsch, ústní sdělení).

Společným bezobratlým predátorem perlooček *D. cucullata* v Bezednici a Řehačce se zdají být buchanky *Cyclops vicinus*. V indukčních experimentech s kairomony buchanek rodu *Cyclops* reagovala juvenilní stádia perlooček *D. cucullata* vytvořením helmy (Laforsch & Tollrian 2004a). Helmy u perlooček *D. cucullata* se podařilo vyvolat turbulencemi vytvářenými pohyby buchanek rodu *Cyclops*, ale zároveň i perlooček *D. magna* (Tollrian a Laforsch 2006), což naznačuje, že reakce je nespecifická. Buchanky velikosti rodu *Cyclops* se živí se především menší kořistí (Brandl 1998) – vířníky, nauplii, dokonce i řasami (Adrian & Frost 1993, Brandl 2005), malé perloočky jako *Daphnia cucullata* jsou ohroženy pouze v juvenilních stádiích (Gliwicz & Umana 1994, Laforsch & Tollrian 2004a). Navíc *Cyclops vicinus* na lokalitě s vysokou densitou ryb zmenšuje velikost těla (M. Krajíček, ústní sdělení), čímž je snížena i hranice velikostního spektra její potravy. Buchanky *Cyclops vicinus* by tak v porovnání s larvami koreter či perloočkami *Leptodora kindtii* neměly pro perloočky *Daphnia cucullata* představovat hrozbu.

Rozdíl v reakcích klonů z Bezednice a Řehačky v laboratorních podmínkách

Mnoho vodních organismů spoléhá na pasivní transport klidových stádií jako na způsob disperze. Vysoká disperzní kapacita byla prokázána u perlooček, vířníků a mechovek (např. Hairston 1996, Cáceres 1997) a kontrastuje s početnými důkazy genetické diferenciacce mezi sousedícími populacemi (De Meester 1996b). Moje studie je experimentálním důkazem, že perloočky *Daphnia cucullata* z blízkých lokalit, které vykazují jinou dynamiku cyklomorfózy, se jinak se chovají i v laboratorních podmínkách (nebyl prokázán rozdíl v reakci na larev koreter, ale na turbulenci ano), což ukazuje na geneticky podmíněné rozdíly v těchto ekologicky relevantních znacích. Přestože jsou lokality Bezednice a Řehačka blízké, a lze si představit migraci mezi nimi (pomocí ptáků), lokální selekční tlaky a adaptace či prostá početní převaha „domácích“ genotypů mohou udržovat rozdíly mezi jednotlivými populacemi (De Meester et al. 2002).

Reakce na larvy koreter *Chaoborus flavicans*

Ve většině nádrží se larvy rodu *Chaoborus* přes den skrývají u dna a v noci pak vyplouvají do volné vody. Především třetí a čtvrté instary podstupují diurnální vertikální migraci, aby se ve dne vyhnuly svým hlavním predátorům – rybám (Oda & Hanazato 2008). Jejich útočištěm je anoxická vrstva sedimentu, do níž se celým tělem zahrabou a i díky vysoké toleranci k H_2S zde přečkají den (Gosselin & Hare 2003). Ke zjištění přítomnosti larev koreter v nádrži je proto ideální noční odběr. Larvy koreter na lokalitách se mi podařilo odebrat skutečně pouze v noci, kdy jim ze strany vizuálně lovicích ryb hrozí menší nebezpečí.

Při odběrech planktonní sítí ze břehu v roce 2006 jsem zjistila přítomnost larev koreter v Bezednici i v Řehačce. K získání podrobnějších informací o populacích koreter v obou tůních sloužily noční odběry Schindlerovým sběračem a vertikální tahy planktonní sítí v roce 2008, ty však ukázaly na velmi nízkou denzitu těchto predátorů v Bezednici, ve vzorcích z Řehačky se pak larvy koreter neobjevily vůbec (příloha 2). V laboratorních pokusech k úspěšné indukci helem u perlooček *D. cucullata* použil Tollrian (1990) na základě předběžných experimentů 8-10 larev koreter na 1,5 litrů média, Laforsch a Tollrian (2004a) 10 jedinců na stejný objem média, tentýž počet jsem zachovala ve svých experimentech i já. V nich všechny klony z Bezednice i Řehačky reagovaly na kairomony larev koreter vytvářením vysokých helem. Interpretaci výsledků samozřejmě komplikuje fakt, že doposud není možné měřit koncentraci kairomonů. Je však známo, že s větší hustotou predátorů se zintenzivňuje i indukovatelná obranná reakce kořisti (van Gool & Ringelberg 2002). V mých

indukčních pokusech šlo o hustotu 10 jedinců na 1,5 litru, největší naměřená hustota larev v Bezednici byla v přepočtu 0,37 jedince na 1,5 litru. Perloočky si tedy sice schopnost reakce na kairomony zachovaly, ale denzita larev koreter je pravděpodobně nedostatečná ke spuštění obranné reakce. Absence helem by navíc mohla být důležitá i kvůli vysokému predáčnímu tlaku ze strany ryb, kdy při malé denzitě koreter budou menší jedinci ve výhodě.

Riziko predace však závisí jak na denzitách predátora, tak kořisti. Při stejném počtu predátorů má osamocená kořist v porovnání s příslušníky husté populace větší pravděpodobnost, že se s predátorem setká (Hamilton 1971). Výhodnost morfologické obrany se tudíž snižuje se zvyšující se denzitou kořisti (Jeschke 2006). Nemusí se přitom jednat o kořist stejného druhu. Kolaczyk & Wiackowski (1997) demonstrovali, že morfologická odpověď nálevníka *Euplotes* se snížila, pokud byla poskytnuta predátorovi alternativní kořist. Hlavní potravou larev koreter jsou menší druhy perlooček a klanonožců. Loví jedince s velikostí těla 0,5 – 2,5 mm (Parejko 1991). Larvy rodu *Chaoborus* svou kořist aktivně nevyhledávají, jsou to číhající predátoři. Nejde o aktivní selekci kořisti, ale o výsledek dvou protichůdných efektů: pravděpodobnost střetnutí dravé larvy s její potencionální obětí se zvyšuje s velikostí kořisti, zatímco úspěšnost útoku s velikostí kořisti klesá (Pastorok 1981). V případě perlooček *D. cucullata* jsou alternativní kořisti larev koreter v Bezednici i Řehačce druhy perlooček *D. ambigua*, *D. parvula*, *Ceriodaphnia affinis*, *Bosmina longirostris*, či klanonožci rodu *Thermocyclops*. Z analýzy vertikálních tahů je vidět, že larvy koreter mají v Bezednici několikanásobně větší množství alternativní kořisti v porovnání s počtem samotných perlooček *D. cucullata* (obr. 5a). Důvodem, proč netvoří perloočky *D. cucullata* na lokalitě Bezednice helmy, by tak mohlo být kromě již zmíněné nízké denzity predátorů i velké množství alternativní kořisti.

Indukující turbulence – jejich původ a reakce klonů

Ačkoli ve své práci zmiňuji Bezednici jako lokalitu, kde se *D. cucullata* vyskytuje pouze bez helem, Hrbáček (1959) píše, že v malých tůních v okolí Labe je druh *D. cucullata* reprezentován populacemi s nízkými helmami, které se objevují až pozdě k podzimu. Píše také, že tyto nevýrazné helmy mohou být snadno přehlédnutelné. Formy s helmami, které Hrbáček v Bezednici našel, jsou vidět na obrázku 9 pocházejícím ze zmíněné publikace. Při zpracovávání vzorků z Bezednice jsem se s těmito formami perlooček *D. cucullata* nesetkala, to však samozřejmě nevylučuje jejich přítomnost na lokalitě.

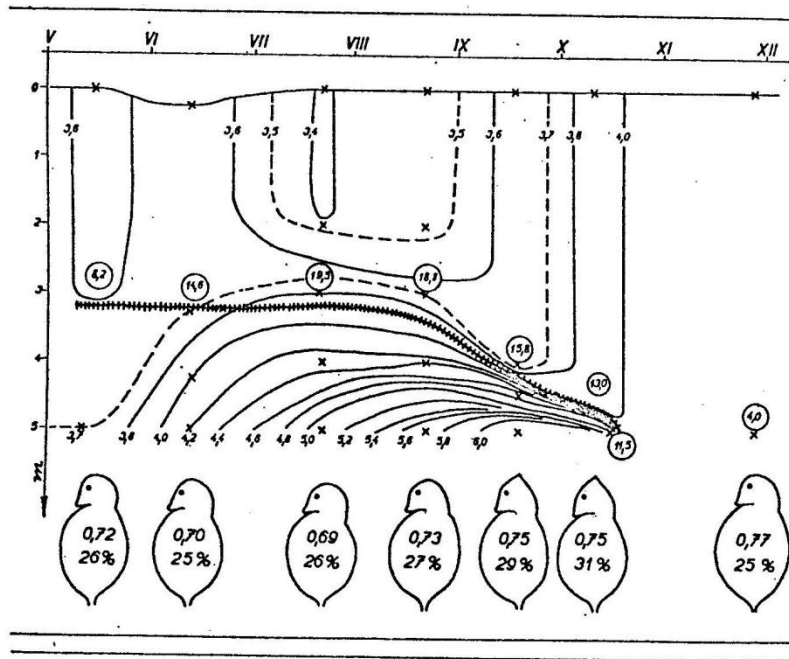


Fig. 1. Bezednice 1955. Depth-time lines of the same alkalinity serving as a criterion of permanent stratification. Numbers in circles indicates the temperature in deep layers of epilimnion. ♂♂ and ♀♀ with ehippia were found only in the sample from 10.X.

Obr. 9: Obrázek vyjmutý z práce Hrbáčka (1959). Vidět jsou formy s nízkými helmami, které našel v Bezednici během září a října 1955. Procenta vyjadřující relativní výšku helem nejsou porovnatelná s údaji v mé práci (délka helmy zde byla měřena od špičky helmy k úrovni rostra, délka těla od úrovně rostra k bazi spiny).

Hrbáčkovi se u perlooček z Bezednice podařilo indukovat helmy turbulencí způsobenou přiváděním vzduchových bublinek do zkumavek. Přestože nedosahovaly takových délek jako u perlooček z velkých rybníků, pořád byly větší, než helmy, které vytvářely perloočky z Bezednice přímo na lokalitě. Hrbáček (1959) dále zkoušel indukovat helmy u perlooček z Bezednice a ze dvou větších rybníků (rozloha přes 10 ha) turbulencí vytvářenou otáčením zkumavek v jakémsi rotujícím bubnu. Touto metodou však vyvolal tvorbu nepatrných helem pouze u jednoho klonu ze sedmnáctihektarového rybníku. Metoda používaná k vytváření turbulencí je tedy zásadní, různé způsoby vyvolávají tvorbu helem s různou intenzitou. Mé výsledky se shodují s Hrbáčkovými v tom, že se mi podařilo indukovat u některých jedinců z Bezednice turbulencí větší helmy, než jsem pozorovala na lokalitě, výsledek však nebyl signifikantní, přestože jsem použila přístroj, s nímž byli Laforsch a Tollrian schopni indukovat helmy maximálních délek.

Helmy u perlooček z Bezednice neobjevil Hrbáček (1959) v létě při nejvyšších teplotách vody, ani při nejvýraznější stratifikaci, ale v době, kdy teplota klesá a epilimnion se stává větším díky podzimní cirkulaci (konkrétně od poloviny září do poloviny října). Usoudil,

že faktorem ovlivňujícím vývoj helem je cirkulace vody způsobená větrem. K tomu ho dovedl i fakt, že ve všech jím studovaných větších rybnících u populací perlooček *D. cucullata* probíhala zřetelná cyklomorfóza, kdežto v malých polabských tůních o ploše pod 1 ha nikoli. Cirkulace vody způsobená větrem o stejné síle je samozřejmě větší v 17 ha rybníce než v malé tůni. Ve mnou ovzorkovaných polabských tůních byly v souladu s touto hypotézou nalezeny perloočky s vysokými helmami ve všech třech velkých tůních po pravé straně řeky, v ostatních menších tůních s rozlohou pod 1 ha cyklomorfóza neprobíhala buď vůbec, nebo byla málo výrazná. Laforsch a Tollrian (2004b) zkoumali ve své studii perloočky *D. cucullata* z dvou podobně velkých jezer. Jezero Thalersee (3,8 ha) je méně vystavené působení větru, přesto v něm probíhá cyklomorfóza. V jezeře Bansee (3,3 ha), více vystaveném působení větru, perloočky tohoto druhu helmy nemají. Ale klony z těchto z dvou větru různě vystavených lokalit reagovaly na přístrojem vytvářenou turbulenci téměř identicky. Proto Laforsch s Tollrianem (2004b) pochybují o tom, že by mikroturbulence indukující tvorbu helem byly zapříčiněny větrem rozpořhovaným vodním sloupcem a ve své další práci (Tollrian & Laforsch 2006) uvádějí jako možný původ turbulencí pohyby bezobratlých planktonních živočichů.

V tůni Řehačka cyklomorfóza probíhá (obr. 4). Larvy koreter jsem v ní při odběrech v roce 2008 nenalezla vůbec. Co je tedy zodpovědné za intenzivní tvorbu helem v letních měsících? Jaký indukující faktor chybí v Bezednici, ale vyskytuje se v Řehačce? Mohla by jím být přítomnost dravé perloočky *Leptodora kindtii*, která může výrazně ovlivňovat strukturu planktonního společenstva (Wright 1965, Lunte & Luecke 1990, Branstrator & Lehman 1991, Pichlová & Brandl 2003). Potravou tohoto zdatného predátora jsou nejčastěji právě menší druhy pelagiálních perlooček (rod *Daphnia*, *Bosmina*, *Diaphanosoma*, *Ceriodaphnia*), vířníci a nauplia (Lunte & Luecke 1990, Branstrator & Lehman 1991, Manca & Comoli 1995). Klanonožce uloví *Leptodora* zřídka, mají totiž vysokou únikovou rychlost, která jim umožňuje vyhnout se kontaktu s tímto predátorem, perloočky rodu *Daphnia* jsou oproti nim při úniku mnohem pomalejší (Browman et al. 1989). Velikost kořisti, kterou je schopna *Leptodora* požívat závisí na velikosti „koše“, do něhož kořist chytá (Herzig & Auer 1990). Helmy perlooček *D. cucullata* mohou znesnadnit dravci manipulaci s kořistí a zvýšit její možnost úniku, podobně jako ve studii Hellstenové et al. (1999), kdy predaci perloočkami *Leptodora* lépe odolávaly druhy rodu *Bosmina* s „extrémnější morfologií“.

Perloočky dovedou stejně jako klanonožci detekovat hydrodynamické disturbance, které okolní organismy vytváří svými pohyby – Tollrian a Laforsch (2006) ukázali, že

Daphnia cucullata reaguje vytvořením helmy na mechanické podněty pocházející od planktonních korýšů *Cyclops sp.* a *Daphnia magna*, později se jim totéž podařilo právě i s perloočkou *Leptodora kindtii* (C. Laforsch, ústní sdělení; k úspěšné indukci helem postačilo 5 jedinců na 1 litr média). Na přítomnost r. *Leptodora* v Řehačce tak mohou upozorňovat perloočky *Daphnia cucullata* kromě kairomonů i turbulence vytvářené pohyby tohoto dravce. V pokusu s turbulencí jsem zaznamenala výrazné zvýšení helem u perlooček z Řehačky, u perlooček z Bezednice nebyla reakce signifikantní. V Řehačce zřejmě díky přítomnosti predátora *Leptodora* existuje selekce proti klonům nereagujícím na turbulenci, zatímco v Bezednici takovýto selekční tlak chybí. Podle Šrámka-Huška et al. (1962) je *Leptodora kindtii* typický plankton, jež nalezneme jen ve volné vodě na středu jezer, rybníků, přehrad a větších starých ramen. Z mapky na obrázku 1 a z tabulky druhového složení planktonu v příloze 1 lze vyčíst, že se perloočka *Leptodora kindtii* vyskytovala ve všech velkých tůních, a že v těchto tůních zároveň probíhala cyklomorfóza. Hrbáček (1959) přítomnost forem s helmami spojoval s větší vodní plochou a tudíž i většími větry způsobenými pohyby vody, stejně by se ale dala velikost lokality spojit s výskytem dravých perlooček *Leptodora kindtii*. Spíše než Hrbáčkovu ideu, že indukující turbulence jsou způsobeny větrem a perloočky s helmami snadněji odolávají proudům vody, podporují mé výsledky spojení turbulencí se schopností rozeznat predátora a s obrannou funkcí jako ultimátním důvodem vytváření helem.

ZÁVĚR

Má diplomová práce byla zaměřena hlavně na problematiku cyklomorfózy perlooček *Daphnia cucullata* a jí indukujících faktorů. Své výsledky jsem diskutovala především s na tomto poli důležitými pracemi Hrbáčka (1959), Laforsche a Tollriana (2004b) a Tollriana a Laforsche (2006), ze kterých jsem také vycházela při plánování experimentů. Hrbáček (1959) poprvé zmiňuje cyklomorfózu perlooček *D. cucullata* v souvislosti s turbulencemi, Laforsch a Tollrian (2004b) se k Hrbáčkově studii vrací s účinným přístrojem na vyvolání turbulencí dostačujících k indukci extrémně vysokých helem a zpochybňují roli větru při zapříčinění těchto turbulencí, a nakonec jako jejich příčinu uvádějí pohyby některých planktonních organismů (Tollrian a Laforsch 2006). Já ve své práci poukazuji na pravděpodobně velký význam dravých perlooček *Leptodora kindtii* při indukci morfologické obrany u *D. cucullata* a poprvé spojuji indukci turbulencí s tímto predátorem.

K dalšímu podpoření mých výsledků a mnou vyslovených hypotéz by mohlo například přispět ovzorkování většího počtu různě velkých tůní se zaměřením na denzitu dravé *L. kindtii*, perlooček *D. cucullata* a intenzitu její cyklomorfózy. Bylo by též zajímavé zjistit, jak by reagovaly klony z Bezednice a z Řehačky na kairomony perlooček *L. kindtii* i na jejich pohyb v laboratorních podmínkách. Ale vzhledem k mým zkušenostem s perloočkou *D. cucullata* v laboratoři (velmi vysoká a naprosto nepredikovatelná mortalita během experimentů) a informacím z literatury o též vysoké mortalitě *L. kindtii* mimo její přirozený habitat (Pichlová et al. 2004) si dovoluji tvrdit, že případná realizace navrhovaných experimentů bude velmi náročná.

CITOVANÁ LITERATURA

- Adrian R. & Frost T. M. (1993) Omnivory in cyclopoid copepods: comparison of algae and invertebrates as food for three, differently sized species. *Journal of Plankton Research*, **15**, 643–658
- Agrawal A. A., Laforsch C. & Tollrian R. (1999) Transgenerational induction of defences in animals and plants. *Nature*, **401**, 60-63
- Alekseev V. & Lampert W. (2001) Maternal control of resting-egg production in *Daphnia*. *Nature*, **414**, 899-901
- Alekseev V. & Lampert W. (2004) Maternal effects of photoperiod and food level on life history characteristics of the cladoceran *Daphnia pulicaria* Forbes. *Hydrobiologia*, **526**, 225-230
- Bagoien E. & Kiørboe T. (2005) Blind dating—mate finding in planktonic copepods III. Hydromechanical communication in *Acartia tonsa*. *Marine Ecology Progress Series*, **300**, 129–133
- Boeing W. J., Ramcharan C. W. & Riessen H. P. (2006) Multiple predator defence strategies in *Daphnia pulex* and their relation to native habitat. *Journal of Plankton Research*, **28**, 571-584
- Boersma M., De Meester L. & Spaak P. (1999) Environmental stress and local adaptation in *Daphnia magna*. *Limnology and Oceanography*, **44**, 393-402
- Boersma M., Spaak P. & De Meester L. (1998) Predator-mediated plasticity in morphology, life history, and behavior of *Daphnia*: the uncoupling of responses. *The American Naturalist*, **152**, 237-248
- Brancelj A., Celhar T. & Sisko M. (1996) Four different head shapes in *Daphnia hyalina* (Leydig) induced by the presence of larvae of *Chaoborus flavicans* (Meigen). *Hydrobiologia*, **339**, 37-45
- Brandl Z. (1998) Life strategy and feeding relations of *Cyclops vicinus* in two reservoirs. *International Review of Hydrobiology*, **83**, 381-388
- Brandl Z. (2005) Freshwater copepods and rotifers: predators and their prey. *Hydrobiologia*, **546**, 475-489
- Branstrator D. K. & Lehman J. T. (1991) Invertebrate predation in Lake Michigan: Regulation of *Bosmina longirostris* by *Leptodora kindtii*. *Limnology and Oceanography*, **36**, 483-495
- Brooks J.L. (1947) Turbulence as an environmental determinant of relative growth in *Daphnia*. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **33**, 141-148
- Brooks J. L. & Dodson S. I. (1995) Predation body size and composition of plankton. *Science*, **150**, 28-35
- Browman H. I., Kruse S. & O'Brien W. J. (1989) Foraging behavior of the predaceous cladoceran, *Leptodora kindtii*, and escape responses of their prey. *Journal of Plankton Research*, **11**, 1075-1088
- Cáceres C.E. (1997) Dormancy in the invertebrates. *Invertebrate Biology*, **116**, 371–383
- Crawley, M.J. (2007) *The R Book*. John Wiley & Sons Ltd, Chichester
- De Meester L. (1996a) Evolutionary potential and local genetic differentiation in a phenotypically plastic trait of a cyclical parthenogen, *Daphnia magna*. *Evolution*, **50**, 1293-1298
- De Meester L. (1996b) Local genetic differentiation and adaptation in freshwater zooplankton populations: patterns and processes. *Ecoscience*, **3**, 385–399
- De Meester L., Gómez A., Okamura B. & Schwenk K. (2002) The Monopolization Hypothesis and the dispersal-gene flow paradox in aquatic organisms. *Acta Oecologica - International Journal of Ecology*, **23**, 121–135
- Dicke M. & Sabelis M.W. (1988) Infochemical terminology: Based on cost-benefit analysis rather than origin of compounds? *Functional ecology*, **2**, 131-139
- Dlouhá S., Thielsch A., Kraus R. H. S., Seda J., Schwenk K. & Petrusek A. (2010) Identifying hybridizing taxa within the *Daphnia longispina* species complex: a comparison of genetic methods and phenotypic approaches. *Hydrobiologia*, **643**, 107–122
- Dodson S.I. (1989) The ecological role of chemical stimuli for the zooplankton: predator-induced morphology in *Daphnia*. *Oecologia*, **78**, 361-367
- Forró L., Korovchinsky N. M., Kotov A. A. & Petrusek A. (2008) Global diversity of cladocerans (Cladocera; Crustacea) in freshwater. *Hydrobiologia*, **595**, 177-184
- Gilbert J.J. (1966) Rotifer ecology and embryological induction. *Science*, **151**, 1234-1237
- Gliwicz Z. M. & Umana G. (1994) Cladoceran body size and vulnerability to copepod predation. *Limnology and Oceanography*, **39**, 419-424
- Gosselin A. & Hare L. (2003) Burrowing behavior of *Chaoborus flavicans* larvae and its ecological significance. *Journal of the North American Benthological Society*, **22**, 575-581
- Gotthard K. & Nylin S. (1995) Adaptive plasticity and plasticity as an adaptation - a selective review of plasticity in animal morphology and life-history *Oikos*, **74**, 3-17
- Grant J. W. G. & Bayly I. A. E. (1981) Predator induction of crest in morphs of the *Daphnia carinata* complex. *Limnology and Oceanography*, **26**, 201-218
- Gries T., Johnk K., Fields D. & Strickler J. R. (1999) Size and structure of 'footprints' produced by *Daphnia*: impact of animal size and density gradients. *Journal of Plankton Research*, **21**, 509-523
- Hairston N.G. (1996) Zooplankton egg banks as biotic reservoirs in changing environments. *Limnology and Oceanography*, **41**, 1087–1092.

- Hamilton W.D. (1971) Geometry for selfish herd. *Journal of Theoretical Biology*, **31**, 295-311
- Hanazato T. (1991) Induction of development of high helmets by a *Chaoborus*-released chemical in *Daphnia galeata*. *Archiv für Hydrobiologie*, **122**, 167-175
- Hebert P. D. N., Schwartz S. S. & Hrbáček J. (1989) Patterns of genotypic diversity in Czechoslovakian *Daphnia*. *Heredity*, **62**, 207-216
- Hebert P. D. N. & Grewe P.M. (1985) *Chaoborus*-induced shifts in the morphology of *Daphnia ambigua*. *Limnology and Oceanography*, **30**, 1291-1297
- Hellsten M., Lagergren R. & Stenson J. (1999) Can extreme morphology in *Bosmina* reduce predation risk from *Leptodora*? An experimental test. *Oecologia*, **118**, 23-28
- Hrbáček J. (1959) Circulation of water as main factor influencing the development of helmets in *Daphnia cucullata* Sars. *Hydrobiologia*, **13**, 170-185
- Hwang J-S. & Stickler R. (2001) Can copepods differentiate prey from predator hydromechanically? *Zoological Studies*, **40**, 1-6
- Jeschke J.M. (2006) Density-dependent effects of prey defenses and predator offenses. *Journal of Theoretical Biology*, **242**, 900-907
- Jeschke J. M. & Tollrian R. (2000) Density-dependent effects of prey defences. *Oecologia*, **123**, 391-396
- Jürgens K., Pernthaler J., Schalla S. & Amann R. (1999) Morphological and compositional changes in a planktonic bacterial community in response to enhanced protozoan grazing. *Applied and Environmental Microbiology*, **65**, 1241-1250
- Kolaczyk A. & Wiackowski K. (1997) Induced defence in the ciliate *Euplotes octocarinatus* is reduced when alternative prey are available to the predator. *Acta Protozoologica*, **36**, 57-61
- Kotov A. A., Ishida S. & Taylor D. J. (2006) A new species in the *Daphnia curvirostris* (Crustacea: Cladocera) complex from the eastern Palearctic with molecular phylogenetic evidence for the independent origin of neckteeth. *Journal of Plankton Research*, **28**, 1067-1079
- Krueger D. A. & Dodson S. I. (1981) Embryological induction and predation ecology in *Daphnia pulex*. *Limnology and Oceanography*, **26**, 219-223
- Laforsch C. & Tollrian R. (2004a) Inducible defenses in multipredator environments: Cyclomorphosis in *Daphnia cucullata*. *Ecology*, **85**, 2302-2311
- Laforsch C. & Tollrian R. (2004b) Extreme helmet formation in *Daphnia cucullata* induced by small-scale turbulence. *Journal of Plankton Research*, **26**, 81-87
- Laforsch C., Beccara L., & Tollrian R. (2006) Inducible defenses: The relevance of chemical alarm cues in *Daphnia*. *Limnology and Oceanography*, **51**, 1466-1472
- Laforsch C., Ngwa W. & Grill W. (2004) An acoustic microscopy technique reveals hidden morphological defenses in *Daphnia*. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **101**, 15911-15914
- LaMontagne J. M. & McCauley E. (2001) Maternal effects in *Daphnia*: what mothers are telling their offspring and do they listen? *Ecology Letters*, **4**, 64-71
- Lampert W., Rothhaupt K.O., & von Elert E. (1994) Chemical induction of colony formation in a green alga (*Scenedesmus acutus*) by grazers (*Daphnia*). *Limnology and Oceanography*, **39**, 1543-1550
- Larsson P. & Dodson S. (1993) Chemical communication in planktonic animals. *Archiv für Hydrobiologie*, **129**, 129-155
- Lass S. & Spaak P. (2003) Chemically induced anti-predator defences in plankton: a review. *Hydrobiologia*, **491**, 221-239
- Lauridsen T. L. & Buenk I. (1996) Diel changes in the horizontal distribution of zooplankton in the littoral zone of two shallow eutrophic lakes. *Archiv für Hydrobiologie*, **137**, 161-176
- Lellák J. & Kubiček F. (1972)
- Loose C.J., von Elert E. & Dawidowicz P. (1993) Chemically-induced diel vertical migration in *Daphnia*: A new bioassay for kairomones exuded by fish. *Archiv für Hydrobiologie*, **126**, 329-337
- Lüning J. (1992) Phenotypic plasticity of *Daphnia pulex* in the presence of invertebrate predators: morphological and life history responses. *Oecologia*, **92**, 383-390
- Lunte C. C. & Luecke C. (1990) Trophic interactions of *Leptodora* in lake Mentoda. *Limnology and Oceanography*, **35**, 1091-1100
- Lynch M. (1983) Ecological genetics of *Daphnia pulex*. *Evolution*, **37**, 358-374
- Manca M. & Comoli P. (1995) Seasonal change in size of the feeding basket of *Leptodora kindtii* (Focke) in Lago Maggiore as related to variations in prey size selection. *Limnology and Oceanography*, **40**, 834-838
- Mort M.A. (1991) Bridging the gap between ecology and genetics: The case of freshwater zooplankton. *Trends in Ecology & Evolution*, **6**, 41-45
- Oda S. & Hanazato T. (2008) Diel vertical migration patterns in two populations of *Chaoborus flavicans* larvae (Diptera: Chaoboridae) in response to fish kairomones. *Journal of Limnology*, **67**, 93-99

- Ostwald W. (1904) Experimentelle Untersuchungen über den Saisonpolymorphismus bei Daphniiden. in *Development Genes and Evolution*, **18**, 415-451
- Parejko K. (1991) Predation by *Chaoborids* on typical and spined *Daphnia pulex*. *Freshwater Biology*, **25**, 211-217
- Parejko K. & Dodson S.I. (1991) The evolutionary ecology of an antipredator reaction norm: *Daphnia pulex* and *Chaoborus americanus*. *Evolution*, **45**, 1665-1674
- Pastorok R.A. (1981) Prey vulnerability and size selection by *Chaoborus* larvae. *Ecology*, **62**, 1311-1324
- Petrusek A., Seda J., Machacek J., Ruthova S. & Smilauer P. (2008) *Daphnia* hybridization along ecological gradients in pelagic environments: the potential for the presence of hybrid zones in plankton. *Philosophical Transactions of the Royal Society B-Biological Sciences*, **363**, 2931-2941
- Petrusek A., Tollrian R., Schwenk K., Haas A. & Laforsch C. (2009) A "crown of thorns" is an inducible defense that protects *Daphnia* against an ancient predator. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **106**, 2248-2252
- Pigliucci M. (1998) Developmental phenotypic plasticity: where internal programming meets the external environment. *Current Opinion in Plant Biology*, **1**, 87-91
- Pichlová R. & Brandl Z. (2003) Predatory impact of *Leptodora kindtii* on zooplankton community in the Slapy Reservoir. *Hydrobiologia*, **504**, 177-184
- Pichlová R., Weber A. & Gosser B. (2004) *Leptodora kindtii* survival in the laboratory. *Aquatic Ecology*, **38**, 537-546
- Pijanowska J. (1997) Alarm signals in *Daphnia*? *Oecologia*, **112**, 12-16
- Pijanowska J., Dawidowicz P. & Weider L. J. (2006) Predator-induced escape response in *Daphnia*. *Archiv für Hydrobiologie*, **197**, 77-87
- Pijanowska J. & Kowalczewski A. (1997) Predators can induce swarming behaviour and locomotory responses in *Daphnia*. *Freshwater Biology*, **37**, 649-656
- Reede T. (1995) Life-history shifts in response to different levels of fish kairomones in *Daphnia*. *Journal of Plankton Research*, **17**, 1661-1667.
- Reede T. (1997) Effects of neonate size and food concentration on the life history responses of a clone of the hybrid *Daphnia hyalina* x *galeata* to fish kairomones. *Freshwater Biology*, **37**, 389-396
- Riessen H.P. (1999) Predator-induced life history shifts in *Daphnia*: a synthesis of studies using meta-analysis. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **56**, 2487-2494
- Riessen H. P. & Sprules W. G. (1990) Demographic costs of antipredator defenses in *Daphnia pulex*. *Ecology*, **71**, 1536-1546
- Ringelberg J. (1999) The photobehaviour of *Daphnia* spp. as a model to explain diel vertical migration in zooplankton. *Biological Reviews*, **74**, 397-423
- Scott M. A. & Murdoch W. M. (1983) Selective predation by the backswimmer, *Notonecta*. *Limnology and Oceanography*, **28**, 352-366
- Seda J., Petrusek A., Machacek J. & Smilauer P. (2007) Spatial distribution of the *Daphnia longispina* species complex and other planktonic crustaceans in the heterogeneous environment of canyon-shaped reservoirs. *Journal of Plankton Research*, **29**, 619-628
- Sell A.F. (2000) Morphological defenses induced in situ by the invertebrate predator *Chaoborus*: comparison of responses between *Daphnia pulex* and *Daphnia rosea*. *Oecologia*, **125**, 150-160
- Spaak P. (1996) Temporal changes in the genetic structure of the *Daphnia* species complex in Tjeukemeer, with evidence for backcrossing. *Heredity*, **76**, 539-548
- Spitze K. (1992) Predator-mediated plasticity of prey life history and morphology: *Chaoborus americanus* predation on *Daphnia pulex*. *The American Naturalist*, **139**, 229-247
- Stabell O. B., Ogbebo F., & Primicerio R. (2003) Inducible defences in *Daphnia* depend on latent alarm signals from conspecific prey activated in predators. *Chemical Senses*, **28**, 141-153
- Šrámek-Hušek R., Straškraba M. & Brtek J. (1962) Fauna ČSSR, Sv. 16, Lupenonožci – Branchiopoda, ČSAV, Praha
- Tanner C. J. & Branstrator D. K. (2006) Generational and dual-species exposures to invertebrate predators influence relative head size in *Daphnia mendotae*. *Journal of Plankton Research*, **28**, 793-802
- Tollrian R. (1990) Predator-induced helmet formation in *Daphnia cucullata* (Sars). *Archiv für Hydrobiologie* **119**, 191-196
- Tollrian R. (1993) Neckteeth formation in *Daphnia pulex* as an example of continuous phenotypic plasticity - morphological effects of *Chaoborus* kairomone concentration and their quantification. *Journal of Plankton Research*, **15**, 1309-1318
- Tollrian R. (1994) Fish-kairomone induced morphological changes in *Daphnia lumholtzi* (Sars). *Archiv für Hydrobiologie*, **130**, 69-75

- Tollrian R. & Dodson S. (1999) Inducible defenses in Cladocera: constraints, costs, and multipredator environments. In Harvell C. D. & Tollrian R. (eds), *Ecology and Evolution of Inducible Defenses*. Princeton University Press, Princeton, U.S.A., 177-202
- Tollrian R. & Harvell C. D. (1999) *Ecology and Evolution of Inducible Defenses*. Princeton University Press, Princeton, U.S.A.
- Tollrian R. & Laforsch C. (2006) Linking predator kairomones and turbulence: synergistic effects and ultimate reasons for phenotypic plasticity in *Daphnia cucullata*. *Archiv für Hydrobiologie*, **167**, 135-146
- Tollrian R. & von Elert E. (1994) Enrichment and purification of *Chaoborus* kairomone from water: further steps toward its chemical characterization. *Limnology and Oceanography*, **39**, 788-796
- Van de Meutter F., Stoks R., & De Meester L. (2005) Spatial avoidance of littoral and pelagic invertebrate predators by *Daphnia*. *Oecologia*, **142**, 489-499
- van Gool E. & Ringelberg J. (1998) Light-induced migration behaviour of *Daphnia* modified by food and predator kairomones. *Animal Behaviour*, **56**, 741-747
- van Gool E. & Ringelberg J. (2002) Relationship between fish kairomone concentration in a lake and phototactic swimming by *Daphnia*. *Journal of Plankton Research*, **24**, 713-721
- von Elert E. & Pohnert G. (2000) Predator specificity of kairomones in diel vertical migration of *Daphnia*: a chemical approach. *Oikos*, **88**, 119-128
- Volemanová E. (2007) Antipredační mechanismy a indukovatelné morfologické struktury u perlooček rodu *Daphnia* (Crustacea: Cladocera). Bakalářská práce
- Walls M., LaurenMaatta C., Ketola M., OhraAho P., Reinikainen M. & Repka S. (1997) Phenotypic plasticity of *Daphnia* life history traits: the roles of predation, food level and toxic cyanobacteria. *Freshwater Biology*, **38**, 353-364
- Weber A. & Declerck S. (1997) Phenotypic plasticity of *Daphnia* life history traits in response to predator kairomones: genetic variability and evolutionary potential. *Hydrobiologia*, **360**, 89-99
- Weider L. J. & Wolf H. G. (1991) Life-history variation in a hybrid species complex of *Daphnia*. *Oecologia*, **87**, 506-513
- Wicklow B. J. (1997) Signal-induced defensive phenotypic changes in ciliated protists: Morphological and ecological implications for predator and prey. *Journal of Eukaryotic Microbiology*, **44**, 176-188
- Wojtal A., Frankiewicz P., Izydorczyk K. & Zalewski M. (2003) Horizontal migration of zooplankton in a littoral zone of the lowland Sulejow Reservoir (Central Poland). *Hydrobiologia*, **506**, 339-346
- Wright J. C. (1965) The population dynamics and production of *Daphnia* in canyon ferry reservoir, Montana. *Limnology and Oceanography*, **10**, 583-590
- Žofková M., Kořínek V. & Černý M. (2000) Two recent immigrants into Czech aquatic habitats: *Daphnia ambigua* and *Daphnia parvula* (Crustacea: Cladocera). *Acta Societatis Zoologicae Bohemicae*, **66**, 221-230

PŘÍLOHY

Příloha 1: Seznam nalezených druhů zooplanktonu (s výjimkou vířníků) ve vzorcích z 24. června 2006 z vybraných polabských tůní (viz obr. 1 diplomové práce). Křížek značí výskyt druhu na dané lokalitě.

Tab. P1-1

číslo tůně:		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	
	<i>Chaoborus flavicans</i>	x	x				x	x	x				x	x	x	
Cladocera	<i>Alona affinis</i>		x													
	<i>Bosmina coregoni</i>												x	x		
	<i>Bosmina longirostris</i>	x	x				x	x	x		x	x	x	x	x	
	<i>Ceriodaphnia pulchella</i>		x													
	<i>Ceriodaphnia affinis</i>	x	x					x	x				x	x	x	
	<i>Daphnia ambigua</i>	x					x	x	x		x	x	x	x	x	
	<i>Daphnia cucullata</i>	x	x				x	x	x				x	x	x	
	<i>Daphnia curvirostris</i>			x	x	x										
	<i>Daphnia galeata</i>	x						x	x			x	x	x	x	
	<i>Daphnia parvula</i>	x	x										x			
	<i>Diaphanosoma brachyurum</i>	x						x	x			x	x		x	
	<i>Chydorus sphaericus</i>	x	x					x	x		x		x		x	
	<i>Leptodora kindtii</i>								x				x	x	x	
	<i>Moina micrura</i>	x							x				x			
	<i>Pleuroxus aduncus</i>				x											
	<i>Pleuroxus trigonellus</i>								x							
	<i>Pleuroxus truncatus</i>								x		x					
	<i>Scapholeberis mucronata</i>								x		x					x
	<i>Simocephalus exspinosus</i>			x	x	x										
<i>Simocephalus serrulatus</i>															x	
Copepoda	<i>Acanthocyclops trajani</i>										x			x	x	
	<i>Cyclops divergens</i>											x				
	<i>Cyclops vicinus</i>						x	x	x		x			x	x	
	<i>Diacyclops bicuspidatus</i>						x						x			
	<i>Eucyclops serrulatus</i>				x							x				
	<i>Eudiaptomus gracilis</i>	x	x				x	x	x			x	x		x	
	<i>Mesocyclops leuckartii</i>	x	x				x	x	x			x	x	x		
	<i>Thermocyclops crassus</i>	x	x											x		
	<i>Thermocyclops oithonoides</i>						x						x			

Příloha 2: Výsledky analýzy vzorků sezónních odběrů Schindlerovým sběračem z roku 2008. Odběry jsou z hloubek 0,5 m, 1,5 m a 3 m, byly prováděny dvakrát během odběrového dne (za světla a za tmy). Density vybraných organismů jsou uváděny v počtu jedinců na jeden litr. Tabulka jejich vertikální distribuce je následována tabulkou teplotní a kyslíkové stratifikace během odběru.

BEZEDNICE 29. 6. 2008

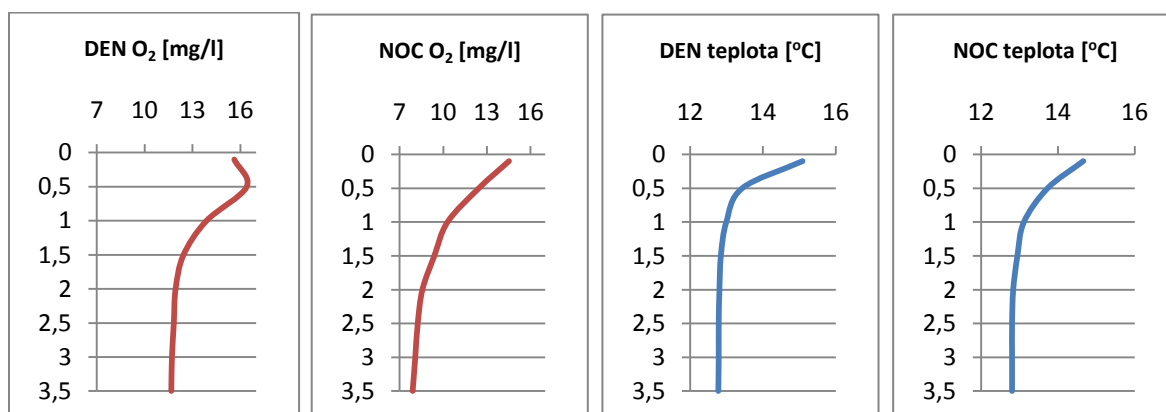
Tab. P2-1

BEZEDNICE 29. 6. 2008	DEN			NOC		
densita [ind/l]	0,5 m	1,5 m	3 m	0,5 m	1,5 m	3 m
<i>Chaoborus flavicans</i>	0	0	0	0	0	0
<i>Cyclops sp.</i>	121	51	38	45	64	91
<i>Daphnia cucullata</i>	0	6	0	3	6	1
ostatní druhy rodu <i>Daphnia</i>	14	22	38	11	24	254

Tab. P2-2

Teplotní a kyslíková stratifikace	DEN			NOC		
hloubka [m]	t [°C]	O ₂ [%]	O ₂ [mg/l]	t [°C]	O ₂ [%]	O ₂ [mg/l]
0,1	24,27	105,3	8,67	23,99	123,3	10,53
0,5	23,80	101,1	8,51	24,06	123,0	10,40
1	23,46	90,9	7,71	24,06	121,3	10,17
1,5	23,17	75,0	6,80	24,04	119,9	10,05
2	23,04	63,6	5,44	23,87	106,5	8,95
2,5	22,95	51,8	4,43	23,46	63,0	5,47
3	22,82	34,6	2,97	23,14	43,3	3,67
3,5	22,70	20,4	1,76	22,85	22,7	2,00

Obr. P2-1



BEZEDNICE 5. 8. 2008

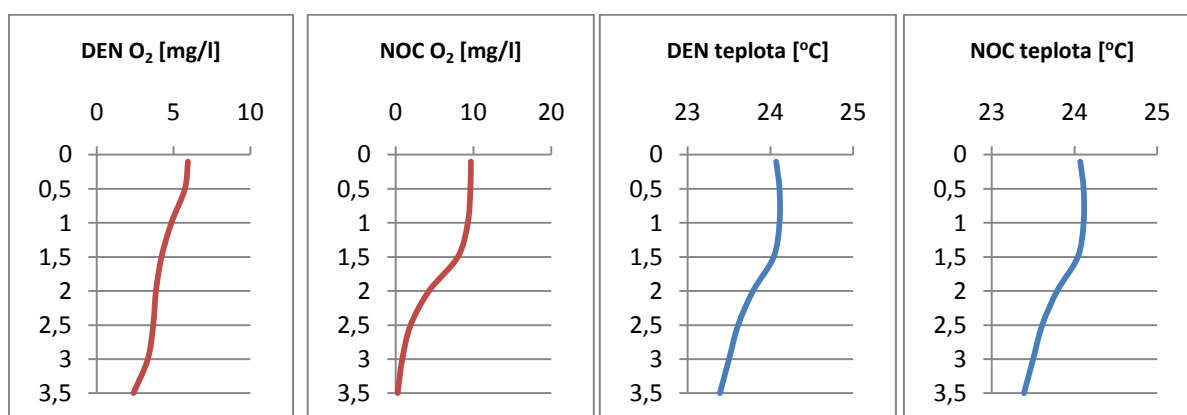
Tab. P2-3

BEZEDNICE 5. 8. 2008	DEN			NOC		
	0,5 m	1,5 m	3 m	0,5 m	1,5 m	3 m
denzita [ind/l]						
<i>Chaoborus flavicans</i>	0	0	0	0	2	0
<i>Cyclops</i> sp.	2,3	1,6	2,5	1,6	1,9	7,8
<i>Daphnia cucullata</i>	22	32	19	20	38	5
ostatní druhy rodu <i>Daphnia</i>	0	5	17	1	5	26

Tab. P2-4

Teplotní a kyslíková stratifikace	DEN			NOC		
	hloubka [m]	t [°C]	O ₂ [%]	O ₂ [mg/l]	t [°C]	O ₂ [%]
0,1	23,69	70,2	5,93	24,07	115,5	9,68
0,5	23,61	67,7	5,73	24,11	114,7	9,61
1	23,30	57,0	4,85	24,11	110,9	9,28
1,5	23,13	49,3	4,21	24,04	95,2	7,99
2	23,10	45,0	3,85	23,79	50,8	4,28
2,5	23,07	43,0	3,67	23,61	22,7	1,92
3	23,02	38,8	3,32	23,50	9,9	0,84
3,5	22,94	27,9	2,39	23,39	2,9	0,24

Obr. P2-2



BEZEDNICE 7. 9. 2008

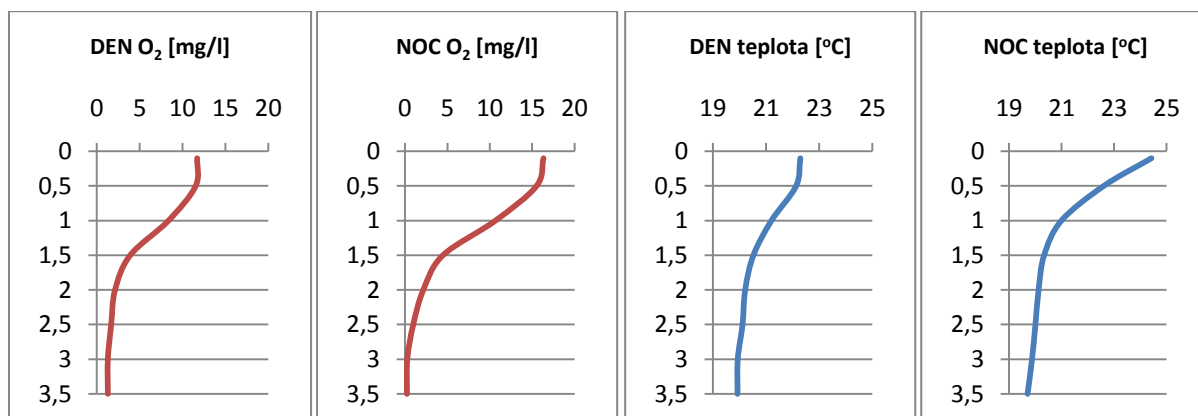
Tab. P2-5

BEZEDNICE 7. 9. 2008	DEN			NOC		
denzita [ind/l]	0,5 m	1,5 m	3 m	0,5 m	1,5 m	3 m
<i>Chaoborus flavicans</i>	0	0	0	0	0,25	0,05
<i>Cyclops sp.</i>	25	7	8	9	7	8
<i>Daphnia cucullata</i>	60	33	13	20	44	8
ostatní druhy rodu <i>Daphnia</i>	9	15	20	3	12	6

Tab. P2-6

Teplotní a kyslíková stratifikace	DEN			NOC		
hloubka [m]	t [°C]	O ₂ [%]	O ₂ [mg/l]	t [°C]	O ₂ [%]	O ₂ [mg/l]
0,1	22,29	135,4	11,70	24,42	196,0	16,33
0,5	22,13	132,2	11,52	22,60	179,8	15,51
1	21,20	94,3	8,35	20,99	119,9	10,66
1,5	20,52	43,2	3,88	20,33	49,5	4,46
2	20,21	23,5	2,12	20,12	23,7	2,15
2,5	20,11	18,5	1,67	20,00	10,6	0,96
3	19,93	14,2	1,28	19,87	2,8	0,26
3,5	19,92	14,2	1,28	19,70	2,3	0,22

Obr. P2-3



BEZEDNICE 28. 9. 2008

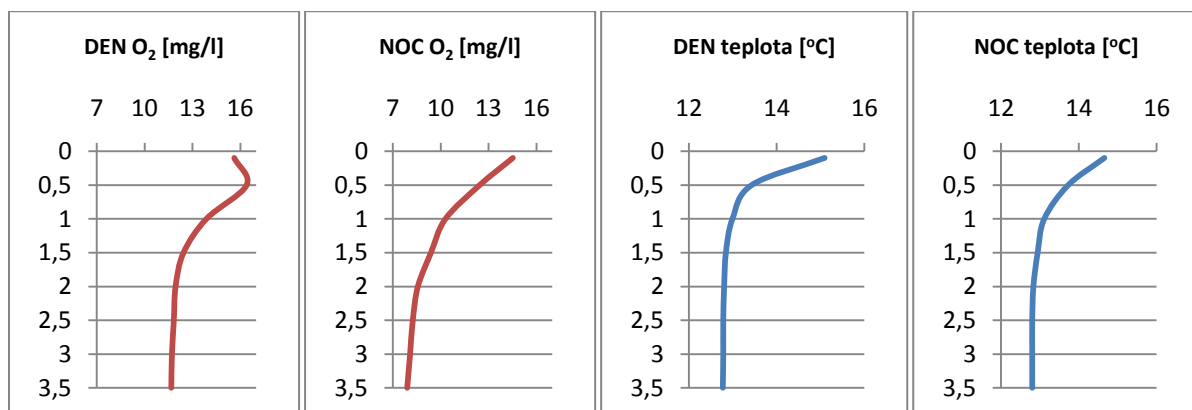
Tab. P2-7

BEZEDNICE 28. 9. 2008	DEN			NOC		
denzita [ind/l]	0,5 m	1,5 m	3 m	0,5 m	1,5 m	3 m
<i>Chaoborus flavicans</i>	0	0	0	0	0	0
<i>Cyclops sp.</i>	71	51	37	83	54	21
<i>Daphnia cucullata</i>	18	23	33	27	41	31
ostatní druhy rodu <i>Daphnia</i>	9	5	9	12	25	27

Tab. P2-8

Teplotní a kyslíková stratifikace	DEN			NOC		
hloubka [m]	t [°C]	O ₂ [%]	O ₂ [mg/l]	t [°C]	O ₂ [%]	O ₂ [mg/l]
0,1	15,09	155,7	15,63	14,66	143,3	14,52
0,5	13,43	157,6	16,41	13,73	140,3	12,45
1	12,99	132,0	13,88	13,11	98,2	10,30
1,5	12,84	117,9	12,44	12,94	89,1	9,39
2	12,80	113,1	11,94	12,83	81,3	8,57
2,5	12,78	112,0	11,83	12,80	78,2	8,25
3	12,78	110,9	11,71	12,80	76,5	8,08
3,5	12,77	110,4	11,67	12,80	44,8	7,90

Obr. P2-4



ŘEHAČKA 29. 6. 2008

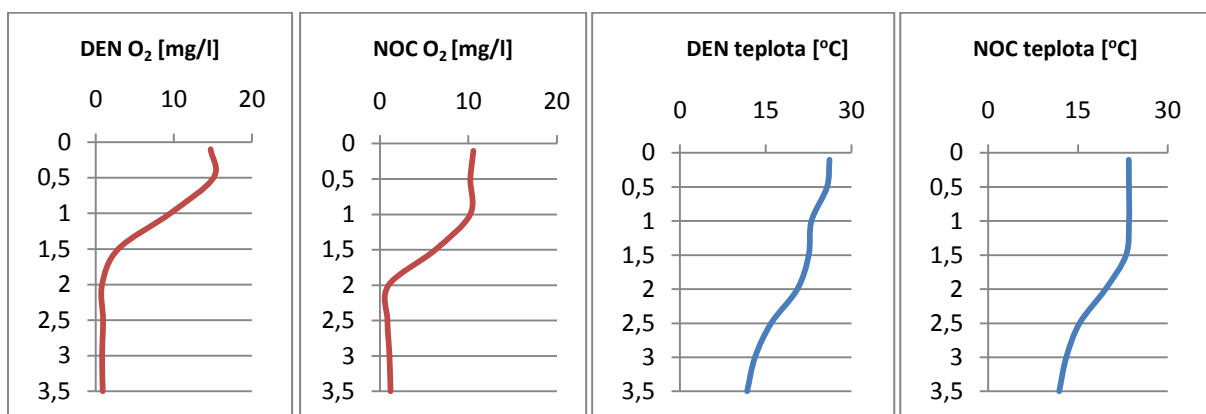
Tab. P2-9

ŘEHAČKA 29. 6. 2008	DEN			NOC		
denzita [ind/l]	0,5 m	1,5 m	3 m	0,5 m	1,5 m	3 m
<i>Leptodora kindtii</i>	0	0,8	0	1,2	3,8	0,6
<i>Cyclops sp.</i>	1,2	8,7	2	4,1	4,8	0,3
<i>Daphnia cucullata</i>	0,6	1,2	0,8	2,6	2,4	0
ostatní druhy rodu <i>Daphnia</i>	0	0	0	0,2	0	0

Tab. P2-10

Teplotní a kyslíková stratifikace	DEN			NOC		
hloubka [m]	t [°C]	O ₂ [%]	O ₂ [mg/l]	t [°C]	O ₂ [%]	O ₂ [mg/l]
0,1	26,15	182,3	14,72	23,50	124,1	10,55
0,5	25,72	184,9	15,09	23,53	120,3	10,20
1	23,00	111,7	9,55	23,54	119,7	10,18
1,5	22,53	33,1	2,88	23,04	72,9	6,24
2	20,54	8,8	0,79	19,61	10,5	0,97
2,5	15,97	9,2	0,92	15,27	8,4	0,84
3	13,15	7,6	0,79	13,05	10,2	1,07
3,5	11,77	8,1	0,87	11,86	11,0	1,19

Obr. P2-5



ŘEHAČKA 5. 8. 2008

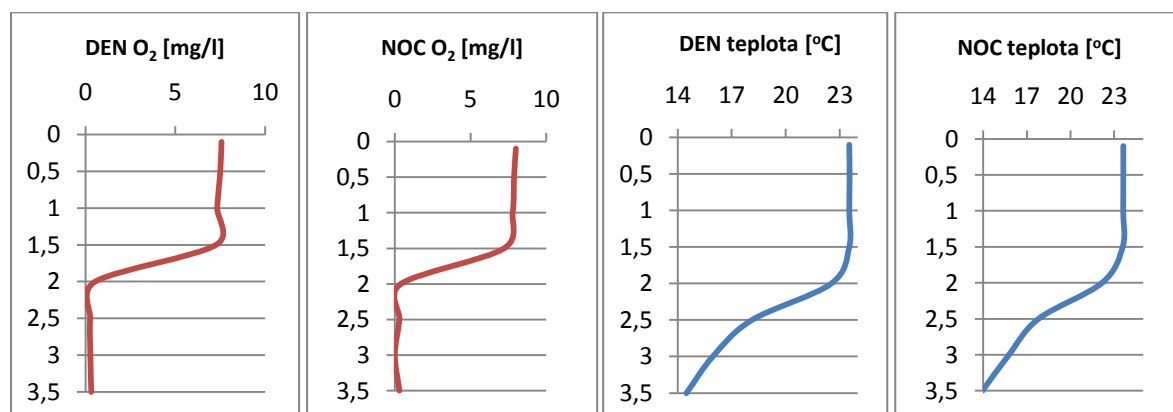
Tab. P2-11

ŘEHAČKA 5. 8. 2008	DEN			NOC		
denzita [ind/l]	0,5 m	1,5 m	3 m	0,5 m	1,5 m	3 m
<i>Leptodora kindtii</i>	0,8	0	0	0,4	0	0
<i>Cyclops sp.</i>	0,7	0,7	0,1	0,1	1,4	0,1
<i>Daphnia cucullata</i>	5,2	10,4	0,6	4,4	2,4	1,2
ostatní druhy rodu <i>Daphnia</i>	0	0	0	0	0	0

Tab. P2-12

Teplotní a kyslíková stratifikace	DEN			NOC		
hloubka [m]	t [°C]	O ₂ [%]	O ₂ [mg/l]	t [°C]	O ₂ [%]	O ₂ [mg/l]
0,1	23,53	89,4	7,57	23,62	94,3	7,98
0,5	23,55	88,5	7,50	23,62	92,8	7,86
1	23,53	86,4	7,33	23,61	91,7	7,77
1,5	23,53	85,7	7,27	23,58	85,1	7,21
2	22,53	6,3	0,55	22,17	4,00	0,4
2,5	18,11	2,9	0,27	17,80	2,70	0,3
3	15,94	2,8	0,28	15,76	0,00	0,0
3,5	14,48	3,3	0,33	13,94	2,70	0,3

Obr. P2-6



ŘEHAČKA 7. 9. 2008

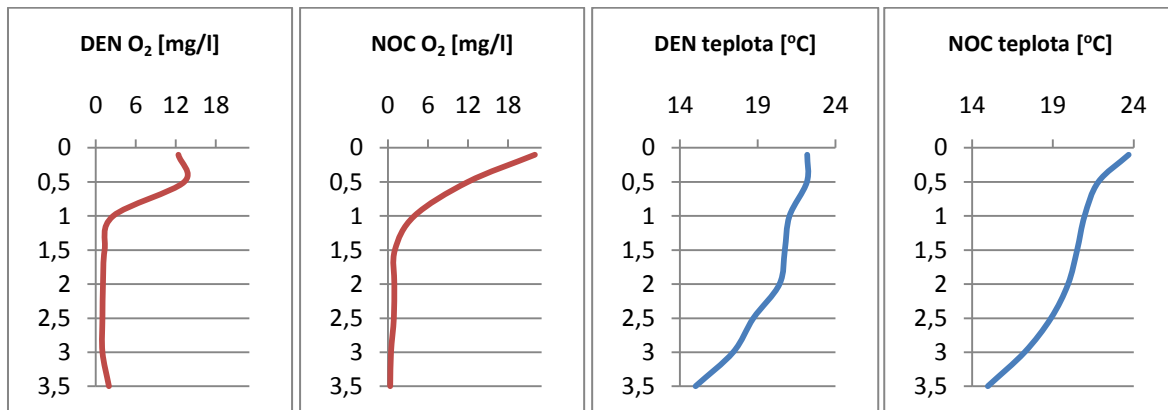
Tab. P2-13

ŘEHAČKA 7. 9. 2008	DEN			NOC		
denzita [ind/l]	0,5 m	1,5 m	3 m	0,5 m	1,5 m	3 m
<i>Leptodora kindtii</i>	0	0	0	2	1	0
<i>Cyclops sp.</i>	2	4	0	3	2	0
<i>Daphnia cucullata</i>	17	7	0	33	13	7
ostatní druhy rodu <i>Daphnia</i>	0	0	0	0	0	0

Tab P2-14

Teplotní a kyslíková stratifikace	DEN			NOC		
hloubka [m]	t [°C]	O ₂ [%]	O ₂ [mg/l]	t [°C]	O ₂ [%]	O ₂ [mg/l]
0,1	22,18	142,1	12,37	23,69	261,2	22,02
0,5	22,16	152,0	13,23	21,81	136,4	11,95
1	21,04	29,2	2,60	20,96	44,1	3,93
1,5	20,74	14,8	1,32	20,50	11,2	1,02
2	20,40	12,1	1,08	19,94	10,4	0,94
2,5	18,72	10,8	1,00	18,88	9,4	0,87
3	17,42	10,5	1,00	17,25	4,6	0,44
3,5	15,00	19,6	1,97	14,97	3,2	0,32

Obr. P2-7



ŘEHAČKA 28. 9. 2008

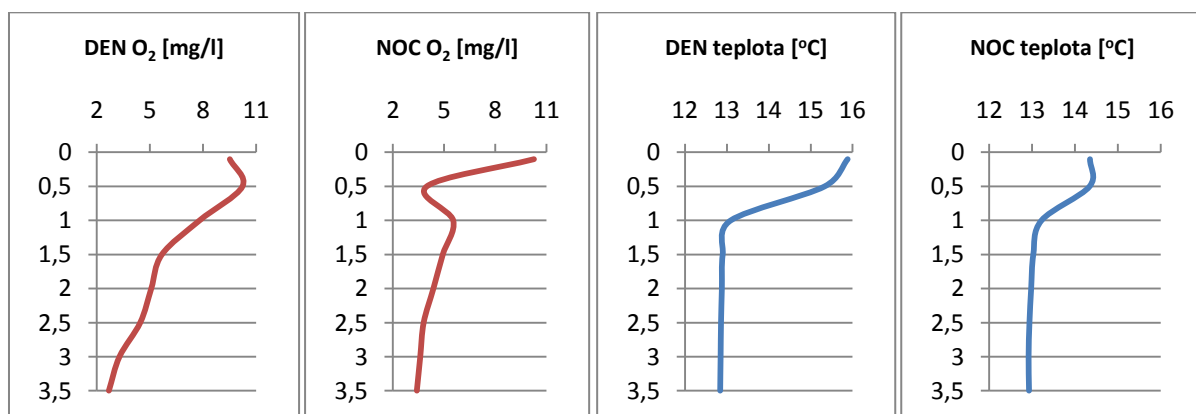
Tab. P2-15

ŘEHAČKA 28. 9. 2008	DEN			NOC		
	0,5 m	1,5 m	3 m	0,5 m	1,5 m	3 m
<i>Leptodora kindtii</i>	1	0,4	1	0,4	4,6	3
<i>Cyclops sp.</i>	1,2	2,6	1,2	1,4	1,3	1,3
<i>Daphnia cucullata</i>	13	32	32	48	79	49
ostatní druhy rodu <i>Daphnia</i>	0	0	0	0	0	0

Tab. P2-16

Teplotní a kyslíková stratifikace	DEN			NOC		
	hloubka [m]	t [°C]	O ₂ [%]	O ₂ [mg/l]	t [°C]	O ₂ [%]
0,1	15,88	96,2	9,51	14,35	100,6	10,27
0,5	15,33	102,3	10,22	14,34	97,8	3,99
1	13,09	74,4	7,80	13,22	53,0	5,54
1,5	12,90	54,0	5,68	13,03	46,9	4,93
2	12,88	47,8	5,08	12,98	41,6	4,38
2,5	12,86	42,3	4,46	12,94	36,1	3,81
3	12,85	31,2	3,29	12,92	34,3	3,61
3,5	12,84	25,5	2,69	12,93	32,4	3,41

Obr. P2-8



Příloha 3: Density organismů ve vertikálních tazích z Bezednice a Řehačky.

Tab. P3-1

Bezednice vertikální tahy [ind/l]	26. 5. 2008	29. 6. 2008	5. 8. 2008	7. 9. 2008	28. 9. 2008
<i>Chaoborus flavicans</i>	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
<i>Bosmina longirostris</i>	78,8	18,1	8,0	34,0	12,1
<i>Ceriodaphnia affinis</i>	0,0	14,5	11,1	16,3	17,9
<i>Chydorus sphaericus</i>	0,2	0,0	9,4	4,5	7,4
<i>Diaphanosoma brachyurum</i>	0,0	3,7	6,1	2,8	0,8
<i>Daphnia cucullata</i>	0,0	0,6	2,1	7,2	8,0
ostatní druhy rodu <i>Daphnia</i>	1,9	8,5	4,3	1,6	2,8
<i>Moina micrura</i>	0,0	0,0	1,4	0,4	0,0
Cyclopidae bez r. <i>Cyclops</i>	0,0	10,3	11,0	16,0	13,1
<i>Cyclops</i> sp.	2,9	2,6	0,1	1,1	6,5
Calanoida	3,3	1,8	0,7	3,3	1,2

Tab. P3-2

Řehačka vertikální tahy [ind/l]	26. 5. 2008	29. 6. 2008	5. 8. 2008	7. 9. 2008	28. 9. 2008
<i>Bosmina longirostris</i>	0,5	0,1	0,3	0,3	5,2
<i>Ceriodaphnia affinis</i>	0,0	0,0	0,1	0,0	0,1
<i>Diaphanosoma brachyurum</i>	0,0	0,0	0,7	0,5	0,3
<i>Daphnia cucullata</i>	0,0	0,0	0,9	4,5	7,6
ostatní druhy rodu <i>Daphnia</i>	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
<i>Leptodora kindtii</i>	0,0	0,0	0,1	0,1	0,1
<i>Moina micrura</i>	0,0	0,0	0,0	0,6	0,0
Cyclopidae bez r. <i>Cyclops</i>	0,8	2,6	9,6	10,6	4,7
<i>Cyclops</i> sp.	0,8	0,1	0,0	0,0	0,0
Calanoida	0,3	0,3	1,9	1,7	7,2