

Univerzita Karlova v Praze
Přírodovědecká fakulta

Studijní program: Biologie
Obor: Biologie



Pavla Krylová

**Změny v prostorové distribuci rosolovitého zooplanktonu:
příčiny a následky**

Changes in spatial distribution of gelatinous zooplankton:
causes and consequences

Bakalářská práce

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

Praha, 2013

ABSTRAKT

Během dne dochází ve vodním sloupci opakovaně ke změnám v prostorové distribuci organismů, k diurnálním vertikálním migracím, které ovlivňují abiotické i biotické složky ekosystémů. K migračnímu chování dochází po celém světě v oceánech i ve sladké vodě, v různých habitatech a za různých fyzikálních podmínek. Mezi hlavní migranty patří rosolovitý zooplankton, což je heterogenní skupina bezobratlých živočichů. Migrují ale i další zástupci zooplanktonu, nektonu i fytoplanktonu. Hlavní náplní studia vertikálních migrací jsou proximální a ultimální faktory, které migrace ovlivňují, dále se zkoumá výskyt a hustota organismů. Nejlépe se vertikální migrace rosolovitého zooplanktonu studují kvůli jejich velikosti na medúzách. Způsoby a důvody distribučního chování lze pozorovat i u sladkovodních zástupců. Na diurnální vertikální migraci medúzky sladkovodní byly u nás v předešlých letech provedeny dvě studie. Tato práce má za úkol prozatím uzavřít studium této problematiky – shrnout dosavadní poznatky o prostorové migraci, především o diurnální vertikální migraci. Dále podrobněji rozebrat proximální a ultimální faktory a porovnat je mezi zástupci sladkovodních medúz, mořských medúz a rosolovitého zooplanktonu.

Klíčová slova: rosolovitý zooplankton, medúzy, diurnální vertikální migrace, distribuce kořisti, únik před predátorem, horizontální migrace, medúzka sladkovodní (*Craspedacusta sowerbii*).

ABSTRACT

During the day, changes in the spatial distributions of organisms in the water column occur repeatedly, especially in diurnal vertical migrations, which affect abiotic and biotic components of ecosystems. The migratory behaviour occurs worldwide in the oceans and in fresh water, in different habitats and under different physical conditions. The main migrants are gelatinous zooplankton, which are a heterogeneous group of invertebrate animals, although phytoplankton, nekton and other representatives of zooplankton also migrate. The main focus of the study of diurnal vertical migrations is proximate and ultimate factors that influence the migration. Furthermore, occurrence and density of organisms are examined. To study vertical migrations of gelatinous zooplankton, it is the easiest to study jellyfish because of their size. The distribution behaviour might also be observed in freshwater zooplankton. Two university studies of diurnal vertical migration of freshwater jellyfish were executed in previous years. This work aims to: summarise the current knowledge about spatial distribution – especially of diurnal vertical migration, describe in detail proximate and ultimate factors and compare them between freshwater jellyfish, gelatinous zooplankton and jellyfish.

Key words: gelatinous zooplankton, jellyfish, diurnal vertical migration, prey distribution, predator avoidance hypothesis, horizontal migration, freshwater jellyfish *Craspedacusta sowerbii*.

Prohlášení:

Prohlašuji, že jsem závěrečnou práci zpracovala samostatně a že jsem uvedla všechny použité informační zdroje a literaturu. Tato práce ani její podstatná část nebyla předložena k získání jiného nebo stejného akademického titulu.

V Praze, 18.8.2013

Pavla Krylová

Poděkování:

Chtěla bych poděkovat mému školiteli za odborné vedení a velkou pomoc při psaní této práce.

A mým rodičům děkuju za bezmeznou podporu, péči a nadhled.

OBSAH

1.	ÚVOD	5
2.	ROSOLOVITÝ ZOOPLANKTON	6
3.	DIURNÁLNÍ VERTIKÁLNÍ MIGRACE	9
3.1.	TYPY DIURNÁLNÍCH VERTIKÁLNÍCH MIGRACÍ	10
3.2.	FAKTORY OVLIVŇUJÍCÍ DIURNÁLNÍ VERTIKÁLNÍ MIGRACI ZOOPLANKTONU	11
4.	DIURNÁLNÍ VERTIKÁLNÍ MIGRACE MOŘSKÝCH MEDÚZ.....	12
4.1.	PŘÍKLADY STUDIÍ DIURNÁLNÍCH VERTIKÁLNÍCH MIGRACÍ NA MODELOVÝCH SKUPINÁCH	13
4.1.1.	Diurnální vertikální migrace talířovky ušaté (<i>Aurelia aurita</i>)	14
4.1.2.	Diurnální vertikální migrace korunovky purpurové (<i>Periphylla periphylla</i>)	15
5.	DIURNÁLNÍ VERTIKÁLNÍ MIGRACE DALŠÍCH SKUPIN ROSOLOVITÉHO ZOOPLANKTONU	18
6.	HORIZONTÁLNÍ MIGRACE	21
7.	STUDIE NA SLADKOVODNÍCH MEDÚZKÁCH	23
8.	ZÁVĚR	25
9.	SEZNAM LITERATURY	26

1. ÚVOD

Rosolovitý zooplankton je heterogenní skupina bezobratlých organismů, která tvoří globálně významnou složku ekosystémů volné vody v mořích. Výrazně ovlivňuje život mořských společenstev, neboť má dopad na trofickou dynamiku potravních sítí a vertikální transport živin. Některé skupiny mají význam i pro člověka, přemnožené medúzy či dravé žebertonky negativně ovlivňují populace lovených ryb, a tím snižují výnosy rybolovu. Požahání medúzami ohrožuje turisty, což může vést k uzavírání pláží a ztrátám příjmů z cestovního ruchu.

Mezi rosolovitý zooplankton patří i sladkovodní zástupci – medúzky, tj. medúzová stádia některých sladkovodních polypů. Chování medúzky sladkovodní (*Craspedacusta sowerbii*) bylo zkoumáno i u nás na katedře ekologie, kde vznikly dvě diplomové práce. První práci na téma Vertikální migrace medúzky sladkovodní ve stratifikované nádrži napsal Jiří Šedivý v roce 2007. Navazující diplomovou práci byla Vertikální distribuce medúzky sladkovodní v přírodních a laboratorních podmínkách, kterou napsal Martin Hutňan v roce 2009.

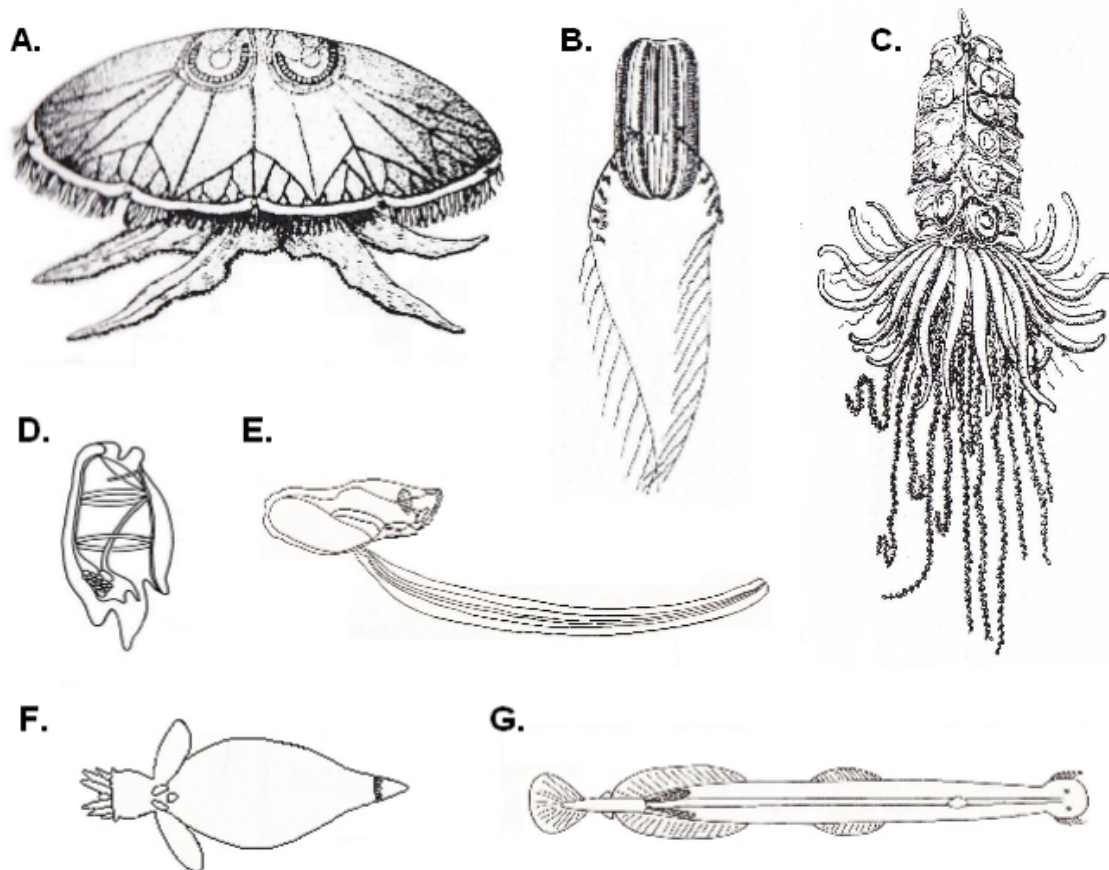
Konkrétní fyzikální a behaviorální faktory se u medúzek, vzhledem k jejich malé velikosti a prostorově značně omezenému prostředí, sledují snadněji než u mořského rosolovitého zooplanktonu. Pravděpodobně by tedy medúzka mohla být vhodným modelovým organismem pro zkoumání chování a distribuce rosolovitého zooplanktonu, zejména mořských medúz, které jsou ekologicky i ekonomicky nejvýznamnější. Úspěšnost medúzky coby modelového organismu závisí na tom, na kolik jsou dosavadní výsledky srovnatelné.

Získaná data z diplomových prací o sladkovodních medúzkách byly motivací této bakalářské práce. Mým cílem je shrnout dosavadní poznatky o mořském rosolovitém zooplanktonu a porovnat je se studii na sladkovodních medúzkách. Dále se chci zaměřit na to, zda u mořského i sladkovodního rosolovitého zooplanktonu jsou chování a migrace spouštěny stejnými faktory. Následující kapitoly pojednávají o biologii a ekologii rosolovitého zooplanktonu, mořských medúz a sladkovodních medúzek, podrobněji pak jsou rozepsané jejich vertikální i horizontální migrace a faktory, které je ovlivňují.

2. ROSOLOVITÝ ZOOPLANKTON

Rosolovitý zooplankton tvoří heterogenní skupinu bezobratlých živočichů, kteří obývají především mořské, ale v několika případech i sladkovodní ekosystémy. Do skupiny rosolovitého zooplanktonu můžeme zahrnout žahavce (medúzová stádia různých tříd a trubýše), žebnatky, pláštěnce (salpy a vršenky), ploutvenky, planktonní zadožábré plže (Pteropoda, zahrnující skupiny Thecosomata a Gymnosomata) a meroplanktonní larvy různých skupin (Hamner a kol. 1975). Mezi sladkovodní rosolovitý zooplankton patří medúzová stádia některých polypovců, konkrétně rody *Craspedacusta*, *Halmomises* a *Limnocnida*.

Obr. 1. Příklady skupin rosolovitého zooplanktonu



A. talířovka ušatá (*Aurelia aurita*), medúzovci (Scyphozoa) (1); B. *Euplocamis*, žebnatky (Ctenophora) (1); C. měchýřovka vznášivá (*Physophora hydrostatica*), trubýši (Siphonophora) (2); D. salpa (Thaliacea) (3); E. *Oikopleura fusiformis*, vršenky (Appendicularia) (2); F. *Clione limacina*, planktonní plž (Pteropoda) (2); G. *Sagitta setosa*, ploutvenky (Chaetognatha) (2). Upraveno podle: (1) Trégouboff, G. (1957); (2) Newell, G. E. a Newell, R. C. (1977); (3) <http://cs.wikipedia.org/wiki/Soubor:Salpy.jpg>

Tělo rosolovitého zooplanktonu (vyjma ploutvenek) je z více než 95 % vyplněné vodou, která společně s ionty solí a zhruba 1 % organických látek, tvoří rosolovitou tkáň tzv. mezogleu. Ačkoliv se rosolovité tělo může zdát nevýhodné kvůli své křehkosti a nízké hustotě podobné mořské vodě, právě to rosolovitému zooplanktonu přináší několik výhod. Především jim umožňuje snadnější vyrovnávání vztlaku a jejich průsvitnost jim navíc poskytuje značnou výhodu před predátory, neboť ne vždy jsou okamžitě spatřitelní. Mimo jiné, určité druhy medúz mají díky tomu i výjimečnou schopnost regenerace.

Potravní strategie rosolovitého zooplanktonu jsou různé, a tím se liší i význam zooplanktonu v potravním řetězci – behaviorální faktory, které spouští jejich migraci, proto mohou být různé. Medúzy, trubýši, žebernatky se živí dravě planktonem, některé velké medúzy a trubýši i nektonem. Ploutvenky mají užší predační specializaci na drobné korýše (Purcell a Arai 2001, Larink a Westheide 2006). Plži podřádu Gymnosomata loví zástupce své zřejmě sesterské skupiny Thecopoda, kteří se živí herbivorně. Naopak některé druhy medúz, salpy a vršenky jsou specifické filtrací fytoplanktonu a ultraplanktonu. Larvy pláštěnců nepřijímají potravu vůbec (Larink a Westheide 2006).

Rosolovitý zooplankton se nachází v širokém spektru habitatů, od arktických a antarktických vod po extrémní hloubky (Brodeur a kol. 1999), významně se podílí na vertikální migraci zooplanktonu i na redistribuci živin ve vodním sloupci (Graham a kol. 2001). V hojném počtu mohou být zástupci rosolovitého zooplanktonu, především medúzy, významnými predátory s přímým dopadem na ekonomiku a úspěšnost rybolovu (Purcell a Arai 2001, Richardson a kol. 2009) a s kaskádovitým dopadem na nižší trofické úrovně (Jankowski a kol. 2005).

Rosolovitý zooplankton má ostrůvkovité distribuce, takže je obtížné rozlišovat mezi vzrůstem populace, či jeho pouhou redistribucí díky proudění (Arai 1992, Graham a kol. 2001). Aby bylo možné kvantifikovat roli rosolovitých predátorů v ekosystému, je nutné znát jejich sezónní výskyt (Hosia a Båmstedt 2007). Dnešní neinvazivní metody založené na akustických a optických přístrojích (sonary, videokamery), v kombinaci s dálkově ovládanými sondami (*ROV – remotely operated vehicle*) nebo zachycením sítěmi, umožňují přesnější výsledky pozorování migrace a měření distribuce zooplanktonu in situ (Båmstedt a kol. 2003, Kaartvedt a kol. 2007, Alvarez Colombo a kol. 2009).

Faktory, které ovlivňují distribuci rosolovitého zooplanktonu, můžeme rozdělit na abiotické a biotické. Abiotické zahrnují fyzikální a chemické vlastnosti okolního prostředí jako jsou teplota, salinita, tlak, proudění, gravitace, turbulence a světlo. Reakce na ně mohou vznikat aktivně (aktivní odpověď na vnější podněty) nebo pasivně (v závislosti na gradientu určitých fyzikálních faktorů) (Arai 1992, Graham a kol. 2001). Biotické faktory ovlivňují způsoby chování, lze mezi ně zahrnout reakci na výskyt predátora, přítomnosti kořisti, nebo kompetici v rámci druhu i mimo něj. Největším důvodem k diurnální vertikální migraci se jeví pohyb za kořisti, jež mění svou pozici ve vodním sloupci (Kideys a Romanova 2001, Malej a kol. 2007), experimentálně aktivní pohyby medúz za kořisti prokázala např. Arai (1991). Vertikální migrace u herbivorních druhů existuje také, ale jsou vysvětlovány spíše jako únik před predátory.

Graham a kol. (2001) důvtipně poznamenal, že aktuální literatura se zabývá spíše příklady místních agregací a že schází údaje o rosolovitém zooplanktonu ve velkém měřítku na vodních

rozhraní, např. mezi dvěma vodními masami či proudy. Ani dnes není v literatuře dostatek údajů o této problematice.

Je třeba zmínit, že migrace rosolovitého zooplanktonu v oceánu lze rozdělit na horizontální a vertikální. Jelikož se jedná o planktonní společenstvo, které není schopno rozsáhlých pohybů proti proudu, tak je v důsledku jejich vertikální migrace zdokumentována důkladněji než horizontální. Přičemž vertikální migrace lze dále rozlišit na tři typy. Prvním je ontogenetická vertikální migrace, která popisuje vývoj životních stádií v různých hloubkách, týká se především korýšů (např. Kobari a Ikeda 2001). O ontogenetické vertikální migraci rosolovitého zooplanktonu jsou v literatuře jen okrajové zmínky (např. Batistić a kol. 2004, Mutlu 2006). Dalším typem je sezónní vertikální migrace, tzn. zooplankton se nachází v různých hloubkách v závislosti na sezónních podmínkách (Hays 2003, Hosia a Båmstedt 2007). Nejvýznamější a nejčastější je poslední migrace implicitně spojená s denním cyklem světla, tedy „diurnální vertikální migrace“, na kterou se zaměřím především.

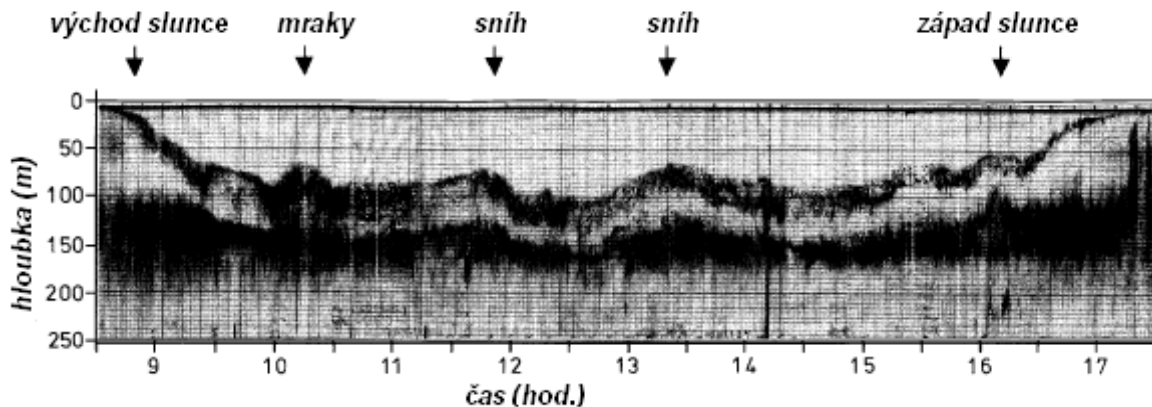
3. DIURNÁLNÍ VERTIKÁLNÍ MIGRACE

Diurnální vertikální migrace (dále také jako DVM) zooplanktonu je pravděpodobně nejmasivnější migrací organismů na Zemi během dne, při níž dochází ke změnám v distribuci organismů ve vodním sloupci, a to jak v mořské, tak i ve sladké vodě. DVM nejsou dokumentovány pouze u zooplanktonu, ale také u zástupců fytoplanktonu a nektonu (Hays 2003). Dochází k nim po celém světě, v různých habitatech a za různých fyzikálních podmínek (Zaret a Suffern 1976). Jsou zodpovědné za pravděpodobně nejrozsáhlejší přesuny biomasy na planetě (Hays 2003). Vertikální přenos organických a anorganických částic v moři (známý také jako „*biologická pumpa*“) hraje hlavní roli v regulaci koloběhu uhlíku, dusíku a dalších prvků (Bollens a kol. 2010), či v sedimentačních pastích (Steinberg a kol. 2000). Studie vzájemně závislých migrací organismů vedly ke konceptu „*kaskádových migrací*“. Ty jsou definovány tak, že vertikální migrace, které se vyskytují na jedné trofické úrovni, ovlivňují vertikální migraci na nejbližší nízké trofické úrovni, a tak v průběhu celého potravního řetězce. To má vliv i na zvýšení toku materiálů a energie ve vodním sloupci, a to jak směrem nahoru i dolů (Bollens a kol. 2010).

Amplitudou DVM je nazván rozdíl průměrných hloubek, ve kterých se populace během dne vyskytuje od několika decimetrů až po stovky metrů (Lampert 1989), může se však lišit i v rámci druhu mezi pohlavími a vývojovými stádii (Hutchinson 1967, podle Cohen a Forward Jr. 2009). Větší a více pigmentované druhy jsou pro predátory, kteří se orientují zrakem, viditelnější (Lampert 1989), podle toho by tedy měly vykazovat migrace s větší amplitudou, což potvrzují terénní pozorování (Zaret a Suffern 1976). Např. větší hlubokomořské medúzy dosahují vyšších hodnot amplitudy DVM – u jadranské medúzy *Solmissus albescens* byla naměřena amplituda DVM téměř 200 metrů (Lučić a kol. 2009). Ale také se mohou vyskytovat druhy primárně nemigrující jako *Aglaura hemistoma* (Lučić a kol. 2009), nebo k DVM nemusí docházet vůbec, např. medúzy *Clytia* spp., *Obelia* spp. a *Bougainvillia macloviana* (Buecher a Gibbons 2003).

Charakteristickým důsledkem DVM živočichů v mořském prostředí, jež motivoval rozvoj dalšího studia tohoto jevu, jsou změny v distribuci vrstvy objevené s rozvojem sonarů ve 40. letech a označované jako „*Deep scattering layer*“ (DSL, hlubinná odrazová vrstva) nebo také „*Sound scattering layer*“ (SSL). Jedná se o vrstvu odrážející zvukové vlny, což bylo původně námořníky mylně vyhodnocováno jako mořské dno, odtud také název „falešné dno“. Jelikož ale hloubka DSL během dne stoupala či klesala, přišlo se na to, že se jedná o mohutnou masu organismů, jako jsou vznášivky, buchanky, kril, drobné ryby i velké medúzy, kteří vertikálně migrují (Barham 1963; Isaacs a kol. 1974). Výzkum distribucí DSL popisuje diurnální změny v hloubce, včetně výpočtů migračních rychlostí, hodnotí roli světla jako iniciátora pro vertikální migraci a stanovuje horizontální i DVM jednotlivých druhů až celé biomasy zooplanktonu (Balino a Aksnes 1993). Přestože je rosolovitá tkáň málo odrazivá, vysoká hustota organismů a velikost některých medúz může přinést uspokojivý obraz DSL rosolovitého zooplanktonu, byť na poměrně nízkých frekvencích (Alvarez Colombo a kol. 2003).

Obr. 2. Měření hlubinné odrazové vrstvy (SSL) zooplanktonu během dne – 120 kHz echogram.
(Upraveno podle Balino a Aksnes (1993).)



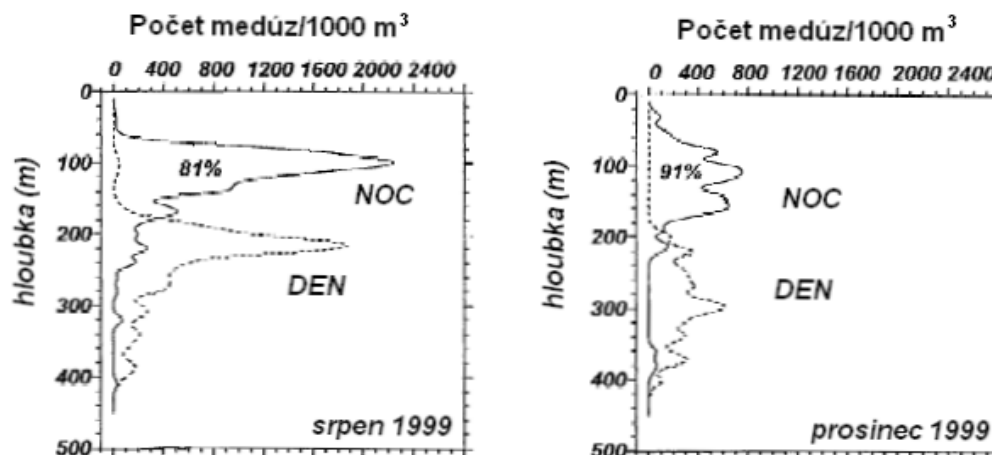
3.1. TYPY DVM

1. Nejběžněji se vyskytuje **noční DVM** (*nocturnal DVM*), která se netýká jen rosolovitého zooplanktonu, ale i koryšů, menších ryb apod. Zooplankton se přes den vyskytuje ve větších hloubkách než v noci, což mu poskytuje ochranu před vizuálními predátory, kteří loví v menších hloubkách (typicky rybami). Dravci mohou být k této migraci motivováni svou kořistí, kterou sledují. Noční DVM se vyznačuje jediným maximem populační hustoty v menší hloubce, ke kterému dochází v době mezi soumrakem a svítáním (Hutchinson 1967, podle Cohen a Forward Jr. 2009, Haney 1988, Hays 2003). Typickým zástupcem rosolovitého zooplanktonu vykazujícím noční DVM je rod pohárovka *Aequorea* sp. (Hydromedusae) (Alvarez Colombo a kol. 2003), nebo medúza *Chrysaora quinquecirrha* (Schuyler a Sullivan 1997).

2. Zřídka se vyskytuje **soumračná DVM** (*twilight DVM*), která je typická dvěma minimy za soumraku a za svítání. Jako příklad lze uvést populaci ploutvenek ve Středozezemním moři, u kterých byla pozorována soumračná migrační aktivita s dosaženou nejmenší hloubkou při svítání a soumraku, částečně sledující vertikální migraci kořisti (Kehayias a kol. 2005, Kehayias a Kourouvakalis 2010).

3. Posledním případem je **reverzní DVM** (*reverse DVM*), jež se vyznačuje jediným maximem během dne (Ohman a kol. 1983, Haney 1988, Hays 2003). Vysvětlením této migrace by mohl být únik před predátory, kteří vykonávají noční DVM. Na lokalitě jsou přítomni dva druhy predátorů, vizuálně se orientující predátor působí predačním tlakem na menšího predátora, který se před ním ukrývá ve větších hloubkách, což u jeho kořisti spouští reverzní migraci, neboť pravděpodobnost predace vizuálním predátorem je nižší. Reverzní DVM je známá u medúzy *Nemophila nomurai*, která v odpoledních hodinách dosahuje nejmenší hloubky a hlouběji se potápí od půlnoci do svítání (Honda a kol. 2007). Dalším důvodem pro reverzní DVM může být závislost na slunečním světle, např. scyphomedúza *Mastigias* v Jellyfish Lake na ostrově Palau vykazuje reverzní DVM, poněvadž její symbiotické fotosyntetizující zooxantely potřebují viditelné světlo pro fotosyntézu (Hamner a kol. 1982).

Obr. 3. Příklad typické noční DVM medúzy *Periphylla periphylla* během dne a noci v letním a zimním období. Pozorováno za pomoci ROV. (Upraveno podle Yoiungbluth a Bámstedt (2001).)



3.2. FAKTORY OVLIVŇUJÍCÍ DVM ZOOPLANKTONU

Důvody vedoucí k DVM se většinou rozdělují podle proximálních a ultimálních faktorů. O této problematice obsáhleji pojednává i bakalářská práce Martina Hutňana z roku 2009, proto se o nich zmíním jen krátce:

a) Proximální faktory

Proximální faktory jsou spojeny s příčinou chování, snaží se objasnit základní faktory ovlivňující denní distribuci organismů. Patří mezi ně například dostupnost potravy, změna světelné intenzity, teploty a tlaku. Výzkum proximálních faktorů popisuje, jak k migracím dochází a které fyzikální faktory je ovlivňují (Dupont a kol. 2009).

Hlavním proximálním faktorem ovlivňujícím DVM se dnes jeví změna světelné intenzity (Arkett 1985, Ringelberg 1995, podle Dupont a kol. 2009). Pro přírodní i laboratorní podmínky existují tři hlavní hypotézy o exogenní roli světla v DVM (Dupont a kol. 2009):

1. První z nich předpokládá, že se zooplankton snaží sledovat určitý rozsah světelné intenzity ve vodním sloupci, což vyústí v DVM (*preferendum* nebo *isolume hypothesis*), tato hypotéza byla podpořena studií medúzy *Periphylla periphylla* (Dupont a kol. 2009).

2. Další teorie popisuje preferenci ideální hodnoty světelné intenzity (*absolute intensity threshold*, *light intensity preferendum*). Původně byla aplikována na ploutvenky *Sagitta hispida*, z dostupné literatury ale vyplývá, že tato hypotéza prozatím nebyla u rosolovitého planktonu potvrzena, zatímco u koryšů a larev koreter byla (shrnutí podle Cohen a Forward Jr. 2009).

3. Poslední a asi nejuznávanější teorií je, že zooplankton reaguje na relativní změny světelné intenzity, které jsou největší za svítání a při soumraku (*relative rate of change mechanism*), jako příklad lze uvést medúzu *Polyorchis penicillatus*, u které změny světelné intenzity spouští reverzní migraci (Arkett 1985).

b) Ultimátní faktory

Ultimátní faktory jsou zodpovědné za selekci vlastností důležitých pro přežívání, mezi ně můžeme zařadit vyhýbání se predátorům, škodlivému UV záření nebo sledování potravních zdrojů (Mutlu 2006). Výzkum ultimátních faktorů odpovídá na otázku, proč organismy migrují a které jevy v prostředí jsou příčinou tohoto chování (Ringelberg a Van Gool 2003). Např. odlišné predační strategie mohly být příčinou pro rozdílné DVM charakteristické pro každý druh (Hays 2012).

Antipredační hypotézu, že migrační chování snižuje mortalitu způsobenou vizuálně se orientujícími predátory, navrhl poprvé Kozhov (1963, podle Zaret a Suffern 1976) a jako první ji experimentálně testovali Zaret a Suffern (1976). V souvislosti se změnou světelné intenzity blíže antipredační chování jako adaptivní výhodu DVM popsal Haney (1988).

„*Predator avoidance hypothesis*“ předpokládá, že pokud zooplankton zůstane během dne u hladiny, stane se s velkou pravděpodobností kořistí vizuálně se orientujících predátorů. Změna světelné intenzity zaktivuje pohyb kořisti, jež začne v čase svítání migrovat do větších hloubek, aby detekci vizuálním predátorem snížila (Zaret a Suffern 1976, Hays 2003; Haney 1988). Potravní podmínky ve větších hloubkách pro takový migrující zooplankton nejsou ideální, ale výhody vedoucí ke snížení pravděpodobnosti predace převažují nad náklady omezeného denního příjmu potravy (hypotéza „*Being better hungry than dead*“, Kremer a Kremer 1988).

Sir Alister Hurdy (1956) byl prvním, kdo navrhl, že vertikální migrace by mohly sloužit jako prostředek k hledání optimálních potravních podmínek ve vodním sloupci (Enright 1977). Příkladem je medúza *Solmissus albescens*, která migruje v noci do menších hloubek, kde se nachází její hlavní kořist zadožábřý plž *Cavolinia inflexa* (Pteropoda) (Laval a kol. 1980), nebo výskyt medúzy *Rhopalonema velatum* koreluje významně s hojně se vyskytujícími druhy mikrozooplanktonu a klanonožci, které obvykle obývají hloubku 50-100 metrů a v noci migrují směrem k hladině (Lučić a kol. 2009).

4. DIURNÁLNÍ VERTIKÁLNÍ MIGRACE MOŘSKÝCH MEDÚZ

Medúzy patří mezi nejhojnější a největší rosolovitý zooplankton, který hraje hlavní trofickou roli v mořských ekosystémech stejně jako v socio-ekonomických vztazích (Richardson a kol. 2009). Díky svému rychlému růstu a regeneraci se můžou snadno stát dominantní složkou rozrušených pelagických ekosystémů (Mills 1995). Na dostatečnou přítomnost potravy reagují rychlým nárůstem velikosti i populační hustoty a tvoří tzv. *jellyfish blooms* (Graham a kol. 2001).

Migrační chování a výskyt ve vodním sloupci se liší v závislosti na druhu a lokalitě (Lučić a kol. 2009, Hays 2008). Jednotlivé druhy mají různé preference světelné intenzity a tedy i tendenci setrvávat v relativně světelně konstantních vrstvách (Lučić a kol. 2009). Hamner a kol. (1994) zjistili, že *Aurelia aurita* využívá světlo jako navigační pomůcku – pokud je vystavena slunečnímu záření, pak migruje v určitém směru. Je-li světlo odstíněno, začne migrovat v náhodných směrech. Mnoho medúz nemá dostatečný počet světločivných oček (oceli), takže se zdá, že některé neurony mohou být stimulovány přímo světelnými změnami (Anderson a Mackie 1977).

Důkaz závislosti migrace medúz na světle potvrdili např. Schuyler a Sullivan (1997), kteří manipulací se světelným zdrojem experimentálně ověřili negativní fototaktickou reakci medúzy *Chrysaora quinquecirrha*. Jejich studie také ukázala, že medúzy jsou schopny přizpůsobit se různým světelným podmínkám v různém prostředí. Během několika týdenního experimentu s přirozeným zdrojem světla medúzy během dne zůstávaly v hloubce a v podvečer vyplavávaly k hladině. Během noci se několik desítek jedinců shromažďovalo u hladiny a v uměle prodloužené tmě se jejich počet postupně zvyšoval. Podobné chování DVM bylo zaznamenáno u *Aurelia aurita* (Mackie a kol. 1981) i dalších planktonních organismů (Enright 1977, Schuyler a Sullivan 1997; Youngbluth a kol. 2001).

Dalšími vedlejšími proximálními faktory, ovlivňujícími vertikální distribuci medúz, jsou ostrá rozhraní oddělující oblasti s rozdílnou salinitou (haloklina) a teplotou (termoklina) způsobující rychlé změny hustoty mořské vody (pyknoklina), což může způsobit pasivní či aktivní agregace.

Jadranské medúzy se ve vodním sloupci rozvrstvují podle hranice termokliny, pravděpodobně z důvodu vyhýbání se poškození UV paprsky, snadné viditelnosti a vzájemné konkurenci při hledání potravy (Lučić a kol. 2009), okolo hranice termokliny přibližně v 15-30 metrech se segreguje *Aurelia aurita*, přičemž vrstva jejího výskytu se shoduje s vrstvou nejvyšší koncentrace rozpuštěného kyslíku (Alvarez Colombo a kol. 2008). Výjimku tvoří medúzy *Rhopalonema velatum* a *Clytia* spp., které hranici termokliny překračují do větší hloubky. Existují i druhy jako *Aglaura hemistoma* nebo *Liriope tetraphylla*, které se pohybují výlučně nad hranicí termokliny (Lučić a kol. 2009).

Hranice pyknokliny může být příčinou zpomalení nebo zastavení klesajícího živočicha, pokud se hustota jeho tkání přiblíží hustotě okolního prostředí. Rychlá změna podmínek může také způsobit stresovou reakci, na kterou organismus zareaguje návratem do hloubky s optimálním rozmezím hodnot salinity či teploty (Graham a kol. 2001). Medúzy druhů *Cyanea capillata* a *Phacellophora camtschatica* se snaží aktivně držet nad hranicí pyknokliny, což pozorováním in situ potvrdili Moriarty a kol. (2012). Pokud došlo k překročení pyknokliny, tak pouze u několika jedinců na krátký čas. Proč většina medúz nepřekročí gradient hustoty je prozatím nejasné (Moriarty a kol. 2012). Díky jejich

velikosti by s plaváním problémy neměly, ale pokud souvisí gradient hustoty s mírou salinity, pak se možná snaží udržet v osmotických podmínkách, ke kterým jsou fyziologicky přizpůsobené (Graham a kol. 2001). Podobné chování související ale s gradientem teploty vykazují i sladkovodní medúzky (Šedivý 2007, Hutňan 2009)

Keister a kol. (2000) pozorovali vliv rozpuštěného kyslíku na distribuci a hloubku výskytu zooplanktonu. Ukázalo se, že hustota medúz, bucharek a rybího potěru se výrazně snížila pod hranicí s rozpuštěným kyslíkem méně než $2 \text{ mg}\cdot\text{l}^{-1}$, žebernatka *Mnemiopsis leidyi* se vyskytovala v prostředí s úzkým rozpětím $1,0\text{--}1,3 \text{ mg}\cdot\text{l}^{-1}$ rozpuštěného kyslíku. Je pravděpodobné, že jednotlivé složky zooplanktonu, jako např. *Chrysaora quinquecirrha*, se přesouvaly do vrstev s vyšší koncentrací kyslíku kvůli své potravě, která byla méně tolerantní k hypoxii. Překročení hypoxické vrstvy naopak některým medúzovcům problémy nedělá. Některé druhy byly objeveny v zóně s kritickým obsahem kyslíku (18 % vzdušného nasycení) a byly schopné přežít v hypoxické vodě po dobu několika hodin (Thuesen a kol. 2005). To vedlo i k vzniku hypotézy, že zvýšení hypoxie v eutrofizovaných pobřežních stanovištích poskytuje některým medúzám konkurenční výhodu oproti rybám, jelikož jsou medúzy více tolerantní k nízkým koncentracím rozpuštěného kyslíku (Richardson a kol. 2009).

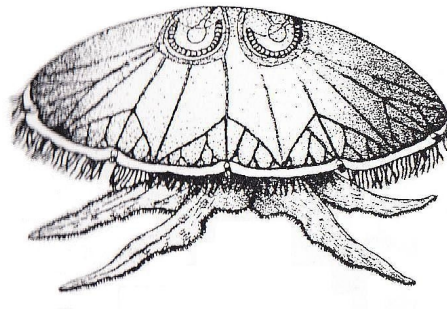
Pokud medúzy za svůj život překonají vzdálenost několika kilometrů a překonají i stometrové amplitudy DVM, pak se v mnoha případech mohou setkat s místy s rozdílnou salinitou. Změna salinity by dočasně mohla ovlivnit vertikální migraci, což se experimentálně snažila dokázat C. E. Mills (1984). Po umístění do hypotonického i hypertonického prostředí, přestaly medúzy a žebernatky plavat po několik hodin, než se vyrovnaly se změnami osmotických podmínek a vrátily se opět k plavání (Mills 1984).

Také se mohou vyskytovat druhy primárně nemigrující jako *Aglaura hemistoma* (Lučić a kol. 2009), nebo k DVM nemusí docházet vůbec, např. u medúz *Clytia* spp., *Obelia* spp., *Bougainvillia macloviana* – jejich morfologie, kinematika plavání a výskyt u hladiny úzce souvisí s jejich potravní strategií (Buecher a Gibbons 2003).

4.1. PŘÍKLADY STUDIÍ DVM NA MODELOVÝCH SKUPINÁCH

4.1.1. DVM talířovky ušaté (*Aurelia aurita*)

Jednou z obecně nejprozkoumanějších medúz a pravděpodobně nejběžnějším zástupcem medúzovců (Scyphozoa) je druhový komplex talířovky *Aurelia* sp., tradičně dělený na dva hlavní druhy *Aurelia aurita* a *Aurelia labiata*, která se vyskytuje v polárních oblastech, a několik kryptických druhů. (Dawson a Jacobs 2001). Diverzita i biogeografie těchto medúz je komplikovanější, neboť druhy se od sebe liší morfologicky, ve velikosti populací, v chování v průběhu roku i rozmnožování (Dawson a Jacobs 2001, Lucas 2001). Vyskytují se kosmopolitně v polouzavřených prostředích Atlantického



Obr. 4. talířovka ušatá (*Aurelia aurita*)
(převzato z Trégouboff, G. (1957))

oceánu jako jsou Černé, Středozemní, Baltské moře, nebo fjordy, zálivy a estuáry, nachází se také v Japonském vnitřním moři a na ostrově Palau v Tichomoří (Hamner 1994). Ekologická role této medúzy je všestranná, živí se různými složkami zooplanktonu a má silný vliv na potravní sítě (Malej a kol. 2007). Podle výskytu medúzy *Aurelia aurita* se dá předpokládat, že medúza vyhledává vrstvy s optimální teplotou, např. v Baltském moři se nachází v létě v hloubce 0–20 m, v zimě okolo 40 m (Barz a Hirche 2005), ve Středozemním moři většinou v hloubce 15–30 m (Malej a kol. 2007, Alvarez Colombo a kol. 2009). Prostorová orientace může být řízena gravitací nebo rhopáliemi, které snímají směr světla (Hansson 1997). Talířovka *A. aurita* na fyzický kontakt odpovídá téměř okamžitě přerušením plavání a kontrakcí okrajových chapadel, poté je iniciováno charakteristické odplavání (Hansson 1997), např. z hypoxických míst se vynoří; z vrstvy s nízkou salinitou, po dosažení hladiny nebo v turbulentní vodě se potopí; s výskytem kořistí zůstávají na místě a agregují se (Albert 2011, 2012).

Medúza *Aurelia aurita* je citlivá na světlo, vykazuje běžnou noční DVM, kdy se do mělkých vrstev vynořuje v pozdním odpoledni nebo v podvečer (Hamner a kol. 1994, Graham a kol. 2001, Han a Uye, 2009, Albert 2010), výjimečně se vyskytuje i reverzní DVM (Malej a kol. 2007). Horizontální plavání bylo u této medúzy pozorováno také, ale pouze ve slunečných dnech (Hamner 1994; více je tato problematika rozepsána v kapitole „Horizontální migrace“).

Další funkcí DVM je, že pomáhá medúzám zůstat během silných přílivových a odlivových proudů na místě. Zvláštní příklad byl zaznamenán D. J. Albertem (2007) v zálivu Roscoe v Kanadě, kde se medúzy *Aurelia labiata* zanořují pouze v neturbulentní vodě, driftují skrz ní napříč proudem a při vynořování je zachytí přílivové proudy, které je zanesou zpět do zálivu. Poslední studie tohoto jevu se zajímaly o to, zda medúzy setrvávají v zálivu za pomoci přílivových synchronních DVM. Tento argument byl částečně zpochybněn, když došlo k přemnožení medúz, které se rozprostřely po celém zálivu a přestaly vykazovat synchronní DVM (Albert 2007, 2010).

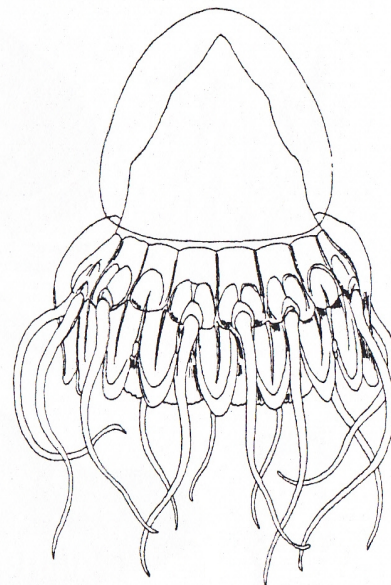
Druhy rodu *Aurelia* používají i další vzorce plavání – v husté populaci občas utvoří několikametrovou formaci do svislého kruhu, jedinci na jednom konci plavou nahoru a na opačné straně se zanořují. Frekvence ani výskyt tohoto stylu plavání, který nebyl objeven u dalších žahavců, zatím nebyly blíže prozkoumány. Jev byl pozorován prozatím na dvou lokalitách na Aljašce a v Kanadě (shrnutí v Albert 2011).

U zástupců *A. aurita* v Baltském moři nebyla pozorována v průběhu léta DVM. Zdá se, že lokalita s optimální teplotou a výskytem kořistí u hladiny poskytuje ideální podmínky a medúza nepotřebuje vertikálně migrovat (Barz a Hirche 2005).

4.1.2. DVM korunovky purpurové (*Periphylla periphylla*)

Dalším dobře prozkoumaným druhem je hlubokomořská korunovka purpurová *Periphylla periphylla*, která je zajímavá svým holoplanktonním životním cyklem – medúza se vyvíjí přímo z vajíček bez stádia polypa. Nachází se obvykle v hloubkách několika set metrů ve vyšších zeměpisných šířkách. Její adaptace na tmu jí může poskytovat výhody při hledání potenciální kořisti. Ryby, jež se krmí stejnou kořistí, mohou být i potencionálními predátory těchto medúz (Kaarvedt

a kol. 2007), což může být dalším důvodem vedoucím k DVM. Celoročně se 80–90 % populace *P. periphylla* vynořuje každou noc s amplitudou DVM 100–400 metrů z hloubky do zóny těsně pod termoklinu (v hloubce okolo 100 m), kde je početnější kořist. Za úsvitu se medúzy obrací směrem dolů a rozptýlí se ve vodním sloupci okolo hloubek 200–350 m (Youngbluth a Bámstedt 2001). Většina populace ale nevyhledává vrstvu obsahující maximum potravy. Jejich chování je vysvětleno jako varianta „predator avoidance hypothesis“. Ve vrstvě s maximálním výskytem kořisti je i větší přítomnost vizuálních predátorů potenciálně nebezpečných pro medúzy, čemuž se medúzy snaží vyhnout (Kaartvedt a kol. 2007). V zimních měsících byly medúzy rozptýleny ve větším rozsahu hloubek než v létě. In situ pozorování pomocí ROV ukázalo, že míra plavání a potravní aktivita těchto medúz se také mění s velikostí, hloubkou, denní dobou či přítomností kořisti (Youngbluth a Bámstedt 2001).



Obr. 5. korunovka purpurová (*Periphylla periphylla*)
(převzato z Trégouboff, G. (1957))

Přirozené chování *P. periphylla* bylo pozorováno in situ pomocí ROV s využitím červeného světla, neboť při osvětlení bílým světlem, medúzy reagovaly vždy silně negativně fototakticky. Rychlost plavání pod červeným světlem byla změřena na cca 1 m·min⁻¹, když došlo k vyrušení medúz bílým světlem nebo turbulencí z ROV, medúzy začaly plavat rychleji až 10 m·min⁻¹. Ve většině případů po osvětlení bílým světlem byly medúzy z počátku dezorientované a plavaly do všech různých směrů, po několika minutách se začaly potápět ke dnu. Dokonce po dosažení dna chtěly medúzy pokračovat v potápění, takže opakovaně narážely do sedimentu. Tato reakce nebyla nikdy pozorována u medúz při osvětlení červeným světlem (Youngbluth a Bámstedt 2001).

Podle tvrzení Kaartvedta a kol. (2007), by migrační chování *P. periphylla* mohlo být kvalifikováno jako směs synchronní a asynchronní migrace v prostředí s preferovanou světelnou intenzitou. Jenomže pozorováním in situ pomocí ROV se ukázalo, že orientace medúz během svítání a soumraku neprokázaly soulad se synchronní migrací. Provedením simulací ale k žádným významným synchronním migracím nedocházelo, pokud se za jediný důvod předpokládalo vyhýbání se světlu (Dupont a kol. 2009). Nicméně, světlo může být hlavním proximálním faktorem ovlivňujícím migraci korýšů, hlavní složky potravy medúz (Kaartvedt a kol. 2007). Vyplývá z toho, že ačkoliv existuje experimentální důkaz, že se medúzy *P. periphylla* vyhýbají světlu, přesto se jako hlavní proximální faktor jeví migrace za kořisti, jejíž přítomnost koreluje se světelnou intenzitou (Dupont a kol. 2009).

Další pozorování ukazují, že DVM medúz *P. periphylla* bude ještě daleko složitější a dynamičtější, než se původně zdálo. Předchozí studie odpozorovaly typickou noční DVM, tj. jednotné stoupání medúz během noci a klesání do hloubky během dne (Youngbluth a Bámstedt 2001, Bámstedt a kol. 2003), což u části zkoumané populace potvrdil také Kaartvedt a kol. (2007). Díky přesnějším

pozorováním in situ za pomoci sonaru zjistili, že populace vždy nevykazovala noční DVM, ale vyskytovalo se u nich např. půlnoční ponoření. Jedná se o návrat jedinců zpět do větší hloubky už uprostřed noci, což autoři vysvětlovali potravním nasycením (Kaartvedt a kol. 2007).

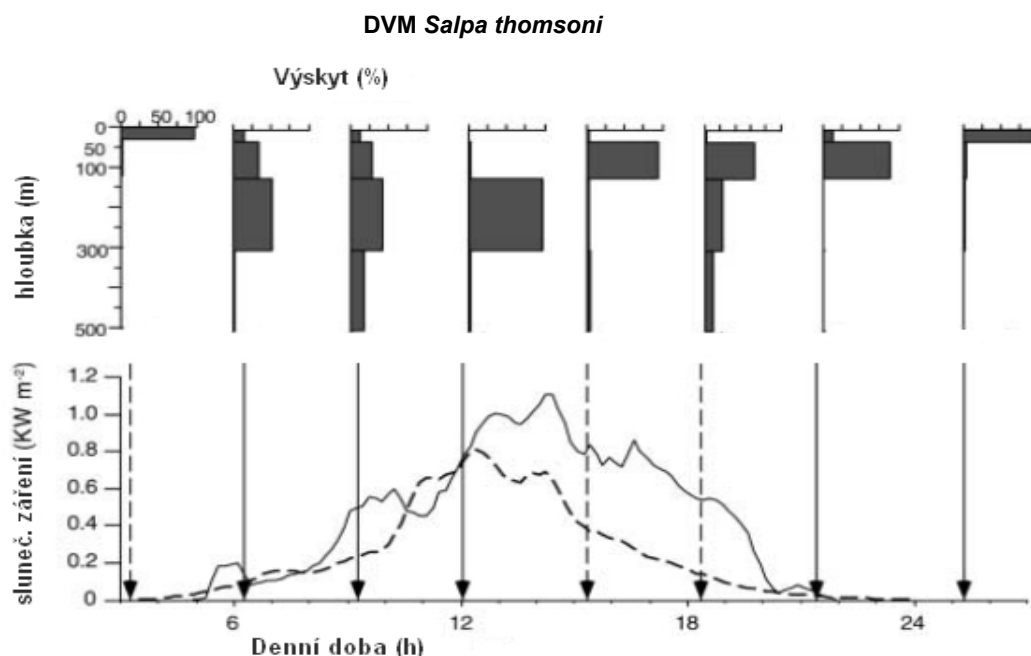
Příkladným zástupcem medúz vykonávající reverzní DVM je *Nemopilema nomurai*, jedna z největších medúz, vyskytujících se v teplejších povrchových vrstvách (cca do 40 m) Japonského moře a dosahující maximální hloubky okolo 170 m. *N. nomurai* se přes den nachází v mělkých vrstvách a během noci migruje do větších hloubek. Zajímavé je, že se odpoledne vyskytuje v menších hloubkách než po ránu. Pravděpodobně kvůli vyhledávání termostabilního prostředí se *N. nomurai* během roku nachází v rozdílných hloubkách, jež byly ovlivněny sezónní stratifikací vodního sloupce. Nicméně, faktory, které ovlivňují chování a spouští DVM, ještě nebyly konkrétně identifikovány a jsou předmětem dalšího studia. U této medúzy byla díky její velikosti pozorována i horizontální migrace (Honda a kol. 2007).

5. DVM DALŠÍCH SKUPIN ROSOLOVITÉHO ZOOPLANKTONU

DVM se spouští i u dalších organismů nevnímajících světlo, a to tím, že se jich migrující organismy dotýkají a podněcují je k migraci většinou stejným směrem.

Pro salpy je charakteristická noční DVM. Bez rozdílu, zda se jedná o solitérní jedince, nebo agregované formy, dosažená hloubka a vyhledávání šera se postupně prodlužuje v závislosti na délce dnů od zimy do léta (studován byl např. druh *Salpa fusiformis* ve Žlutém moři, Liu a kol. 2012). I další druh tohoto rodu, *Salpa thompsoni*, sledovaná v Jižním oceánu, potvrzuje noční DVM, díky níž se může nacházet ve vrstvách s bohatším výskytem kořistí, nebo jí pomáhá snižovat riziko predace (Nishikawa a Tsuda 2001).

Obr. 6. DVM *Salpa thompsoni* ve vodním sloupci (horní graf) v závislosti na intenzitě slunečního záření (spodní graf) během dne. (Upraveno podle Nishikawa a Tsuda (2001).)



Kideys a Romanova (2001) potvrdily DVM v závislosti na světelné intenzitě u žebernatek *Pleurobrachia pileus* a *Mnemiopsis leidyi* v Černém moři. U *P. pileus* bylo experimentálně dokázáno, že při snížení teploty dojde k omezení vertikální migrace. Žebernatky setrvávají v horních vrstvách u hladiny do té doby, než se organismus adaptuje na nižší teplotu, a poté opět započnou s klesáním. Stejným způsobem reagují i na předchozí přítomnost či pachové podněty predátora (Esser a kol. 2004). Titelman a kol. (2012) experimentálně dokázali, že žebernatka *Mnemiopsis leidyi* se pohybuje aktivně ve vodním sloupci v reakci na vzdálené podněty a vnímané riziko před predátory. Na chemické podněty dravce *Beroe ovata* (i za jeho nepřítomnosti) reagovala *M. leidyi* změnou směru pohybu, snížením amplitudy vertikální migrace, zvýšením variability a rychlosti plavání. Poněkud složitější změny v prostorové distribuci u žebernatky *Leucothea*, ovlivněné potravním chováním,

pozorovali v Kalifornii Hamner a kol. (1987). Žebernatka se nejčastěji krmila a vertikálně pohybovala ve vrstvě těsně nad termoklinou přibližně v 20 metrech, kde se nacházelo dostatek potravy. Po několika minutách se žebernatka *Leucothea* přestala krmít a začala s náhlými vertikálními přesuny nahoru i dolů o několik metrů. Tato náhodná kombinace vertikálního a horizontálního plavání probíhala několikrát po celý den.

Ploutvenky stejně jako medúzy setrvávají během dne ve větších hloubkách a vyhýbají se tak vizuálně se orientujícím predátorům. Jiným možným vysvětlením DVM je omezení mezidruhové kompetice o potravu. Jednotlivé druhy ploutvenek, např. *Sagitta enflata* (také známá jako *Flacissagitta enflata*), *Aidanosagitta delicata* a *A. neglecta* se segregují do určitých hloubek, což minimalizuje vzájemnou potravní kompetici (Lie a kol. 2012). Omezení potravní kompetice nebo kanibalismu může být zmírněno i odlišnou preferencí kořisti podle velikosti: *S. enflata* a *S. minima* upřednostňují perloočky, naopak *S. serradentata* klanonožce. Ukázalo se ale, že v hloubce do 50 m se *S. enflata* krmí intenzivněji klanonožci než perloočkami, zatímco ve stejné vrstvě *S. minima* preferuje právě perloočky (Kehayias a kol. 2005).

Na těchto třech zástupcích žijících ve Středozezemním moři byla provedena podrobná studie DVM, týkající se soumravné migrační aktivity s minimální dosaženou hloubkou při svítání a soumraku, částečně sledující vertikální migraci kořisti (Kehayias a kol. 2005, Kehayias a Kourouvakalis 2010). *Sagitta enflata* se krmila po celý den, *S. minima* s nejméně znatelnou vertikální migrací byla potravně nejaktivnější v poledne a při západu slunce a *S. serradentata* ráno (Kehayias a Kourouvakalis 2010). Výsledky pozorování vertikální migrace, intenzity krmení či přítomnosti potravy ve střevě vedly k závěru, že míra nasycení a potřeba trávení je dalším spouštěčem vedoucím k ponoření (Kehayias a Kourouvakalis 2010). *Sagitta setosa*, zkoumaný zástupce ploutvenek v Černém moři, se vyznačuje DVM odlišnou během svého života i rozdílnou hloubkou, ve které žije. Dospělí jedinci po celý rok migrují od hypoxické vrstvy (oxykliny) směrem ke hladině každou noc, mladí dospělí migrují jen částečně od srpna do října a juvenilové se drží u hladiny a nemigrují vůbec, což může být dáno i tím, že juvenilové jsou menší, a tudíž je ryby tolik u hladiny neohrožují. S určitým časovým zpožděním migruje s ploutvenkami i jejich kořist *Calanus euxinus*, pravděpodobně z důvodu výskytu nebezpečnějšího predátora než jsou samy ploutvenky (Mutlu 2006). Obdobně se chovají ploutvenky na opačné straně planety – *Aidanosagitta delicata* i juvenilové *Sagitta enflata* nevykazují žádnou DVM, *Aidanosagitta neglecta* provádí DVM pouze v létě (Lie a kol. 2012). Jako vysvětlení motivace k tomuto chování byly nabídnuty všechny předchozí hypotézy, přesné stanovisko ale Lie a kol. (2012) neuvádějí.

O planktonních plžích skupiny Pteropoda je v literatuře nepatrně zmíněk. Batistić a kol. (2004) pozorovali v Jaderském moři typickou DVM u *Limacina inflata* a *Cymbulia peroni*, juvenilové se drželi horních vrstev (0–100 m), dospělí jedinci hlubších (100–400 m). Tito plži také vykazují sezónní DVM – v závislosti na ročním období se měnila jejich početnost i výskyt v různých hloubkách (Batistić a kol. 2004).

U zástupců trubýšů v Jaderském moři byli pozorovány odlišné typy DVM (Lučić a kol. 2011) Typická noční DVM se týkala např. druhů *Lensia conoidea* a *Sphaeronectes koellikeri*, zato *Lensia subtilis* a *Eudoxoides spiralis* vykazovaly poměrně netypickou reverzní DVM – nejmenších hloubek

dosahovaly během večera (0–200 m), ale v noci se potápěly hlouběji. Trubýši *Lensia meteori* a *L. fowleri* představovaly reverzní DVM s nejmenší dosaženou hloubkou během dne (100–200 m), největší hloubkou (nejvíce v 600 m) na přelomu noci a rána (Lučić a kol. 2011), poněvadž se snažily vyhnout svému predátorovi narkomedúzce bělavé *Solmissus albescens*, která se krmí především na rosolovitém zooplanktonu (Lučić a kol. 2009). Rozdílné typy DVM a dosažené hloubky Lučić a kol. (2011) oddůvodňují odlišnými druhovými preferencemi světelné intenzity. Jako spouštěče DVM uvádějí potravní nároky nebo snahu vyhnout se predátorům.

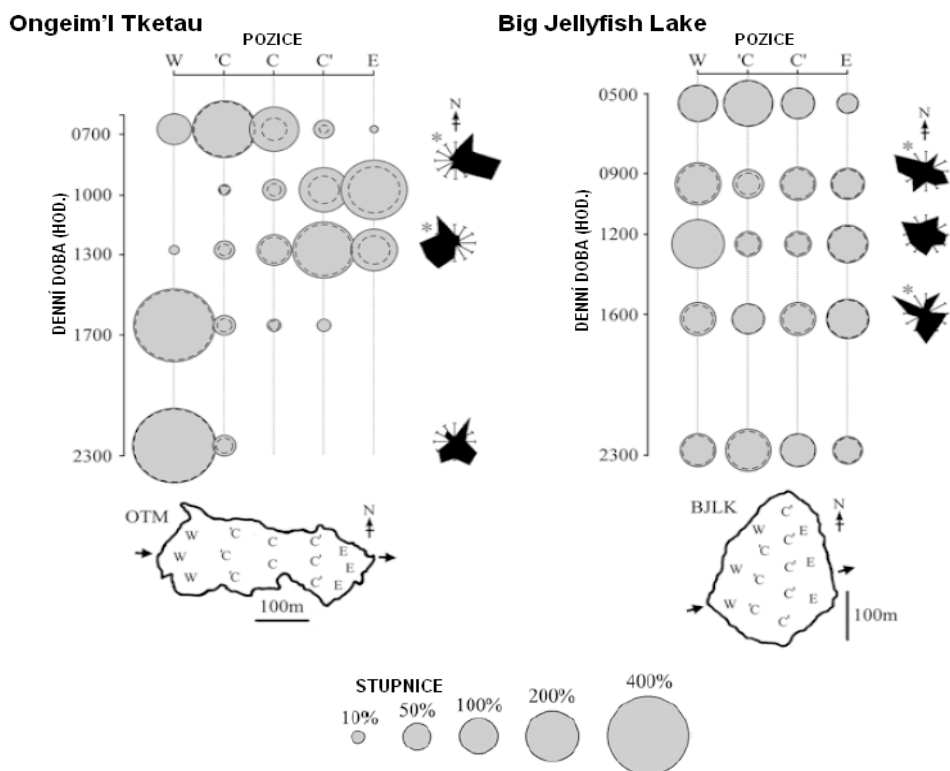
O DVM planktonních zadožábřých plžů je v literatuře pramálo zmínek, ale o jejich sezónní distribuci se zmiňuje např. Batistić a kol. 2004. Zástupci plžů v Jaderském moři *Limacina inflata*, *Cymbulia peroni* a *Peraclis reticulata* se nejčastěji nacházejí v hloubce 0–100 m, juvenilové se nacházejí ve vrchních vrstvách, dospělí jedinci preferují větší hloubky od sta metrů.

6. HORIZONTÁLNÍ MIGRACE

Zmínky v literatuře o horizontální migraci medúz se objevily až v 80. letech 20. století, kdy se začaly objevovat v etologických popisech planktonních společenstev (Hamner 1995). Horizontální migrace jsou možné pouze v tom případě, že rosolovitý zooplankton může vnímat a reagovat na životní prostředí horizontálními posuny. Kromě toho musí být horizontální překážky úměrné velikosti medúz, aby je plaváním mohly účinně překonat či zareagovat na ně. U rosolovitého zooplanktonu byly zaznamenány pouze drobné horizontální migrace, způsobené především reakcí na převládající proudění (Graham a kol. 2001), a týkají se především populací v přírodních podmínkách (Costello a kol. 1997), neboť experimentálně jsou medúzy kvůli šířce nádržních tanků pohybově omezeny, pohybují se spíše vertikálně, a tudíž se jejich horizontální migrace hůře studuje a dokazuje.

Světlo se i v tomto případě zdá být dominantním spouštěčem horizontální migrace, které vede k agregaci rosolovitého zooplanktonu (Graham a kol. 2001). Nejznámějším příkladem je komplex několika kryptických druhů kořenoústky *Mastigias* sp. (Rhizostomae) na souostroví Palau. Některé druhy jsou od sebe morfologicky rozeznatelné na první pohled, jiné až po osekvenování DNA (Dawson 2005). Medúzy zde denně migrují ve vzdálenosti 0,5–1 km kvůli maximální expozici slunečního světla pro symbiotické fotosyntetizující zooxantely, což medúzám poskytuje metabolickou výhodu (Hamner 1982).

Obr. 7. Horizontální distribuce medúzy *Mastigias* sp. v jezerech Ongeim'l Tketau a Big Jellyfish Lake na souostroví Palau, podle osy západ-východ, vyznačeno pomocí hustotních bublin. (Upraveno podle Dawson a Hamner (2003).)



70 % populace medúzy *Mastigias* sp. je soustředěna ve vrchních 2,5 m vodního sloupce a celá populace každé ráno migruje k východnímu konci jezera až k hranici stínu vytvořené mangrovníky. Specifická migrace *Mastigias* sp., která těsně kopíruje hranici stínu, pravděpodobně omezuje predaci těchto medúz sasankou *Entacmaea medusivora*, jež se nachází v zastíněných částech jezera (Dawson a Hamner 2003). Odpoledne celá populace migruje zpět k západní hranici, kde zůstanou až do rána a zapojí se k reverzní vertikální migraci (Graham a kol. 2001). Hlubší vrstvy jsou bohaté na živiny pro jejich zooxantely, medúzy ale neklesají pod 15 metrů, kde se nachází sulfidová vrstva a začíná anoxická zóna (Dawson a Hamner 2003).

Reakce na světlo může být rovněž důležitá pro tvorbu agregací, za účelem zvýšení reprodukční úspěchu – talířovka *Aurelia aurita* v Saanich Inlet v Britské Kolumbii používá sluneční kompas pro migraci a následnou segregaci v jihovýchodní části fjordu. Pokud je obloha zatažená nebo je noc, medúzy se pohybují nahodile a mohou být rozptýleny jemnými přílivovými proudy. Pozorování těchto agregací *A. aurita* naznačují, že migrace podle slunečního kompasu a agregační chování se mohly vyvinout pro usnadnění reprodukce a udržení populace v rámci tohoto fjordu v průběhu celého roku (Hamner a kol. 1994).

Schuyler a Sullivan (1997) experimentálně pozorovali, že i nedospělé medúzy *Chrysaora quinquecirrha* mají tendenci shlukovat se v chomáči o 10–50 jedincích. Tyto shluky se postupně s ubývajícím světlem zvětšovaly, a pokud bylo na tancích umístěno víko stínící světlo, agregace medúz trvala po celý den.

U medúzy *Cyanea capillata* se prokázalo, že světelná intenzita ovlivňuje i rychlost plavání. Během noci, kdy jsou medúzy více chráněny před vizuálními predátory, jsou schopny uplavat delší vzdálenost než během dne. *C. capillata* plave rychleji v noci, největší rychlostí během přílivu (Moriarty a kol. 2012). Opačné chování bylo zaznamenáno u medúzy *Phacellophora camtschatica*, která plave rychleji během dne, opět ale dosahuje největší rychlosti během přílivu (Moriarty a kol. 2012).

Horizontální migrace byla pozorována i u obrovské medúzy *Nemophila nomurai* v Japonském moři pravděpodobně kvůli vyhledávání termostabilního prostředí. Tato medúza je díky své velikosti schopna plavat proti mírnému proudu (Honda a kol. 2007).

Pro ostatní rosolovitý plankton bylo také zaznamenáno i několik případů horizontální migrace, např. Hamner a kol. (1987) zpozorovali u žebernatky *Leucothea* shánění potravy rovněž ve vodorovném směru, přičemž horizontální migrace u ní převažovala nad vertikální. V západní části Středozemního moře je populace vršenek *Oikopleura villafrancae*, která se koncentruje na rozhraní dvou vodních mas podél silně stratifikované izopykny (Gorsky 1991, podle Graham a kol. 2001).

7. STUDIE NA SLADKOVODNÍCH MEDÚZKÁCH

Craspedacusta, *Halmomises* a *Limnocnida* jsou hlavní rody sladkovodních žahavců, které mají ve svém životním cyklu volně plovoucí stádium medúzy. Sladkovodní medúzy pravděpodobně pocházejí z doby před uzavřením prehistorického moře Tethys, jejich původní areál se nachází v tropické až subtropické Asii, vyskytují se ale i endemické druhy mimo Asii, jako např. *L. tanganicae* v jezeře Tanganika (Dumont 1994), nebo r. *Keralica* a *Mansariella* z Indie, jejichž původ a zařazení je stále nejistý (Dumont 1994, Jankowski a kol. 2005).

Nejrozšířenějším druhem je medúzka sladkovodní (*Craspedacusta sowerbii* Lankester 1880), polypovec z řádu Limnomedusae, čeledi Olindiidae. Poprvé byla popsána r. 1880 v botanické zahradě v Londýně. V průběhu 20. století se medúzce sladkovodní podařilo kolonizovat, pravděpodobně s převozem ryb a vodních rostlin nebo přenosem ptáky či člověkem, celý svět, kromě polárních oblastí (Dumont 1994, Fritz a kol. 2007). Úspěch rychlého rozšíření především způsobila schopnost vytvořit životní stádia odolná proti vyschnutí – podocysty, microfrustruly – a asexuální rozmnožování. (Dumont 1994). Asexuální rozmnožování umožňuje výskyt jednopohlavních populací, jež jsou typické v invadovaném areálu. K pohlavnímu rozmnožování dochází v přítomnosti obou pohlaví – běžný stav v původním areálu druhu. V životním cyklu medúzky se nachází dvě stádia – polyp a dospělá medúzka – obě se žijí zooplanktonem (Smith a kol. 2008). Výzkum potravních nároků medúzek ukázalo, že jejich výrazné namnožení může negativně ovlivnit hojnost dospělých buchanek, jejich nauplií a drobných perlooček *Bosmina longirostris*, což naznačuje silný predační tlak (Dumont 1994, Jankowski a kol. 2005, Smith a kol. 2008). Medúzka může zkonsumovat drobné druhy zooplanktonu (perloočky, buchanky, vířníky, komáří larvy i velmi malý rybí potěr), větší zooplankton (až 8,8 mm) může zabít, ale už jej nezkonsumuje (Dodson a Cooper 1983, Smith a kol. 2008). Přirozených predátorů medúzek je poměrně málo a ne vždy jsou na lokalitě přítomní. Můžeme mezi ně zahrnout raky, želvy a ryby. (Dodson a Cooper 1983).

Chování medúzky sladkovodní bylo sledováno jak v laboratorních, tak i v přírodních podmínkách. Zkoumaly se proximální faktory, jako jsou změna aktivity v reakci na světlo, pozorování pozitivní i negativní fototaxe (Deacon a Haskell 1963, Hutňan 2006), reakce na změnu teploty (Deacon a Haskell 1963; Šedivý 2007), chemotaxe v reakci na chemické látky signalizující přítomnost potravy (Šedivý 2007).

Ze závěrů experimentálních studií provedených na fakultě Ize vyvodit, že ultimální faktor ovlivňující DVM lze považovat potravní chování a potřebu sledování své kořisti (Šedivý 2007). Dalšími,

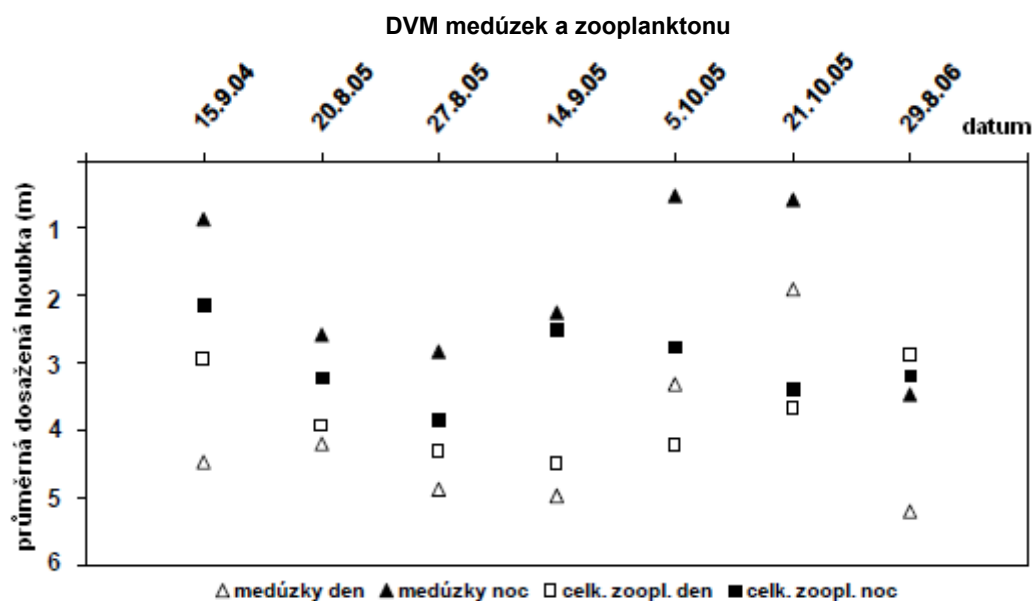


Obr. 8. medúzka sladkovodní (*Craspedacusta sowerbii*)
(převzato z http://en.wikipedia.org/wiki/File:Craspedacusta_sowerbyi_by_OpenCage.jpg)

tentokrát proximátními faktory řídicími DVM, jsou změna světelné intenzity a vertikální gradient teploty (Hutňan 2006). Medúzky se snaží pohybovat nad spodní hranicí epilimnia, zřejmě aby se vyvarovaly teplotnímu šoku, který by jim způsobila chladnější voda (Šedivý 2007). Tyto důvody se jeví jako nejpravděpodobnější, na rozdíl od antipredačního chování, neboť z důvodu nepřítomnosti predátora na většině lokalitách jej nelze prokázat.

U medúzek byly pozorovány i výjimky v DVM. V letech 2004 a 2005 Šedivý (2007) u medúzek pozoroval typické noční DVM, v roce 2006 medúzky ale přestaly výrazně migrovat a i v noci setrvaly ve větší hloubce. Podle Šedivého (2007) se nejedná o ojedinělý případ, naopak byly sledovány i lokality, kde k migracím nedocházelo vůbec, nebo se vyskytovaly migrace reverzní. Už Russell (1931) popsal, že některé druhy mořského rosolovitého zooplanktonu žijící v mělčinách (např. medúza *Phialidium* sp.) se chovaly rozdílně z jednoho roku na druhý. Tyto sezónní rozdíly v chování mohou být vysvětlovány změnou intenzity světla, či nastolením takových ideálních podmínek (dostatek potravy, ideální teplota, nepřítomnost predátora), které medúzu nenutí k migracím (Buecher a Gibbons 2003), nebo sledováním distribuce kořisti (Šedivý 2007). Přesto tato problematika ještě není zcela objasněna.

Obr. 9. Korelace DVM medúzek a zooplanktonu, resp. porovnání denních a nočních průměrných hloubek, v celém sledovaném období v lomu Kojetice. (Upraveno podle J. Šedivý (2007).)



8. ZÁVĚR

U všech hlavních skupin rosolovitého planktonu se vyskytují nejrozličnější typy migrací horizontálních i vertikálních, přičemž za nejvýznamější je považována diurnální vertikální migrace, která hraje významnou úlohu v transportu živin a má významný dopad na trofickou dynamiku potravních sítí. U většiny zástupců je nejtýpější noční diurnální vertikální migrace. Existují i další typy DVM, jako je migrace reverzní anebo soumráčná. Tyto tři typy jsou ideální, občas dochází k časovým, či prostorovým obměnám nebo ke kombinacím různých DVM.

Mezi hlavní proximální faktory spouštějící či ovlivňující rozsah diurnálních vertikálních migrací patří změna světelné intenzity, teploty, hustoty, tlaku a salinity. Mezi ultimální faktory patří především sledování distribuce kořisti, únik před predátory, případně vyhýbání se škodlivému UV záření.

Sladkovodní zástupci rosolovitého zooplanktonu – medúzky – migrují podobně jako mořský zooplankton. Pro medúzky je typická noční DVM, sledování kořisti a setrvávání v prostředí s optimálními teplotními podmínkami nad spodní hranicí epilimnia. V jednotlivých sezónách byly u medúzek pozorovány rozdíly v distribučním chování – vyskytovala se u nich reverzní migrace, nebo medúzky přestaly migrovat úplně. Důvody vedoucí k těmto změnám nejsou prozatím objasněny a bylo by zajímavé je blíže prozkoumat.

Po srovnání studií sladkovodních medúzek se zástupci mořského rosolovitého zooplanktonu nelze, z důvodu komplexnosti mořských ekosystémů a rozdílů mezi sladkovodními a mořskými ekosystémy, jednoznačně poukázat na určitý faktor, který spouští DVM. Antipredační důvody vedoucí k vertikálním migracím se vyskytují u většiny mořského rosolovitého zooplanktonu, ale u sladkovodních medúzek nejsou antipredační důvody zcela zřejmé. Většina studií se tudíž shoduje v tom, že za hlavní faktor spouštějící DVM lze považovat u mořského i sladkovodního rosolovitého zooplanktonu potravní chování, tedy sledování distribuce kořisti.

SEZNAM LITERATURE

- Albert, D. J. (2007): *Aurelia labiata* medusae (Scyphozoa) in Roscoe Bay avoid tidal dispersion by vertical migration. *Journal of Sea Research* **57**, 281-287.
- Albert, D. J. (2010): Vertical distribution of *Aurelia labiata* (Scyphozoa) jellyfish in Roscoe Bay is similar during flood and ebb tides. *Journal of Sea Research* **64**, 422-425.
- Albert, D. J. (2011): What's on the mind of a jellyfish? A review of behavioural observations on *Aurelia* sp. jellyfish. *Neuroscience & Biobehavioral Reviews* **35**, 474-482.
- Albert, D. J. (2012): Controlled activation of species typical behaviour to low salinity, seawater movement and seawater depth in *Aurelia labiata* (Scyphozoa) Jellyfish in Roscoe Bay, Canada. *Hydrobiologia* **680**, 179-186.
- Alvarez Colombo, G., Mianzan, H. a Madirolas, A. (2003): Acoustic characterization of gelatinous plankton aggregations: four study cases from the Argentine continental shelf. *ICES Journal of Marine Science: Journal du Conseil* **60**: 650-657.
- Alvarez Colombo, G., Benović, A., Malej, A., Lučić, D., Makovec, T., Onofri, V., Acha, M., Madirolas, A. a Mianzan, H. (2009): Acoustic survey of a jellyfish-dominated ecosystem (Mljet Island, Croatia). *Hydrobiologia* **616**, 99-111.
- Anderson, P. A. a Mackie, G. O. (1977): Electrically coupled, photosensitive neurons control swimming in a jellyfish. *Science* **197**, 186-188.
- 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. *Scientia Marina* **56**, 99-108.
- Arkett, S. A. (1985): The shadow response of a hydromedusan (*Polyorchis penicillastus*): Behavioral mechanisms controlling diel vertical migration. *The Biological Bulletin* **169**, 297-312.
- Balino, B. M. a Aksnes, D. L. (1993): Winter distribution and migration of the sound scattering layers, zooplankton and micronekton in Masfjorden, western Norway. *Marine Ecology Progress Series* **102**, 35-50.
- Båmsted, U., Kaartvedt, S. a Youngbluth, M. (2003): An evaluation of acoustic and video methods to estimate the abundance and vertical distribution of jellyfish. *Journal of Plankton Research* **25**, 1307-1318.
- Barham, E. G. (1963): The deep-scattering layer as observed from the bathyscaph "Trieste". *Proc. 16th international Congress of Zoology* **4**, 298-300.
- Barz, K. a Hirche, H. J. (2005): Seasonal development of scyphozoan medusae and the predatory impact of *Aurelia aurita* on the zooplankton community in the Bornholm Basin (central Baltic Sea). *Marine biology* **147**, 465-476.
- Batistić, M., Kršinić, F., Jasprica, N., Carić, M., Viličić, D. a Lučić, D. (2004): Gelatinous invertebrate zooplankton of the South Adriatic: species composition and vertical distribution. *Journal of plankton research* **26**, 459-474.
- Bollens, S. M., Rollwagen-Bollens, G., Quenette, J. A. a Bochdansky, A. B. (2011): Cascading migrations and implications for vertical fluxes in pelagic ecosystems, *Journal of Plankton Research* **33**, 349-355.
- Brodeur, R. D., Mills, C. E., Overland, J.E., Walters, G. E. a Schumacher, J. D. (1999): Evidence for a substantial increase in gelatinous zooplankton in the Bering Sea, with possible links to climate change. *Fisheries Oceanography* **8**, 296-306.
- Buecher, E. a Gibbons, M. J. (2003): Observations on the diel vertical distribution of hydromedusae in the southern Benguela. *African Journal of Marine Science* **25**, 231-238.
- Cohen, J. H. a Forward Jr., R. B. (2003): Ctenophore kairomones and modified aminosugar disaccharides alter the shadow response in a larval crab. *Journal of Plankton Research* **25**, 203-213.
- Cohen, J. H. a Forward Jr., R. B. (2009): Zooplankton Diel Vertical Migration – A review of proximate control. *Oceanography and Marine Biology: An Annual Review* **47**, 77-110.
- Costello, J. H., Klos, E. a Ford, M. D. (1998): *In situ* time budgets of the scyphomedusae *Aurelia aurita*, *Cyanea* sp., and *Chrysaora quinquecirrha*. *Journal of Plankton Research* **20**, 383-391.
- Dawson, M. N. a Jacobs, D. K. (2001): Molecular evidence for cryptic species of *Aurelia aurita* (Cnidaria, Scyphozoa). *The Biological Bulletin* **200**, 92-96.
- Dawson, M. N. a Hamner, W. M. (2003): Geographic variation and behavioral evolution in marine plankton: the case of *Mastigias* (Scyphozoa, Rhizostomeae). *Marine Biology* **143**, 1161-1174.

- Dawson, M. N. (2005): Five new subspecies of *Mastigias* (Scyphozoa: Rhizostomeae: Mastigiidae) from marine lakes, Palau, Micronesia. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* **85**, 679-694.
- Deacon, J. E. a Haskell, W. L.. (1967): Observations on the ecology of the freshwater jellyfish in Lake Mead, Nevada. *American Midland Naturalist* **78**, 155-166.
- Dodson, S. I. a Cooper, S. D. (1983): Trophic relationships of the freshwater jellyfish *Craspedacusta sowerbyi* Lankester 1880. *Limnology and Oceanography* **28**, 345-351.
- Dumont, H. (1994): The distribution and ecology of the fresh- and brackish-water medusae of the world. *Hydrobiologia* **272**, 1-12.
- Dupont, N., Klevjer, T. A., Kaartvedt, S. a Aksens, D. L. (2009): Diel vertical migration of the deep-water jellyfish *Periphylla periphylla* simulated as individual responses to absolute light intensity. *Limnology and Oceanography* **54**, 1765-1775.
- Enright, J. T. (1977): Diurnal vertical migration: adaptive significance and timing. Part 1. Selective advantage: a metabolic model. *Limnology and Oceanography* **22**, 856-872.
- Esser, M., Greeve, W. a Boersma, M. (2004): Effects of temperature and the presence of benthic predators on the vertical distribution of the ctenophore *Pleurobrachia pileus*. *Marine Biology* **145**, 595-601.
- Fritz, G. B., Schill, R. O., Pfannkuchen, M. a Bruemmer, F. (2007): The freshwater jellyfish *Craspedacusta sowerbii* Lankester, 1880 (Limnomedusa: Olindiidae) in Germany, with a brief note on its nomenclature. *Journal of Limnology* **66**, 54-59.
- Graham, W., Pagés, F. a Hamner, W. (2001): A physical context for gelatinous zooplankton aggregations: a review. *Hydrobiologia* **451**, 199-212.
- Hamner, W. M., Madin L. P., Alldredge A. L., Gilmer R. W. a Hamner P. P. (1975): Underwater observations of gelatinous zooplankton: Sampling problems, feeding biology, and behavior. *Limnology and Oceanography* **20**, 907-917.
- Hamner, W. M., Gilmer, R. W. a Hamner, P. P. (1982): The physical, chemical, and biological characteristics of a stratified, saline, sulfide lake in Palau [Eil Malk Jellyfish Lake; Caroline Islands]. *Limnology and Oceanography* **27**.
- Hamner, W. M., Strand, S. W., Matsumoto, G. I. a Hamner, P. P. (1987): Ethological observations on foraging behavior of the ctenophore *Leucothea* sp. in the open sea. *Limnology and Oceanography* **32**, 645-652.
- Hamner, W. M., Hamner, P. P. a Strand, S. W. (1994): Sun-compass migration by *Aurelia aurita* (Scyphozoa): population retention and reproduction in Saanich Inlet, British Columbia. *Marine Biology* **119**, 347-356.
- Han, C. H. a Uye, S. I. (2009): Quantification of the abundance and distribution of the common jellyfish *Aurelia aurita* s. l. with a Dual-frequency IDentification SONar (DIDSON). *Journal of Plankton Research* **31**, 805-814.
- Haney, J. F. (1988): Diel patterns of zooplankton behavior. *Bulletin of Marine Science* **43**, 583-603.
- Hansson, L. J. (1997): Capture and digestion of the scyphozoan jellyfish *Aurelia aurita* by *Cyanea capillata* and prey response to predator contact. *Journal of Plankton Research* **19**, 195-208.
- Hays, G. C. (2003): A review of the adaptive significance and ecosystem consequences of zooplankton diel vertical migrations. *Hydrobiologia* **503**, 163-170.
- Hays, G. C., Doyle, T. K., Houghton, J. D., Lilley, M. K., Metcalfe, J. D. a Righton, D. (2008): Diving behaviour of jellyfish equipped with electronic tags. *Journ. of Plankton Research* **30**, 325-331.
- Honda, N. a Watanabe, T. (2007): Vertical distribution survey of the giant jellyfish *Nemopilema nomurai* by an underwater video camera attached to a midwater trawl net. *Nippon Suisan Gakkaishi (Japanese Edition)* **73**, 1042.
- Hosia, A. a Båmstedt, U. (2007): Seasonal changes in the gelatinous zooplankton community and hydromedusa abundances in Korsfjord and Fanafjord, western Norway. *Marine Ecology Progress Series* **351**, 113-127.
- Hutňan, M. (2009): Vertikální distribuce medúzky sladkovodní v přírodních a laboratorních podmínkách. *Diplomová práce. Katedra ekologie Přírodovědecké fakulty UK v Praze*, 62 s.
- Isaacs, J. D., Tont, S. A. a Wick, G. L. (1974): Deep Scattering Layers: vertical migration as a tactic for finding food. *Deep-Sea Research* **21**, 651-656.
- Jankowski, T., Strauss, T. a Ratte, H. T. (2005): Trophic interactions of the freshwater jellyfish *Craspedacusta sowerbii*. *Journal of Plankton Research* **27**, 811-823.

- Kaartvedt, S., Klevjer, T. A., Torgersen, T., Sørnes, T. A. a Røstad, A. (2007): Diel vertical migration of individual jellyfish (*Periphylla periphylla*). *Limnology and Oceanography* **52**, 975-983.
- Kehayias, G., Michaloudi, E., a Koutrakis, E. (2005): Feeding and predation impact of chaetognaths in the north Aegean Sea (Strymonikos and Ierissos Gulfs). *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* **85**, 1525-1532.
- Kehayias, G. a Kourouvakalis, D. (2010): Diel vertical migration and feeding of chaetognaths in coastal waters of the eastern Mediterranean. *Biologia* **65**, 301-308.
- Keister, J. E., Houde, E. D. a Breitbart, D. L. (2000): Effects of bottom-layer hypoxia on abundances and depth distributions of organisms in Patuxent River, Chesapeake Bay. *Marine Ecology Progress Series* **205**, 43-59.
- Kideys, A. E. & Romanova, Z. (2001): Distribution of gelatinous macrozooplankton in the southern Black Sea during 1996-1999. *Marine Biology* **139**, 535-547.
- Klevjer, T. A., Kaartvedt, S., a Båmstedt, U. (2009): In situ behaviour and acoustic properties of the deep living jellyfish *Periphylla periphylla*. *Journal of Plankton Research* **31**, 793-803.
- Kremer, P. a Kremer, J. N. (1988): Energetic and behavioral implications of pulsed food availability for zooplankton. *Bulletin Of Marine Science* **43**, 797-809.
- Lampert, W. (1989): The adaptive significance of diel vertical migration of zooplankton. *Functional Ecology* **3**, 21-28.
- Larinck, O. a Westheide, W. (2006): Coastal Plankton – Photo guide for European seas. *Dr. Pfeil., F., München*, 143 s.
- Laval, P., Braconnot, J. C., Carre, C., Goy, J., Morand, P. a Mills, C. E. (1989): Small-scale distribution of macroplankton and micronekton in the Ligurian Sea (Mediterranean Sea) as observed from the manned submersible Cyana. *Journal of Plankton Research* **11**, 665-685.
- Lie, A. A., Tse, P. a Wong, C. K. (2012): Diel vertical migration and feeding of three species of chaetognaths (*Flaccisagitta enflata*, *Aidanosagitta delicata* and *Aidanosagitta neglecta*) in two shallow, subtropical bays in Hong Kong. *Journal of Plankton Research* **34**, 670-684.
- Liu, Y., Sun, S. a Zhang, G. (2012): Seasonal variation in abundance, diel vertical migration and body size of pelagic tunicate *Salpa fusiformis* in the Southern Yellow Sea. *Chinese Journal of Oceanology and Limnology* **30**, 92-104.
- Lucas, C. H. (2001): Reproduction and life history strategies of the common jellyfish, *Aurelia aurita*, in relation to its ambient environment. *Hydrobiologia* **451**, 229-246.
- Lučić, D., Benović, A., Morović, M., Batistić, M. a Onofri, I. (2009): Diel vertical migration of medusae in the open Southern Adriatic Sea over a short time period (July 2003). *Marine Ecology* **30**, 16-32.
- Lučić, D., Benović, A., Batistić, M., Morović, M., Onofri, I., Molinero, J. C., Kogovšek, T., Gangai, B. a Miloslaović, M. (2011): A short-term investigation of diel vertical migrations of the calycofhoran Siphonophora in the open south Adriatic Sea (July 2003). *Acta Adriatic* **52**, 159-172.
- Mackie, G. O., Marx, R. M. a Meech, R. W. (2003): Central circuitry in the jellyfish *Aglantha digitale* IV. Pathways coordinating feeding behaviour. *Journal of experimental biology* **206**, 2487-2505.
- Malej, A., Turk, V., Ličić, D. a Benović, A. (2007): Direct and indirect trophic interactions of *Aurelia* sp. (Scyphozoa) in a stratified marine environment (Mljet Lakes, Adriatic Sea). *Marine Biology* **151**, 827-841.
- Matanoski, J., Hood, R., Owen, R. a Purcell, J. (2001): Characterizing the effect of prey on swimming and feeding efficiency of the scyphomedusa *Chrysaora quinquecirrha*. *Marine Biology* **139**, 191-200.
- Mills, C. E. (1984): Density is altered in hydromedusae and ctenophores in response to changes in salinity. *The Biological Bulletin* **166**, 206-215.
- Mills, C. E. (1995): Medusae, siphonophores, and ctenophores as planktivorous predators in changing global ecosystems. *ICES Journal of Marine Science: Journal du Conseil* **52**, 575-581.
- Moriarty, P. E., Andrews, K. S., Harvey, C. J. a Kawase, M. (2012): Vertical and horizontal movement patterns of scyphozoan jellyfish in a fjord-like estuary. *Marine Ecology Progress Series* **455**, 1-12.
- Mutlu, E. (2006): Diel vertical migration of *Sagitta setosa* as inferred acoustically in the Black Sea. *Marine Biology* **149**, 573-584.
- Newell, G. E. a Newell, R. C. (1977): Marine Plankton – a practical guide. *Hutchinson & Co., London*, 244 s.
- Nishikawa, J., a Tsuda, A. (2001): Diel vertical migration of the tunicate *Salpa thompsoni* in the Southern Ocean during summer. *Polar Biology* **24**, 299-302.

- Ohman, M. D., Frost, B. W. a Cohen, E. B. (1983): Reverse Diel Vertical Migration: An Escape from Invertebrate Predators. *Science* **220**, 1404-1407.
- Purcell, J. E. a Arai, M. N. (2001): Interactions of pelagic cnidarians and ctenophores with fish: A review. *Hydrobiologia* **451**, 27-44.
- Richardson, A. J., Bakun, A., Hays, G. C. a Gibbons, M. J. (2009): The jellyfish joyride: causes, consequences and management responses to a more gelatinous future. *Trends in Ecology and Evolution* **24**, 312-322.
- Ringelberg, J. (1999): The photobehaviour of *Daphnia* spp. as a model to explain diel vertical migration in zooplankton. *Biological Reviews* **74**, 397-423.
- Ringelberg, J. a Van Gool, E. (2003): On the combined analysis of proximate and ultimate aspects in diel vertical migration (DVM) research. *Hydrobiologia* **491**, 85-90.
- Ruppert, E. E., Fox, R. S. a Barnes, R. D. (2004): Invertebrate Zoology Brooks. *Cole, Belmont, CA, USA*, 963 s.
- Russell, F. S. (1931): The vertical distribution of marine macroplankton. XI. Further observations on diurnal changes. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom (New Series)* **17**, 767-775.
- Schuyler, Q. a Sullivan, B. K. (1997): Light responses and diel migration of the scyphomedusa *Chrysaora quinquecirrha* in mesocosms. *Journal of Plankton Research* **19**, 1417-1428.
- Steinberg, D. K., Carlson, C. A., Bates, N. R., Goldthwait, S. A., Madin, L. P., a Michaels, A. F. (2000): Zooplankton vertical migration and the active transport of dissolved organic and inorganic carbon in the Sargasso Sea. *Deep-Sea Research* **47**, 137-158.
- Smith, A. S. a Alexander, J. E. (2008): Potential effects of the freshwater jellyfish *Craspedacusta sowerbii* on zooplankton community abundance. *Journal of Plankton Research* **30**, 1323-1327.
- Šedivý, J. (2007): Vertikální migrace medúzky sladkovodní (*Craspedacusta sowerbii*) ve stratifikované nádrži. *Diplomová práce. Katedra ekologie Přírodovědecké fakulty UK v Praze*, 58 s.
- Titelman, J., Hansson, L. J., Nilsen, T., Colin, S. P. a Costello, J. H. (2012): Predator-induced vertical behavior of a ctenophore. *Hydrobiologia* **690**, 181-187.
- Thuesen, E. V., Rutherford, L. D., Brommer, P. L., Garrison, K., Gutowska, M. A. a Towanda, T. (2005): Intragel oxygen promotes hypoxia tolerance of scyphomedusae. *Journal of Experimental Biology* **208**, 2475-2482.
- Trégouboff, G. (1957): Manuel de Planctologie Méditerranéenne. *Centre National de la Recherche Scientifique, Paříž*. Textová část 543 s., obrázková část 207 s.
- Youngbluth, M. J. a Båmstedt, U. (2001): Distribution, abundance, behavior and metabolism of *Periphylla periphylla*, a mesopelagic coronate medusa in a Norwegian fjord. *Hydrobiologia* **451**, 321-333.
- Zaret, T. a Suffern, J. (1976): Vertical migration in zooplankton as a predator avoidance mechanism. *Limnology and Oceanography* **21**, 804-813.

SEKUNDÁRNÍ CITACE

- 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*, 725-809.
- Kozhov, M. M. (1963): Lake Baikal and its life (Vol. 11). The Hague: W. Junk.