

Bakalářská práce

Faktory ovlivňující líhnutí diapauzujících stádií lupenonožců

Factors affecting hatching of phyllopod
diapausing eggs

(literární rešerše)

Martina Sailerová

Katedra ekologie
Přírodovědecká fakulta Univerzity Karlovy v Praze

Školitel: RNDr. Adam Petrusek

srpen 2008

Poděkování

Děkuji svému školiteli RNDr. Adamu Petruskovi za velmi cenné rady a připomínky k mé bakalářské práci a za trpělivost, kterou při tom prokázal. Za podporu při psaní této práce chci také velmi poděkovat Jirkovi, Saše a Markétě. Především bych chtěla ale poděkovat svým rodičům, kteří mi umožnili studovat na vysoké škole, po celou dobu mě velmi podporovali a vytvořili mi ideální podmínky pro studium.

Abstract

Diapause, one form of dormancy, is common feature among freshwater zooplankton. It is a way of defence against periods of harsh environmental conditions caused by biotic or abiotic factors, therefore it may be regarded as an „escape“ or dispersal in time. The production of diapause stages gives rise to a „egg reservoir“, analogous to plant seed banks, and has several implications for the spatial dispersal, population ecology, genetics and evolution of zooplankton. The abundance of diapausing stages in the sediments may be higher than that of the active population, and this viable diapausing eggs are tens of years old and may act to preserve local diversity of genotypes for long periods.

In this review, the nature of resting eggs of the Branchiopoda is briefly noted and factors initiating the termination of diapause in branchiopods is reviewed. Generally, the level of variability in season length (or catastrophe date) and the predictability of the environment are important factors determining the timing of emergence from diapausing stage. If diapause is an adaptive response to unfavourable conditions, so diapause patterns will differ between temporary and permanent habitats. Hatching from eggs may differ among species or even population and genotypes. But the extent to which dormancy is controlled endogenously or exogenously is not always clear.

Key words: diapause, Branchiopoda, diapausing eggs, hatching, bet-hedging

Abstrakt

Diapauza jako forma dormance je běžná vlastnost sladkovodního zooplanktonu. Je to způsob obrany před nepříznivými podmínkami, způsobenými biotickými nebo abiotickými faktory, a tudíž může být považována za „únik“ či disperzi v čase. Produkce diapauzujících stádií dává vzniknout tzv. „zásobárně vajíček“, podobné rostlinné bance semen, která má široký význam pro prostorovou disperzi, populační ekologii, genetiku a evoluci zooplanktonu. Početnost diapauzujících stádií v sedimentu může být vyšší než početnost aktivní populace. Tato diapauzující vajíčka jsou schopná přežívat desítky let v sedimentu, a tak mohou uchovávat místní diverzitu genotypů po dlouhou dobu.

V této rešeršní práci se zmiňuji o vlastnostech diapauzujících vajíček lupenonožců a shrnuji faktory, které mají vliv na ukončení jejich diapauzy. Obecně míra variability v délce růstové sezóny (nebo v příchodu nevhodných podmínek) a předvídatelnost prostředí, jsou důležitými faktory ovlivňující líhnutí z diapauzujících stádií. Pokud je diapauza adaptivní odpovědí na nevhodné podmínky, tak se liší mezi dočasnými a stálými habitaty. Líhnutí vajíček se může lišit jak mezi druhy, tak dokonce i mezi populacemi či genotypy. Stále ale není jasné, z jaké části je diapauza kontrolována endogenně a z jaké exogenně.

Klíčová slova: diapauza, Branchiopoda, diapauzující stádia, líhnutí, bet-hedging

Obsah:

Úvod	5
1. Lupenonožci	6
1.1. Představení skupiny	6
1.2. Rozmnožování lupenonožců	7
2. Diapauza	9
2.1. Definice a rozdělení	9
2.2. Diapauza jako ochrana před vymřením (<i>abortivní líhnutí, prodloužená diapauza, bet-hedging</i>)	10
3. Diapauzující stádia	11
3.1. Rozdělení, vlastnosti a funkce diapauzujících stádií	11
3.2. Obaly diapauzujících vajíček u lupenonožců	13
4. Faktory ovlivňující líhnutí diapauzujících stádií	15
4.1. Vliv hydroperiody	14
4.2. Vliv teploty	16
4.3. Vliv fotoperiody a světla	18
4.4. Vliv saturace O ₂ a CO ₂	19
4.5. Vliv pH	20
4.6. Vliv ostatních fyzikálních a chemických vlastností vody	21
4.7. Vliv vyschnutí a vymrznutí vajíček	21
4.8. Vliv vertikální a horizontální distribuce vajíček	22
4.9. Vliv přítomnosti predátorů	24
4.10. Vliv genotypu a bet-hedging strategie	25
4.11. Vliv maternálního efektu	26
4.12. Vliv dekapulace	27
Závěr	28
Seznam citované literatury	29

ÚVOD

U vodních bezobratlých došlo během evoluce ke vzniku řady adaptací na proměnlivé prostředí vodních ploch. Významným selekčním tlakem v mnoha prostředích je nepříznivé období roku, kdy dochází k významnému zhoršení životních podmínek nebo, v případě dočasných vod, dokonce k úplnému vyschnutí lokality. Úspěšnost populace pak závisí na schopnosti vyvíjet se a rozmnožovat v omezeném čase a tolerovat změny prostředí. Přes variabilitu prostředí nacházíme bohatě diverzifikovanou skupinu bezobratlých i v dočasných vodách (Bonner et al. 1997). Tito živočichové vodních biotopů mají obvykle životní cykly obsahující dormanci (klidové stádium) nebo disperzi, aby překlenuli nehostinná období. Oba tyto děje jsou důležité pro přežití (Frisch 2002) a často jsou vzájemně provázané, neboť u mnoha taxonů jsou pro pasivní disperzi využívána právě klidová stadia. Jak disperze, tak dormance jsou u mnoha taxonů intenzivně zkoumány.

Dormance je široce rozšířená vlastnost, která je častá hlavně mezi organismy osídlující měnící se prostředí, kam patří i vodní habitaty (Cacères 1997 shrnuto podle Lass et al. 2005). Diapauza jako forma dormance je stav fyziologického klidu a nízké metabolické aktivity, kdy se pozastaví životní funkce organismu po určité, někdy velmi dlouhou dobu. Umožňuje tak překonání nepříznivých podmínek prostředí, která jsou ohrožující pro aktivní stádium organismu (Alekseev & Starobogatov 1996, Hairston & Cacères 1996, Philippi et al. 2001).

Studium faktorů, které hrají klíčovou roli při ukončení diapauzy a začátku líhnutí z diapauzujících stádií je zásadní pro pochopení mechanismů diapauzy (Brendonck 1996) a ekologických a evolučních dynamik populací (dos Santos & Persoone 1998). Studium banky diapauzujících stádií můžeme zjistit změny výskytu druhů a genotypů od minulosti do současnosti (Brendonck & De Meester 2003). Studium diapauzy může také objasnit otázky týkajících se mezidruhových hybridů, kteří vznikají při pohlavním rozmnožování. Pomocí diapauzujících vajíček můžeme zjistit výskyt, frekvenci a početnost mezidruhových hybridů v lokální bance vajíček. Díky těmto vajíčkům se mohou hybridní genotypy šířit a kolonizovat nová prostředí (Alekseev et al. 2007).

Podíl živočichů schopných diapauzy vzrůstá podél gradientu od trvalých k dočasným vodním plochám (Williams 1998 podle Frisch 2002). Ve své práci shrnuji poznatky o diapauze u třídy lupenonožců, zástupců skupiny korýšů, kteří obývají jak dočasné periodické, tak i stálé stojaté vody. Některé druhy můžeme najít i ve vlhkém substrátu, v biotopech podzemních vod, v hypersalinních jezerech, v brakické vodě a v moři (Dumont & Negrea

2002). V úvodních kapitolách představuji třídu lupenonožců a vysvětluji jejich formu diapauzy a diapauzujících stádií. V hlavní části práce jsem se pokusila shrnout faktory, které mají vliv na ukončení diapauzy a začátek líhnutí z diapauzujících stádií u této skupiny živočichů.

1. LUPENONOŽCI

1.1. Představení skupiny

Třída lupenonožci (Branchiopoda) je velmi diverzifikovaná skupina koryšů, jejichž adaptace na dočasné a nevyzpytatelné prostředí jim umožnila přežít od svrchního kambria až dodnes (Brendonck 1996, Fryer 1996).

Tělo většiny lupenonožců je, s výjimkou žábronožek (Anostraca), kryto karapaxem, který je někdy redukován pouze na prostor okolo vajíček (Dumont & Negrea 2002). Na hlavě mají vedle složených očí často i oko naupliové, tykadélka, tykadla a kusadla. Čelisti jsou redukovány. Na trupu mají několik párů nožek (počet závisí na řádu), které jsou ve většině případů listovité a podle nich je odvozeno české i latinské jméno třídy. Na každé mají váčkovitý epipodit, který u některých slouží k dýchání (Šrámek-Hušek et al. 1962), jiné druhy využívají k dýchání speciální oblasti karapaxu, popř. jiné orgány (Dumont & Negrea 2002). Zadní část těla (abdomen, popř. postabdomen) je většinou zakončena furkou (Šrámek-Hušek et al. 1962). Celková velikost těla se pohybuje od 0,18 mm (*Alonella nana*) až po 100 mm (*Branchinecta gigas*) (Dumont & Negrea 2002).

Třída lupenonožců má devět řádů, ale tradičně je řazena do čtyř nesourodých skupin. Do skupiny Cladocera (perloočky) zahrnujeme čtyři v současnosti rozeznávané recentní řády (Anomopoda, Ctenopoda, Onychopoda a Haplopoda), které jsou monofyletické, ale jejich vzájemný vztah ještě není úplně objasněn. Skupina Conchostraca (škeblůvky) je sběrné označení pro tři monofyletické řády (Laevicaudata, Spinicaudata a Cyclestherida), přičemž řád Cyclestherida je sesterskou skupinou Cladocera a společně jsou někdy označovány pod názvem Cladoceromorpha. Řád Anostraca (žábronožky) a řád Notostraca (listonozi) jsou také monofyletické, přičemž řád Anostraca je sesterskou skupinou vůči celé třídě Branchiopoda (Dumont & Negrea 2002, deWaard et al. 2006).

Zástupci skupin Anostraca, Notostraca a „Conchostraca“ obývají nejčastěji drobné periodické vody, které pravidelně nebo nepravidelně vysychají, zamrzají nebo skokovitě mění výšku hladiny (Brendonck 1996), jako jsou mokřady, záplavové nivy, různé typy tůní, dešťové louže, skalní tůňky, nádržky v kamenech aj. Obvykle jsou to habitaty s absencí ryb, a tak zde nejsou vystaveni přímé predaci (Dumont & Negrea 2002). Jsou řazeni mezi „velké lupenonožce“ a jejich tělo je rozlišeno na zřetelné články. Čtvrtá skupina Cladocera zahrnuje drobnější formy, jejich tělo je většinou nečláňkované. Perloočky obývají jak drobné periodické, tak i rozsáhlejší trvalé vody, kde často tvoří potravu ryb a vodních bezobratlých (Šrámek-Hušek et al. 1962).

1.2. Rozmnožování lupenonožců

Lupenonožci jsou většinou odděleného pohlaví s vyvinutým pohlavním dimorfismem. Vývoj je buď přímý, nebo vytvářejí šestínohou larvu zvanou nauplius. Můžou se vyskytovat i hermafrodité a pohlavní rozmnožování může být střídáno s partenogenetickým (Šrámek-Hušek et al. 1962). Pohlavní žlázy lupenonožců leží po stranách trávicí trubice. Samčí žlázy přecházejí v chámovody, jež ústí u žábronožek do zvláštního kopulačního orgánu, u listonohů a škeblovek řádu Spinicaudata ústí u jedenáctého páru nožek. U perlooček vyúsťují za kořeny posledních nožek (např. *Holopedium*, Sididae, Polyphemidae) nebo na postabdomenu (Daphniidae, Macrothricidae, Chydoridae). Na postabdomenu vyúsťují chámovody také u škeblovek řádu Laevicaudata. Samičí žlázy ústí u žábronožek do vaječného vaku, u listonohů do pouzdra na exopoditu jedenáctých nožek, u škeblovek volně u jedenáctých nožek a u perlooček do zárodečného prostoru mezi hřbetem těla a skořápkou (Šrámek-Hušek et al. 1962, Dumont & Negrea 2002).

Žábronožky (Anostraca) se rozmnožují převážně pohlavně, kromě rodu *Artemia*, kde se objevuje i partenogeneze. Ke kopulaci dochází při těsném styku pohlavních otvorů a spermie přecházejí do vaječného prostoru samičky. Po oplození zůstávají vajíčka několik dní ve vaječném pouzdře a poté je klade samička na dno. Vývoj je nepřímý (Šrámek-Hušek et al. 1962).

U listonohů (Notostraca) jsou poměry pohlaví a reprodukční strategie rozdílné u jednotlivých evolučních linií (Korn et al. 2006). Často se uvádí, že hermafroditismus u listonohů je závislý na gradientu zeměpisné šířky (s výskytem výhradně hermafroditických jedinců na severu a přibýváním samečků a pohlavního rozmnožování směrem k jihu) (např. Šrámek-Hušek et al. 1962). Tento popis je však zjednodušující, ve skutečnosti je výskyt

různých alternativních reprodukčních strategií důsledkem šíření (zejména postglaciálního) jednotlivých linií (Zierold et al. 2007). Proto existuje ze schématu „geograficky podmíněného hermafroditismu“ řada výjimek: hermafroditismus byl nalezen také ve střední Itálii (Korn et al. 2006), jižní Kalifornii (Obergón-Barboza et al. 2001) a naopak gonochorismus byl nalezen v střední Evropě (Engelman et al. 1997). Kopulace listonohů není těsná, sperma je zanášeno do pouzdra samičky proudem vody, který vyvolává samec pohybem končetin. Oplozená vajíčka jsou po několika minutách odkládána na dno. Vývoj je nepřímý (Šrámek-Hušek et al. 1962).

U řádů dříve spojovaných do skupiny škeblovek, dochází ke kopulaci většinou v prostoru mezi skořápkami. Po kopulaci přecházejí vajíčka do zárodečného prostoru a při svlékání samičky zůstanou vajíčka obalena mateřskou skořápkou a klesají na dno (Šrámek-Hušek et al. 1962). Vývoj většiny škeblovek je nepřímý (přes naupliovou larvu), s výjimkou řádu Cyclestherida, kde je vývoj přímý (Olesen 1999).

U perlooček (Cladocera) převládá rozmnožování partenogenetické a jednou nebo vícekrát do roka může být vystřídáno pohlavním. Počet cyklů (tj. period pohlavního rozmnožování) vyplývá z okolních podmínek prostředí. Při příchodu podmínek, která jsou nepříznivá pro další život dospělých jedinců, se z některých partenogenetických vajíček líhnou samičky, které produkují haploidní vajíčka místo partenogenetických. Z jiných partenogenetických vajíček se vylíhnou samečci a může dojít k pohlavnímu rozmnožování (např. Šrámek-Hušek et al. 1962, Dumont & Negrea 2002). Samičky po oplodnění vytváří diapauzující vajíčka, která po svlékání odkládají. Tato diapauzující vajíčka jsou opatřena rezistentními obaly, v případě řádu Anomopoda, je vnější obal okolo vajíček tvořen z karapaxu mateřského jedince a nazývá se efípium (detailněji popsáno níže). Počet vajíček v efípiu je druhově specifický a Fryer (1996) předpokládá, že menší počet vajíček v efípiu značí pokročilejší vývojový znak. Vývoj je přímý, pouze u druhu *Leptodora kindtii* se z diapauzujících vajíček líhne larva metanauplius (Šrámek-Hušek et al. 1962, Dumont & Negrea 2002).

2. DIAPAUZA

2.1. Definice diapauzy a její rozdělení

Dormance je jakýkoli hypometabolický stav, navozený buď vnitřně, nebo z vnějšího prostředí. Brendonck (1996) rozlišuje dormanci na dva typy, na diapauzu a na „klidový stav“ (*quiescence*). Diapauza jako fyziologický klid je výsledkem hormonální aktivity. Neurohormonální mechanismus řídí vnitřní systém sezónních cyklů aktivity a klidu organismu. Tento mechanismus je překvapivě podobný napříč různými skupinami organismů (Alekseev & Starobogatov 1996). „Klidový stav“ je hypometabolický stav navozený vnějšími podmínkami, kdy se vývoj a metabolismus obnoví hned po nástupu vhodných podmínek (Brendonck 1996). Stále však není jasné z jaké části je dormance řízena endogenně a z jaké exogenně (Brendonck 1996). Ačkoli molekulárně a fyziologicky se dormance liší mezi taxony, výsledek ekologického působení banky vajíček je podobný (Brendonck et al. 1998).

Diapauza slouží organismům jako adaptace na časovou i prostorovou heterogenitu prostředí. Adaptivní funkce diapauzy u korýšů a jiných skupin jsou dvě. Jednou je synchronizace životního cyklu organismu se sezónními rytmy prostředí a obrana vůči nepříznivým podmínkám, která jsou nevhodná pro život aktivní fáze organismu. Druhá funkce diapauzy tkví v nespecifické obraně vůči širokému spektru nepříznivých vlivů tím, že organismus sníží svůj metabolismus, nebo v extrémním případě anabiózy, svůj metabolismus úplně zastaví (Alekseev & Starobogatov 1996). Stupeň aktivity metabolismu diapauzujícího stádia můžeme objektivně měřit pomocí množství spotřeby kyslíku oproti množství, který spotřebuje aktivní stádium (Alekseev & Starobogatov 1996).

Alekseev & Starobogatov (1996) u korýšů rozlišují různé typy diapauzy podle doby trvání vzhledem k délce života či sezóny a podle stupně vývoje, který vchází do stavu hibernace a prodělává diapauzu. Podle vývojového stupně rozlišujeme tři typy diapauzy u korýšů: embryonální, larvální a imaginální. U skupiny Branchiopoda se vyskytuje pouze embryonální diapauza, kdy embryo zastaví svůj vývoj na začátku období gastruly a nemá ještě vyvinut neurosekretorický systém. Podle doby trvání nalézáme u lupenonožců tzv. superpauzu, nejdelší formu diapauzy, při níž délka diapauzy vysoce převyšuje délku ontogeneze (Alekseev & Starobogatov 1996).

Pro správné fungování diapauzy je potřeba mít nějaký mechanismus, který zjišťuje, zda je vhodné období pro líhnutí. Musí fungovat nějaký faktor („spouštěč“), schopný dát signál k ukončení diapauzy (Alekseev & Starobogatov 1996), aby vajíčka mohla synchronizovat své líhnutí s vnějším prostředím (Brendonck et al. 1998).

2.2. Diapauza jako ochrana před vymřením

Hlavní hrozbou pro organismy dočasných vod je brzké vyschnutí nebo zmrznutí vodní plochy před dokončením jejich reprodukčního cyklu. Tyto druhy nestihnou vytvořit nová diapauzující stádia (trvalá vajíčka), což má za následek zmenšení zásobárny (banky) vajíček a může vést až k vymření celé lokální populace (Brendonck et al. 1998). Toto tzv. „abortivní líhnutí“ je častější ve velmi náhodném prostředí, jako jsou například tůňky v aridních oblastech, kde je velmi nepředvídatelné klima a často dochází k brzkému vyschnutí (Brendonck & Riddoch 2000). K eliminaci druhu na lokalitě dochází častěji u malých vodních ploch, kde banka vajíček není tak obsáhlá, nebo na začátku kolonizace nového habitatu (Brendonck 1996).

Ne všechna vajíčka z jedné kohorty se líhnou při prvním vhodném období pro růst a reprodukci a část jich tak tvoří zásobárnu (banku) vajíček (Brendonck et al. 1998, De Meester et al. 1998, Cacéres & Tessier 2003). Prodloužená diapauza (diapauza trvající přes několik příznivých období, Hanski 1988) u obyvatel dočasných vod je pravděpodobně následkem několika faktorů a je obranou před abortivním líhnutím při krátkém období zaplavení a chrání tak před vymřením populace. Prodloužená diapauza se může vyskytovat z několika důvodů. Může být způsobená prostředím, když ne všechna vajíčka dostanou podnět k líhnutí. Při zaplavení mohou některá vajíčka zůstat nad hladinou a nelíhnout se, jiná mohou být příliš hluboko v sedimentu na to, aby se k nim dostal optimální stimul k líhnutí (Hairston et al. 1995). Za druhé, prodloužená diapauza může být adaptivní odpovědí na snížení kompetice v lokální populaci (Philippi 1993b) nebo na rozložení kompetice v čase. Za třetí, prodloužená diapauza může být *bet-hedging* strategií jako adaptace maximalizující dlouhodobou fitness na úkor krátkodobé fitness pro jednu generaci (Philippi & Seger 1989 podle Brendonck & Riddoch 2000, Philippi et al. 2001).

Podstatou strategie *bet-hedging* je optimalizace podílu jedinců, kteří se vylíhnou na začátku příznivého období. Podle modelu této strategie jako selekce prodloužené diapauzy, by podíl klidových vajíček, která se ročně (při každém zaplavení) vylíhnou, měl přibližně

odpovídat pravděpodobnosti úspěšného dokončení životního cyklu a doplnění banky vajíček. Tato pravděpodobnost je u vodních živočichů dána především délkou hydroperiody daného prostředí. Podíl těch, která se nevylíhnou by naopak měl být roven pravděpodobnosti (takřka) úplného selhání produkce trvalých vajíček (Cohen 1966, 1968 podle Brendonck 1996, Van Dooren & Brendonck 1998, Philippi et al. 2001). Líhnutí jedinců z jedné generace je tak rozloženo na více příznivých období, čímž se minimalizuje riziko abortivního líhnutí. Výzkum této strategie probíhal v minulosti především na jednoletých rostlinách (např. Philippi 1993a) a vodních bezobratlých z aridních oblastí (např. Simowitch & Hathaway 1997, Brendonck et al. 1996).

3. DIAPAUZUJÍCÍ STÁDIA

3.1. Rozdělení, vlastnosti a funkce diapauzujících stádií

Lupenonožci přežívají období nepříznivých podmínek tím, že produkují dormantní embrya v rezistentních obalech. Tato stádia se obvykle nazývají „diapauzující vajíčka“, „trvalá vajíčka“ nebo „cysty“ (Brendonck 1996). Nejedná se o vajíčka v pravém slova smyslu, ale o embrya ve stadiu gastruly s pozastaveným vývojem. Literatura na toto téma však často používá pro zjednodušení pouze termín „vajíčko“ a ve stejném smyslu jej používám i já v této práci.

Brendonck et al. (1996) došli k závěru, že diapauzující cysty jsou ty, které se nelíhnou hned při prvním zaplavení a výskytu příhodných podmínek, ale začátek vývoje mají endogenně daný. Část vajíček, která se líhne hned po nakladení a prvním výskytu vhodných podmínek, jsou „klidová“ (*quiescent*) vajíčka. Tato „klidová“ vajíčka jsou však popisována pouze u „velkých lupenonožců“. Výskyt „klidových“ cyst je efektivní způsob rychlé odpovědi na zlepšující se podmínky v celkově nejistém prostředí. Rychlý start při líhnutí „klidových“ stádií je výhodný v závodu s časem, kdy mohou druhy rychle dospět a rozmnožit se před tím, než lokalita znovu vyschne. Zato diapauzující cysty jsou významné pro dlouhodobé přežití druhu a lokalitě (Brendonck 1996).

Dormantní propagule přenáší generace v čase a vytváří v sedimentu banky vajíček („egg banks“) (Brendonck 1996). Banka vajíček funguje jako vysoce účinný mechanismus omezující vliv abortivního líhnutí (Simovich & Hathaway 1997, Philippi et al. 2001) a slouží jako zdroj pro založení nové aktivní populace při obnově podmínek příznivých pro růst a reprodukci (Hairston 1996). Tvoří tedy ekologickou a evoluční zásobárnu, a dokud má druh svou banku vajíček, je dobře chráněn před vymřením (Hairston 1996). Banka propagulí může být považována za jakýsi archiv historie lokality. Reflektuje změny habitatu v důsledku přírodních i antropogenních vlivů, a může být použita k rekonstrukci evolučních procesů (Brendonck & De Meester 2003).

Maximální stáří životaschopných propagulí lupenonožců je ve většině případů v rozsahu 15 - 35 let (Hairston 1996). Cacéres (1998) dosáhla vylíhnutí efípií rodu *Daphnia* dokonce ze sedimentu starého 125 let a odhaduje, že efípie můžou zůstat v diapauze i přes 200 let. Tato skutečnost je možná díky nízké mortalitě propagulí v sedimentu (Hairston et al. 1995). Nízkou mortalitu trvalých vajíček perloočky druhu *Daphnia magna* v krátkodobém horizontu potvrzuje např. De Meester & De Jager (1993b): když byla vajíčka uložena ve tmě a při nízké teplotě, nebyla pozorována žádná degradace ani po 4,5 letech.

Denzita diapauzujících vajíček v sedimentu může být často velmi vysoká, pohybuje se v rozmezí 10^3 až 10^5 vajíček na m^2 (Hairston 1996). Denzita se liší mezi jednotlivými vodními habitaty podle hydroperiody a morfometrie nádrže, která ovlivňuje šanci na úspěšné rozmnožení a dokončení životního cyklu. Srovnání denzit vajíček u vodních habitatů bez vegetace s těmi s vegetací naznačuje stabilizační efekt vegetace a sedimentu před odnosem vajíček větrem nebo proudem (Brendonck & Riddoch 2000).

Trvalá vajíčka jsou vhodné propagule pro disperzi a umožňují svému druhu kolonizovat nová prostředí (Fryer 1996). Propagule mají často uzpůsobení, která zvyšují pravděpodobnost jejich transportu, jako trny na vajíčkách (Branchiopoda) a efípiích (Cladocera), které umožňují zachytávání na peří ptáků. Tyto propagule jsou také často uvolňovány ve velkém počtu v době vrcholu ptačí migrace (Fryer 1996). Disperze díky větru byla zdokumentována u žábronožek (Brendonck & Riddoch 1999) a perlooček (Cacéres & Soluk 2002). Brendonck & Riddoch (1999) zjistili, že část „banky vajíček“ žábronožek se takto šíří na krátkou vzdálenost. Tato vajíčka jsou totiž lehká a kladou větru jen minimální odpor, takže se po uvolnění ze sedimentu mohou dobře šířit. Vajíčka listonohů mohou být často přenášena na nohách ovčí, což zjistil Thiéry (1997). Rulík (1999) uvádí další potencionální vektory pro přenos vajíček z lesních tůní, jako prase divoké, srnec, vydra, bobr, eventuelně obojživelníci.

U lučních tůní jsou možným vektorem ptáci (Rulík 1999). Schopnost přežití vajíček mnoha druhů lupenonožců při průchodu trávicím traktem vodních druhů ptáků studovali např. Proctor (1964), Proctor et al. (1971) nebo Figuerola et al. (2003) a zjistili, že některá vajíčka jsou nadále schopná dalšího vývoje a je to jeden z možných a efektivních způsobů distribuce. Pozorována byla také disperze vajíček žábronožek proti proudu kaskádovitě propojených tůní, díky přežití cyst v trávicím traktu ryb (Beladjal et al. 2007a). Mnoho druhů však přichycuje svá vajíčka k substrátu nebo vegetaci a snižují tak možnost jejich disperze. Někdy je výhodnější zůstat na habitatu, kde vajíčka vznikla a kde jsou zrovna vhodné podmínky, než riskovat disperzi do jiných míst. Vajíčka listonohů jsou často pevně přilepena k substrátu (Fryer 1996), stejně tak u některých druhů řádu Ctenopoda (Brendonck & De Meester 2003) a Anomopoda (Fryer 1996). U litorálního druhu *Polyphemus pediculus* ze skupiny Onychopoda jsou vajíčka lepkavá a zachytávají se na vegetaci (Fryer 1996, Brendonck & De Meester 2003).

3.2. Obaly diapauzujících vajíček u lupenonožců

Tvar a vnější povrchová struktura a ornamentace vajíček je užitečná pro identifikaci taxonu nebo druhu (Brendonck & De Meester 2003).

U žábronožek (Anostraca), listonohů (Notostraca) a škeblovek (Conchostraca: Laevicaudata, Spinicaudata a Cyclestherida) jsou embrya obalena chitinózní kutikulou, která je v období líhnutí už rozdělená na dvě oddělené membrány. Z vnějšku je třetí tlustší a nechitinózní membrána, skládající se z vnějšího odolného kortexu a vnitřní alveolární membrány (Fryer 1996). Alveolární membrána obsahuje 2-6 vrstev malých alveol, které se po vyschnutí naplní vzduchem a vznášejí vajíčka na hladině (Rulík 1999). Alveolární vrstva je těsně spojena s embryonální kutikulou a pomocí vzduchových kapes embryo chrání. Kortex je často hustě texturovaný a na povrchu svaštělý. Histochemicky je obal složen z lipoproteinů a mukopolysacharidů a na povrchu je kryt pigmentem hematinem (Fryer 1996).

Vajíčka škeblovek jsou obvykle sférická jako u předchozích skupin, ale menší; u řádu Spinicaudata jsou někdy i cylindrická. Listonozi mají vajíčka o něco větší než předchozí skupiny (cca 0,5 mm). U všech těchto tří skupin jsou vajíčka odolná proti vyschnutí (Fryer 1996, Dumont & Negrea 2002).

Obaly diapauzujících stádií perlooček se u jednotlivých řádů liší. Monotypický řád Haplopoda (obsahující pouze rod *Leptodora*) a řád Onychopoda mají trvalá vajíčka sférického tvaru, s vnitřní blastodermální kutikulou a vnější mechanicky odolnou membránou. Zástupci obou řádů se vyskytují ve volné vodě a kladou vajíčka přímo do vodního sloupce, litorální druh *Polyphemus pediculus* je připevňuje na vegetaci. Zdá se, že vajíčka těchto planktonních skupin potřebují být stále plně hydratovaná a neexistují zprávy o tom, že by vydržely vyschnutí lokality (Fryer 1996). Makrushin (1985, shrnuto podle Fryer 1996) popisuje, že se nevylihla žádná vajíčka u *Leptodora kindti* ani *Bythotrephes longimanus* ze suchého sedimentu. U hydratovaných vajících je metabolismus stále měřitelný i při nízkých teplotách u dna. S touto metabolickou aktivitou vydrží vajíčka diapauzovat jen jednu sezónu nepříznivých podmínek, některé i jeden rok, ale delší dormance se zdá být nemožná. Líhnutí je v tomto případě nezávislé na teplotě i na fotoperiodě.

Ctenopoda mají trvalá vajíčka krytá z vnějšku také mechanicky odolným obalem. Některé druhy z této skupiny mají vajíčka odolná vyschnutí (*Latonopsis australis*), jiná nejsou životaschopná už po jednom dni vyschnutí (*Sida cristalina*). Perloočky řádu Anomopoda vyvinuly pro ochranu svých trvalých vajících jedinečný obal odvozený z karapaxu mateřského jedince, tzv. efipium. Nazývá se tak podle podobnosti sedlu, která je nejvíce patrná u rodu *Daphnia*. Nejprimitivnější efípie s nejtenčím karapaxem najdeme u čeledí Macrothricidae a Chydoridae. Některé druhy mají v efípiu několik vajících, ty pokročilejší, jako je čeleď Daphniidae, mají jedno nebo dvě vajíčka v efípiu. Vajíčka jsou u tohoto řádu navíc chráněna další vrstvou, která se nachází pod obalem z karapaxu a slouží podobně jako alveolární vrstva u předchozích skupin. Všechna vajíčka chráněná karapaxem u řádu Anomopoda jsou odolná proti vyschnutí (Fryer 1996).

4. FAKTORY OVLIVŇUJÍCÍ LÍHNUTÍ DIAPAUZUJÍCÍCH STÁDIÍ

4.1. VLIV HYDROPERIODY

Délka hydroperiody (trvání vodní fáze) je dána zdroji vody, které ovlivňuje několik faktorů, jako jsou srážky, tání sněhu, záplavy, výpar, velikost biotopu, vítr, teplota a propustnost substrátu (Therriault & Kolasa 2001, Blaustein & Schwartz 2001). Podle místního klimatu a morfometrie nádrže, které ovlivňují průběh vodní fáze, můžeme očekávat rozdílné požadavky na líhnutí a celkově rozdílné úspěšnosti v líhnutí u různých typů vodních nádrží (Brendonck 1996). Předvídatelnost a dlouhodobější stabilita prostředí má vliv na pomalejší růst, pozdější reprodukci a delší životní cyklus v porovnání s habitatem, který se vyznačuje velmi nestálými podmínkami a různými intenzitami zaplavení rok od roku (Zarattini 2004). V malých vodních nádržích dochází k velkým denním i sezónním výkyvům fyzikálních, chemických a biologických vlastností, často během krátké doby (Bonner et al. 1997).

Stochasticita habitatu ovlivňuje průběh líhnutí, kdy očekáváme častější výskyt bet-hedging strategie a nízká procenta vylíhnutých vajíček v oblastech a habitatech, kde je menší šance úspěšného dokončení cyklu, jako jsou například tůňky v aridních oblastech (Brendonck 1996, Hathaway & Simovich 1996, Simovich & Hathaway 1997, Brendonck et al 1998, Brendonck & Riddoch 2000, Cacères & Swalbach 2000). Některé nádrže v takových oblastech vysychají až na několik let nebo jsou zaplavené jen po několik dní či týdnů (Brendonck 1996). Malé procento líhnutí nacházíme například u žábronožky *Branchiopodopsis wolfi* obývající skalní tůňky v pouštích v Botswaně, kde průměrná délka hydroperiody kolísá podle tvaru a objemu nádrže mezi 5 a 30 dny. (Brendonck & Riddoch 2000). Malá úspěšnost líhnutí byla dokumentována také u žábronožek *Branchinecta sandiegonensis* a *Streptocephalus woottoni* z jižní Kalifornie (Simovich & Hathaway 1997). Naopak vysoké procento líhnutí bylo pozorováno například u evropského rodu *Eubbranchipus* (Belk 1977 podle Zarattini 2004) a horské žábronožky *Branchinecta mackini* (Gonzales et al. 1996), žijících v „předvídatelnějších“ habitatech. Stejně tak žábronožka *Brachinella thailandensis*, obývající tůň naplňované každý rok monzunovými dešti, vykazuje díky poměrně předvídatelnému prostředí vysoké procento líhnutí (Saengphan et al. 2005).

Velikost a předvídatelnost habitatu má vliv na rozdílnou životní strategii i mezi různými populacemi jednoho druhu (Mura et al. 2003). Rozdílné požadavky na líhnutí podle

rozdílnosti v hydrologickém cyklu byly pozorovány u populací žábronožky *Chirocephalus diaphanus* na dvou rozdílných habitatech. Zároveň v obou populacích byla větší úspěšnost v líhnutí na počátku vodní fáze, kdy je hladina nejvyšší, než na konci cyklu (Zarattini 2004). Naopak se snižující se úrovní hladiny se zvýšila úspěšnost líhnutí u žábronožek *Eubbranchipus vernalis* a *Streptocephalus seali* (shrnutí podle Brendonck 1996).

4.2. VLIV TEPLOTY

Každý druh nebo jednotlivá populace má své specifické teplotní optimum pro líhnutí (Brendonck 1996) a je ovlivněn/a lokálními podmínkami prostředí, ve kterém se vyskytuje (Vandekerhove 2005). U některých druhů se mění požadavek na optimální teplotu i podle vývojového stádia. U *Eubbranchipus bundyi* a *E. grubei* vyžadují cysty nejdříve $> 15\text{ }^{\circ}\text{C}$ a pro cca 20 dní před vylíhnutím vyžadují $< 10\text{ }^{\circ}\text{C}$ (Broch 1965 podle Brendonck 1996, Mossin 1986).

Většina druhů má svá maxima líhnutí při teplotách blízkých průměrným teplotám na lokalitě, kde se vyskytují (Brendonck et al 1996, Schwartz & Hebert 1987, Vandekerhove 2005, Prophet 1963). Druh žábronožky *Streptocephalus proboscideus* ze Súdánu se nejlépe líhne při teplotě $28\text{ }^{\circ}\text{C}$, která se blíží průměrným teplotám jeho přírodního habitatu (Brendonck et al. 1996), stejně tak australský klon perloočky *Daphnia lumholtzi*, který se nejvíce líhne v místním prostředí při $35\text{ }^{\circ}\text{C}$ (Schwartz & Hebert 1987). Také klony perloočky *Daphnia pulex* z teplejších oblastí se líhnou při vyšších teplotách (Vandekerhove 2005). Chladnomilné druhy mají největší úspěšnost líhnutí při relativně nízkých teplotách a při vyšších nebo naopak velmi nízkých teplotách je úspěšnost líhnutí těchto druhů nižší. U jarních druhů žábronožek *Eubbranchipus grubii* je optimální teplota pro líhnutí $4\text{ }^{\circ}\text{C}$ (Merta 2003) a u *Branchinecta sandiegonensis* z jižní Kalifornie je $10\text{ }^{\circ}\text{C}$ (Hathaway & Simowitch 1996), u *Eubbranchipus serratus*, která se vyskytuje na konci podzimu a začátku jara, bylo maximální líhnutí při $6\text{--}15\text{ }^{\circ}\text{C}$ (Prophet 1963). To samé bylo zjištěno pro listonohy objevující se na začátku jara jako *Lepidurus apus*, vyžadující nižší teploty pro líhnutí než pozdější a letní formy jako *Triops cancriformis* nebo *L. apus lubbocki* z Izraele (Kuller & Gasith 1996). Také perloočky *Daphnia carinata* z temperátních oblastí JV Austrálie (Tsitsilas & Barry 2002) a *Daphnia pulicaria* z USA (Cacères & Tessier 2003) se líhnou nejlépe při teplotě vody připomínající nadcházející jaro v dané oblasti a stejně tak perloočka *Daphnia pulex* z chladnějších oblastí (Schwartz & Hebert 1987, Pfrender & Deng 1998). Líhnutí za těchto

podmínek může být adaptivní odpovědí na přírodní selekci pro vylíhnutí se na začátku sezóny (Pfrender & Deng 1998).

Oproti tomu se většina cyst (75%) žábronožky *Branchipodopsis wolffi* z JV Botswany líhne při teplotě 15 °C, při tom průměrné teploty na lokalitě jsou vyšší (22-30 °C). Nižší teploty mohou ukazovat na lepší podmínky pro líhnutí (Brendonck et al. 1998). Snižování teplot doprovází déšť a snižování výparu, což umožňuje delší trvání tůně a maximální reprodukční úspěch vylíhlých nauplií (Van dooren & Brendonck 1998). Proto nižší teploty při zaplavování mohou působit jako podnět k líhnutí z klidových stádií u skalních tůňek v aridních oblastech. Celkově se ale vajíčka tohoto druhu líhnou při širokém rozmezí teplot, což odpovídá optimálnímu rozložení líhnutí, kdy se nelíhne maximální počet vajíček jen při jedné teplotě a udržuje se tak dostatečný počet vajíček na další období (Brendonck et al. 1998). Avšak Van Dooren & Brendonck (1998) zjistili pro maximální líhnutí této žábronožky také teplotu 20 °C, která se již blíží průměrným teplotám na lokalitě.

Na budoucí úspěšnost líhnutí má vliv i teplota skladování (Schwartz & Hebert 1987, dos Santos & Persoone 1998, Vandekerkhove 2005). Efípie *Daphnia pulex* se po skladování ve tmě a při nižší teplotě (4 °C) líhla při inkubaci ve větším procentu než efípie skladovaná při vyšší teplotě (20 °C) (De Meester & De Jager 1993b).

U trvalých vajíček chladnomilných druhů žábronožek rozeznávají Hall & MacDonald (1975 podle Zarattini & Mura 2007) a Mossin (1986) dvě období líhnutí. První fáze je „předlíhnoucí“, která začíná při snižování okolní teploty a končí, když nauplius protrhne vnější ochranou membránu, přičemž je ještě stále obalen vnitřní blastodermální kutikulou a leží nehybně na dně. Toto snížení teploty je důležité pro budoucí úspěšné líhnutí. Čím nižší teplota, tím trvá další vývoj embrya delší dobu. Vysoká teplota (kolem 20 °C, záleží na konkrétním druhu) inhibuje předlíhnoucí procesy a chrání tak embrya před vylíhnutím se do nevhodných podmínek během letního období nebo období sucha (Merta 2003a). Dvě fáze líhnutí byly pozorovány také u severoamerického jarního druhu žábronožky *Eubbranchipus serratus* (Prophet 1963), u *Eubbranchipus bundyi* (Brock 1965 podle Zarattini & Mura 2007), u *Eubbranchipus holmani* (Moore 1963) a u evropského druhu *Chirocephalus diaphanus* (Hall & MacDonald 1975 podle Zarattini 2004). Oproti tomu dvě fáze při líhnutí nebyly pozorovány u teplomilných druhů žábronožek (Prophet 1963).

4.3. VLIV FOTOPERIODY A SVĚTLA

Jedním z nejdůležitějších faktorů, který ukončuje diapauzu, je fotoperioda a světelná intenzita. Vliv periodicity světla byl zjištěn u mnoha druhů korýšů a jen velmi malé procento druhů na něj reagovalo neutrálně (Alekseev & Starobogatov 1996).

I při líhnutí efípií perlooček rodu *Daphnia* patří sluneční záření mezi nejintenzivnější stimuly (Pancella & Stross 1963, Cacéres & Swalbach 2001). Ve tmě se vajíčka líhla prokazatelně méně úspěšně (Pancella & Stross 1963, Pfender & Deng 1998).

Vysoká intenzita osvětlení a dlouhá fotoperioda měly vliv na intenzivní líhnutí u *Daphnia magna* (Lass et al. 2005), u *Daphnia pulex* i *Daphnia ambigua* (Pancella & Stross 1963). Zato u žábronožky *Artemia salina* byla zjištěna stejná úspěšnost líhnutí při různé intenzitě osvětlení od 8,5 po 195 W/cm² (Sorgeloos 1973).

Podle Brendonck (1996) je světlo důležité pro aktivaci světločivného embryonálního receptoru. Citlivost na světlo je ovlivněná délkou a teplotou skladování. Větší citlivost na světlo se projevuje u vajíček předem skladovaných delší dobu ve tmě (Pancella & Stross 1963, Davison 1969, Schwartz & Hebert 1987), po delší době skladování (při nízké teplotě) stačí kratší fotoperioda k aktivaci (Stross 1966). Stejná odpověď vajíček na světlo se projevila po delší době skladování při nižší teplotě (3,5 °C, 42 týdnů skladování) jako po kratší době skladování při vyšší teplotě (22 °C, 3-6 týdnů) (Pancella a Stross 1963).

Absence světla v sedimentu chrání vajíčka před vylíhnutím se do nevhodných podmínek (Wolf & Carvalho 1989, Alekseev et al. 2007). Také na dně hlubokých nádrží, kam dopadá jen malé procento světla z hladiny a zároveň je zde téměř konstantní teplota, vajíčka příliš nereagují na změny fotoperiody a světelné intenzity (Fryer 1996), přesto vykazují poměrně synchronizované líhnutí s ročním obdobím (Alekseev et al. 2007).

Také vnější membrána chrání vajíčka před zářením. Vyjmutí vajíček z této ochrany je může učinit více fotosenzitivní (Pancella & Stross 1963), a tak snáze aktivovatelné světelným stimulem (Brendonck et al. 1996). Van der Linden et al. (1986), kteří studovali vliv světla na líhnutí cyst *Artemia salina* zjistili, že pigment hematin hraje roli při stínění embrya před světelnými paprsky. Hematin absorbuje světelné spektrum v oblasti 400-500nm a je umístěn ve vnější membráně, po dekapsulaci se totiž vajíčka líhla i při této šíři spektra. Světelné spektrum, které aktivuje cysty je mezi 500-700nm. Pigment ve vnější membráně cysty nebo efípie pravděpodobně chrání vajíčko před příliš brzkou excitací, kdy ostatní podmínky pro

líhnutí ještě nemusejí být vhodné (Van der Linden et al. 1986). Při vybělení pigmentu se zvýší senzitivita vajíček na světlo (Pancella & Stross 1963).

Vajíčka perlooček z oblastí vyšších zeměpisných šířek jsou mnohem citlivější na změnu fotoperiody a jsou podle ní více synchronizovaná s prostředím než v nižších zeměpisných šířkách. Na tyto populace působí silnější selekční tlak pro synchronizaci jejich životních cyklů s prostředím, protože změna délky fotoperiody během roku je tady větší a období vhodných podmínek pro růst je relativně krátké (Vandekerkhove 2005).

4.4. VLIV SATURACE O_2 a CO_2

Hodnoty saturace kyslíku ve vodě bývají na počátku hydroperiody vysoké (Bonner et al. 1997, Lahr et al. 1999), při vysychání, které je spojeno s nárůstem teploty, zahuštěním organismů a zvýšeným bakteriálním rozkladem, však klesají až k nule (Bonner et al. 1997, Lahr et al. 1999). V průběhu dne mohou vykazovat změny spojené s aktivitou fytoplanktonu (Ferrari et al. 1983, Lahr et al. 1999).

Při pokrytí nádrže ledem dochází k degradaci a dekompozici organického materiálu, kdy se spotřebovává kyslík u dna. Navíc díky absenci konvenčního a turbulentního proudění se vrstvy nepromíchávají. Po roztátí ledové pokrývky dochází k míchání a prokysličení vrstev vodního sloupce, což může mít vliv na líhnutí dormantních stádií u dna (Alekseev et al. 2007). Podle Stross (1969) kyslík, který se sem dostane, aktivuje embrya, ale úplné vylíhnutí je možné pouze při zvýšení teploty vody, což je častější v litorálních oblastech.

Jarní tůň jsou často i v letním období naplněny vodou z dešťových srážek, ale vysoká teplota a nízká saturace kyslíku jsou nevhodné pro líhnutí (Merta 2003a). Podle Merty (2003b) se právě proto samičky jarních druhů žábřonožek aktivně vyhýbají vypouštění vajíček do nejhlubší části tůně, která bývá zaplavena i během letních období a vyšších teplot. V přírodních podmínkách se ani vajíčka perlooček nelíhnou v takových hloubkách vodního biotopu, kde už není dostatek kyslíku (Moritz 1987). Také Sissom (1973) uvádí vyšší koncentraci kyslíku jako stimul u vajíček škeblovek. Kyslík je totiž důležitý pro metabolickou aktivitu embrya (Brendonck 1996).

Podle Rulíka (1999) je koncentrace kyslíku pod 10% nasycení letální pro metanauplia, ale nijak neovlivňuje se embryím. Klíčovým faktorem líhnutí je vzestup koncentrace CO_2 (Rulík 1999). Na význam CO_2 na líhnutí u listonohů poukázal již Kapler (1943) podle

Rulíka 1999), a obsah kyslíku není podle něj důležitý. Zato Mossin (1986) zjistil jednoznačný a prioritní vliv CO₂ pro aktivaci líhnutí žábronožky *Eubbranchipus grubii*, ale jen v případě dostatečné koncentrace kyslíku. Vzrůst parciálního tlaku CO₂ totiž ve vodě stimuluje příchod druhé fáze líhnutí, kdy nauplius protrhne vnitřní embryonální membránu a objeví se ve vodním sloupci (Mossin 1986).

Efekt koncentrace kyslíku na líhnutí se lišil u žábronožky *Branchinecta mackini* z pouštních tůní USA podle salinity média, kdy vyšší koncentrace kyslíku měla inhibiční vliv pouze při vysoké salinitě (Brown & Carpelan 1971). Nízkou koncentrací kyslíku jako stimul k líhnutí u *Eubbranchipus bundyi* popisuje Broch (1965 podle Brendonck 1996). Avšak další studie na žábronožkách *Chirocephalus bundyi* (Broch 1965 podle Brown & Carpelan 1971), *Streptocephalus seadi* a *Eubbranchipus holmani* (Moore 1963) a škeblovice *Limnadia stanleyana* (Bishop 1967 podle Brown & Carpelan 1971) ukazují, že nízká koncentrace kyslíku u některých druhů inhibuje líhnutí a u jiných naopak stimuluje.

4.5. VLIV pH

Hodnoty pH kolísají většinou jen drobně (Hancock & Timms 2002), při vysychání pak dochází k jejich poklesu (Therriault & Kolasa 2001). Vysoká produkce fytoplanktonu může působit na jejich zvýšené změny během dne (Ferrari et al. 1983, Lahr et al. 1999).

Podle Rulíka (1999) a Mossin (1986) pH vody prokazatelně ovlivňuje dobu líhnutí u *Eubbranchipus grubii*, kdy se nauplia líhnou nejrychleji při pH 5,5. I pro optimální líhnutí *Eubbranchipus vernalis*, *Triops longicaudatus* a *Streptocephalus proboscideus* bylo naměřeno pH mezi 5-6 (Shrnuto podle Brendonck 1996), což může být adaptací na výskyt na začátku jara (Saiah & Perrin 1990). Závislost líhnutí cyst listonoha *Triops cancriformis* při různých pH sledovali Schönbrunner & Eder (2006). Při pH 5 až 7,9 se líhlo nejvíce vajíček (asi 50%) za nejkratší dobu. Žádná se nelíhla při pH 9 a vyšším. To odpovídá nejčastěji osídlovaným habitatům tohoto druhu, což jsou tůně v zátopové oblasti řek nebo letním tůním vytvořeným díky silným deštům. Výskyt v tůních na alkalickém podloží je možný díky nižším hodnotám pH při zaplavení, kde se s tímto listonohem často vyskytuje také žábronožka rodu *Branchinecta* (Eder et al. 1997).

4.6. VLIV OSTATNÍCH FYZIKÁLNÍCH A CHEMICKÝCH VLASTNOSTÍ VODY

Vajíčka sladkovodních korýšů se líhnou jen při konkrétních fyzikálních a chemických vlastnostech vody, kam patří i salinita. Nízká salinita charakterizující přítomnost zaplavení, má pozitivní vliv na líhnutí (shrnutí podle Schrönbrenner & Eder 2006), kdežto vzrůstající salinita je často spojena s poklesem hladiny a značí časově blízkou možnost vyschnutí (Bonner et al. 1997), proto při vzrůstu salinity mnoho sladkovodních korýšů zastavuje své líhnutí (Williams 1987 shrnutí podle Blaustein 1997). Podle Brown & Carpelan (1971) patří nízká salinita a dostatečná koncentrace kyslíku k nejspolehlivějším podnětům líhnutí v pouštních oblastech. Líhnutí žábronožky *Branchinecta mackini* z pouštních tůní bylo nepřerušité při nízkých salinitách, zatímco při velkém vzrůstu salinity se prakticky zastavilo a obnovení nastalo až po rozředění média.

Osmotický tlak vody je velmi důležitý stimul, pozitivně působící na líhnutí u celé skupiny lupenonožců. Pokud překročí určitou hranici, má vliv na objem prostoru těsně obklopující embryo pod membránami. Objem se začne zvětšovat a napínat tak vnitřní elastickou membránu, což vede až prasknutí vnější neelastické membrány a uvolnění embrya do vody (Fryer 1996). Pozitivní vliv nízkého osmotického tlaku vody na líhnutí je popsán u mnoha druhů při rozředění média (Brendonck 1996).

Jiné chemické vlastnosti inkubačního média, jako je tvrdost vody, mohou mít vliv na množství glycerolu, který je potřeba k dosažení vnitřního osmotického tlaku na rozbití vnější membrány embrya. Nejrychlejší líhnutí je při nízké tvrdosti vody jako má destilovaná nebo deionizovaná voda (Brendonck 1996).

4.7. VLIV VYSCHNUTÍ A PROMRZNUTÍ TRVALÝCH VAJÍČEK

Vliv vyschnutí a promrznutí trvalých stádií lupenonožců na jejich budoucí líhnutí je rozdílný u jednotlivých druhů. Vajíčka většiny druhů tolerují vyschnutí a řada jej dokonce potřebuje k úspěšnému líhnutí (Brendonck 1996). Avšak Rulík (1999) tvrdí, že vyschnutí biotopu není zcela nezbytné pro další vývoj žábronožek ani listonohů. Díky zastínění v lesním porostu a pokrytí sedimentu opadem jsou totiž efemerní tůně chráněny před úplným vyschnutím a sediment tak zůstává často vlhký během celého roku (Merta 2003a).

U žábronožek *Branchipodopsis wolffi* (Van Dooren & Brendonck 1998), *Branchipus stagnalis* (Moore 1957) a *Streptocephalus dichotomus* (Bernice 1972 podle Brendonck 1996) se žádná vajíčka se nelíhla bez předcházející periody vyschnutí. Vajíčka *Eubrachipus*

gelidus dokonce požadují vyschnutí i následné promrznutí pro úspěšné líhnutí (shrnuto v Brendonck 1996). U vajíček *Eubbranchipus vernalis* se vajíčka líhla mnohem dříve, pokud prošla obdobím vyschnutí (Weaver 1943), zatímco u *Chirocephalus diaphanus* krátké období vyschnutí zpomalilo vývoj a delší období vyschnutí zlepšilo líhnutí (Moore 1957). Naopak u *Eubbranchipus grubei* (Mossin 1986), *Eubbranchipus bundyi* a *Streptocephalus seali* (shrnuto podle Brendonck 1996) vyschnutí vajíček následnou schopnost vylíhnutí snížilo. Prophet (1963) zkoumal vliv vyschnutí na líhnutí u severoamerických druhů žábronožek a zjistil, že se reakce liší i vnitrodruhově.

I u skupiny listonohů je vliv vyschnutí a vymrznutí vajíček na líhnutí rozporuplný. Obregón-Barboza et al. (2001) zjistili vysokou úspěšnost líhnutí u dehydratovaných cyst některých druhů rodu *Triops*, zatímco jiné práce popisují lepší líhnutí u cyst hydratovaných než dehydratovaných (Shrnuto v Obregón-Barboza et al. 2001). Promrznutí svých vajíček pro úspěšné líhnutí potřebuje listonoh *Lepidurus apus* a také *Triops canciformis* (shrnuto podle Brendonck 1996).

U perlooček je podle některých autorů důležité vyschnutí a vymrznutí vajíček. Wood & Banta (1933 podle Pancella & Stross 1963) zjistili, že vyschnutí spolu s nízkou teplotou mohou být nezbytné pro rozrušení vnější skořápky trvalých vajíček některých druhů rodu *Daphnia* a přístupu stimulů k vajíčkům. I Šrámek-Hušek et al. (1962) tvrdí, že aby larva protrhla poměrně silný obal vajíčka, je potřeba, aby byl tento obal částečně narušen vnějšími vlivy.

4.8. VLIV VERTIKÁLNÍ A HORIZONTÁLNÍ DISTRIBUCE VAJÍČEK

Vliv různých stimulů na líhnutí záleží na hloubce uložení vajíček v sedimentu a možnosti přístupu těchto faktorů k nim (Moritz 1987). U vertikální distribuce vajíček ubývá jejich početnost směrem do hloubky sedimentu. Samičky nemohou aktivně ovlivňovat vertikální transport vajíček, ten je ovlivněn sedimentací, pohybem vody (hydroturbace) a činností bentických a edafických organismů (bioturbace). Nejběžnější je bioturbace rybami a makrozoobentosem, jako jsou červi, hmyz (zejména larvy), měkkýši apod. V dočasných vodách to mohou být navíc ptáci, dobytek a lesní zvěř (Brendonck & De Meester 2003).

Cacéres & Hairston (1998) definovali tzv. „aktivní banku dormantních vajíček“ jako hloubku sedimentu, kde vajíčko ještě může dostat adekvátní podnět k líhnutí. Hloubka se uvádí často kolem 3 cm, ale záleží na habitatu, jaký typ disturbance se objevuje a jak je častá,

a na intenzitě podnětu, jaký se dostane na povrchovou vrstvu sedimentu. U prvních 10-ti cm sedimentu se předpokládá, že se ještě může promíchat zpět do vrchních vrstev k líhnoucím spouštěčům (Hairston et al. 2000). Avšak velká část vajíček zůstává pohřbena hlouběji v sedimentu. V hlubších a teplotně stratifikovaných nádržích je větší akumulace a nižší stupeň promíchávání sedimentu (Cacères & Tessier 2003) než v litorálních oblastech nebo mělčích nádržích (Gyllström & Hansson 2003).

Úspěšnost líhnutí může záviset také na stáří vajíček, kdy hlouběji uložená vajíčka jsou zpravidla starší. Herzig (1985 podle Brendonck & De Meester 2003) porovnával u perlooček líhnutí nově vyprodukovaných vajíček a vajíček z různých hloubek sedimentu a zjistil pokles líhnutí s věkem a hloubkou uložení vajíček. U perloočky *Ceriodaphnia pulchella* vykazovala maximální líhnutí vajíčka z hloubky sedimentu okolo 1-2 cm a od 4 cm hloubky sedimentu výrazně poklesla úspěšnost líhnutí, což na lokalitě odpovídalo zhruba 14-ti letým vajíčkům (Moritz 1987). S hloubkou sedimentu klesá procento vylíhnutých vajíček i u perloočky *Daphnia magna*. Podle Cousyn & De Meester (1998) se vertikální distribuce efiípií v sedimentu u druhu *Daphnia magna* lišila podle abundance perloočky v jednotlivých rybnících, která závisí na přítomnosti ryb a velikosti jejich predčního tlaku. Největší denzity vajíček byly nalezeny v hloubce sedimentu 3-7 cm. V některých rybnících byla nalezena efiípia z 21 cm hloubky sedimentu schopná vylíhnoutí, v jiném se efiípia z hloubky více jak 10 cm už nelíhla. Merta (2003b) udává životaschopná vajíčka žábronožky *Eubbranchipus grubii* i z 20 cm hloubky sedimentu. Obecně úspěšnost líhnutí vajíček klesá s hloubkou sedimentu (Cousyn & De Meester 1998).

Na úspěšnost líhnutí má vliv i horizontální distribuci vajíček v nádrži. V menší hloubce nádrže jsou vhodnější podmínky k líhnutí (vyšší teplota a více kyslíku), ale je zde větší procento poškozených vajíček mikroorganismy a fyzikálními faktory. V hlubších místech nádrže jsou vajíčka zdravější, a tak vykazují vyšší procento líhnutí při vhodných podmínkách než vajíčka z menších hloubek jezera, i když jsou oboje odebrána ze stejné hloubky sedimentu (Moritz 1987). Horizontální distribuce vajíček je obecně nepravidelná a ostrůvkovitá, s větší denzitou v hlubších částech nebo návětrných stranách nádrže (Brendonck & De Meester 2003). V hlubších a teplotně stratifikovaných nádržích je u dna stále chladná teplota a dopadá sem jen malé procento světla, a tak se zde vajíčka méně líhnou (Cacères & Tessier 2003). Největší množství vajíček je v hlubokých oblastech jezer udává i Gyllström & Hansson (2003).

Na horizontální distribuci má vliv vzplývavost vajíček, chování matky při uvolňování vajíček, převládající směr větru, distribuce vegetace a morfometrie nádrže. Samičky listonohů rodu *Triops* vypouštějí lepkavá vajíčka podél periferie tůně a pravděpodobně se vyhýbají kladení do centrální zóny. Tím mnoho cyst zůstane nad hladinou zaplavení, když je tůň jen málo zaplavena a hrozí rychlé vyschnutí. Periferní oblasti tůně jsou pod vodou pouze při úplném naplnění tůně vodou, což zajišťuje delší trvání tůně. Lepivý charakter vajíček má i listonoh *Lepidurus articus* a jiné druhy lupenonožců. U škeblovky *Leptestheria* kladou samičky svá vajíčka při svlékání a vybírají proto hlubší části, protože jsou v tomto období zranitelnější. U žábronožek je kladení více méně pravidelné a tomu odpovídá i rozmístění vajíček v tůni (Thiéry 1997). Oproti tomu Merta (2003b) udává, že horizontální distribuce vajíček žábronožek vykazuje značné rozdíly. Podle něj se ve středních hloubkách tůně (60-100 cm) se soustředí největší část vajíček, kdežto v nejhlubší části tůně (120 cm) je početnost vajíček nízká, pravděpodobně díky tomu, že dospělé samičky žábronožek se při kladení těmito částem tůně aktivně vyhýbají. Tato oblast představuje riziko, protože je často zaplavena i mimo běžné období vodní fáze tůně a je zde nedostatek saturace kyslíkem nebo hrozí úplné promrznutí vodního sloupce v období mrazů. V okrajových částech tůně (0-40 cm) se vajíčka příliš nevyskytují, vlivem skutečnosti, že v době kladení vajíček se tyto partie nachází často nad hladinou zaplavení (Merta 2003b). Podle morfometrie nádrže se mohou vajíčka spolu se sedimentem vlivem gravitace sesunout do hlubších částí. Pokud vajíčka splývají na hladině, jejich distribuce je ovlivněna větrem a mohou se akumulovat na návětrné straně nádrže. Příkladem může být žábronožka *Branchipus schaefferi* (Thiéry 1997).

4.9. VLIV PŘÍTOMNOSTI PREDÁTORŮ

Predátoři mohou banky vajíček olivňovat jednak přímo (případnou konzumací vajíček), tak i nepřímo (vylučováním sekretů ovlivnit líhnutí).

Cacères & Hairston (1998) testovali predaci efípií rodu *Daphnia* u několika možných bentických predátorů. Zjistili, že amfipod *Gammarus* konzumuje efípie, zatímco predace u jiných zkoumaných skupin (ploštěnky *Dugesia*, plže *Physa*, mlže *Dreissena polymorpha* nebo pakomára *Chironomus*) nebyla zjištěna.

Lass et al. (2005) zjišťovali, zda diapauzující vajíčka druhu *Daphnia magna* umí sladit své líhnutí s kairomony vyskytujícími se ve vodě. Tyto infochemikálie ukazují na přítomnost ryb, která by představovala riziko predace pro vylíhlá stádia. Vliv kairomonů na líhnutí efípií

nebyl jednoznačně prokázán, protože odpověď na jejich přítomnost v médiu se lišila. Zatímco u některých snůšek se snížil počet líhnoucích se vajíček, u jiných se naopak zvýšil. Možná příčina těchto výsledků je teplota inkubace. Inkubace probíhala při teplotách odpovídajících teplotám na jaře, kdy se efípie líhnou v největší abundanci a kdy plůdky ryb hrají jen malou roli v predaci. Je tedy možné, že při vyšších teplotách inkubace, která odpovídá letním teplotám a kdy je predace ryb na zooplankton větší, by mohla být i reakce efípií na přítomnost kairomonů významnější. Avšak za přítomnosti larev mloků rodu *Salamandra* se významně snížila úspěšnost líhnutí z trvalých stádií u perloočky *Ceriodaphnia quadrangula* i škeblivky *Cyzicus* sp. (Blaustein 1997). Možná vysvětlení jsou tři, buď chemické látky vylučované predátorem ovlivňují vajíčka a ta proto zastaví procesy vedoucí k líhnutí (tj. jednalo by se o adaptivní odpověď kořisti na přítomnost predátora), nebo jsou tyto chemické látky pro vajíčka přímo toxické, nebo vylučované chemické látky změny vlastností vody natolik, že negativně působí na líhnutí.

4.10. VLIV GENOTYPU A BET-HEDGING STRATEGIE

Vhodné podmínky pro líhnutí diapauzujících vajíček jsou druhově specifické (Carvalho & Wolf 1989, Cacères & Schwalbach 2001) a mohou se lišit mezi vajíčky jednoho druhu (De Meester & De Jager 1993a) nebo mezi různými populacemi (Schwartz & Hebert 1987). Podle Zarattini (2004) jsou vnitrodruhové rozdíly v líhnutí důsledkem lokální adaptace. Pokud je ukončení dormance ovlivňováno selekcí prostředí, nepředvídatelné habitáty s častým výskytem nepříznivých podmínek mohou selektovat populace v rozdílné dormantní strategii, a tak se vajíčka produkovaná různými genotypy líhnou v různých podmínkách prostředí (Cacères & Tessier 2003). Přitom genotypy, které se líhnou dříve, se dostávají do početnější výhody než klony, které se líhnou na lokalitě později (Pfrender & Deng 1998). První modely této teorie byly zkoumány na rostlinách (např. Phillipi 1993a).

Různou genetickou odpověď vajíček na okolní podmínky prokázali u *Daphnia magna* De Meester & De Jager (1993a) a Schwartz & Hebert (1987). Líhnutí geneticky podobných vajíček u *D. magna* bylo rozloženo do několika období, což ukazuje na přítomnost bet-heging strategie (De Meester & De Jager 1993b). Simovitch & Hathaway (1997) testovali líhnutí cyst žábřonožky *Branchinecta sandiegonensis* z několika stejných lokalit. I když všechna pozorovaná vajíčka dostala stejný podnět k líhnutí, některá vykazovala prodlouženou diapauzu. Tato prodloužená diapauza nemůže být v tomto případě vysvětlena pomocí vlivu

prostředí a je tedy selekcí pro bet-hedging strategii. U *Branchipodopsis wolffi* se při každém zaplavení také líhne jen část vajíček a zbytek zůstává. Variabilita v líhnutí mezi jednotlivými snůškami je podle Brendonck & Riddoch (2000) bet-hedging strategií. Nicméně strategie bet-hedging nebyla pozorována u perlooček z dešťových louží, krátce trvajících vodních habitatů (Hotový & Petrusek 2007), kde je podle modelu tato strategie předpokládána (detailněji popsáno výše). Hotový & Petrusek (2007) ve své studii uvádí, že pokud je pravděpodobnost destrukce habitatu vysoká, může být preferována disperze a kolonizace nových habitatů před strategií bet-hedging. Jiným vysvětlením může být, že hydroperioda dešťových louží v mírném pásu je dostačující pro dokončení reprodukčního cyklu těchto druhů perlooček, a tak je zde pouze slabá selekce pro bet-hedging strategii a úspěšnost líhnutí může být primárně ovlivňována vnějšími podmínkami (Hotový & Petrusek 2007). Pokud se mnoho vajíček nikdy nedostane k podnětu líhnutí, bet-hedging strategie může být omezená vlivem prostředí (Cacères & Tessier 2003) a mohou být preferovány genotypy, které odpovídají i na slabší projevy podnětů k líhnutí (Hotový & Petrusek 2007).

U perloočky *Daphnia magna* bylo zjištěno, že vajíčka v jednom efiptu mají podobnější odpovědi na stimuly k líhnutí než vajíčka z různých efiptů, což naznačuje, že tu není strategie bet-hedging na úrovni individuálního efiptu a že vajíčka v efiptu se méně geneticky odlišují než mezi efipty. Je silná selekce k tomu, aby se vajíčka z jednoho efiptu líhla synchronně, protože zbylé vajíčko v již otevřeném efiptu by bylo více vystaveno nepříznivým vnějším vlivům. Protože není výhodné zůstat dále v efiptu pro vajíčko které se nevylíhlo, když už je obal otevřen, bet-hedging strategie na úrovni efiptu není přítomna (De Meester et al. 1998). Synchronizaci líhnutí vajíček ze společného efiptu u perlooček *Moina macrocopa* a *Daphnia obtusa* potvrzují i Hotový & Petrusek (2007).

Na budoucí úspěšnost líhnutí vajíček má také vliv doba skladování (popsáno výše). I tento efekt je závislý na genotypu (dos Santos & Persoone 1998). Genotypovou závislost vlivu věku vajíček na líhnutí zkoumali De Meester & De Jager (1993b). Zjistili, že úspěšnost líhnutí není založena jen na věku vajíček, ale také na citlivosti jednotlivých genotypů ke stimulu pro líhnutí.

4. 11. VLIV MATERNÁLNÍHO EFEKTU

Samičky se liší ve své fyziologické kondici a celkovém zdraví. Kvalita vajíček se tak liší podle toho, kolik energetických zásob může samička vložit do svých trvalých vajíček (De

Meester et al. 1998). Nicméně bylo zjištěno rozdílné líhnutí i mezi vajíčky od stejných rodičů u *Triops langicaudatus* a *Chirocephalus ruffo* (shrnutí v Obregón-Barboza 2001).

Maternální vliv se může projevit u vajíček také jejich různou senzitivitou na stimuly, a tak se některé líhnou dříve a některé později, např. při různé melanizaci efiipií, kde pigmentace je dána hlavně maternálně (Cacéres & Tessier 2003).

Velikost efiipií u perlooček je dána velikostí matky, ale nebyl nalezen vliv velikosti efiipia na jeho budoucí úspěšnost líhnutí (Pfreder & Deng 1998). Saengphan et al. (2005) zjistili vztah mezi věkem samičky a velikostí snůšky u žábronožky *Branchinella thailandensis*. S vyšším věkem se zvětšuje velikost snůšky, a tak může samička přispět větším dílem do banky vajíček. Zároveň snůšky kladené ke konci života samičky vykazovaly větší pravděpodobnost líhnutí než snůšky vyprodukované v mladším věku. Stejný vztah zjistili Van Dooren & Brendonck (1998) u žábronožky *Branchipodopsis wolfi*, kdy autoři předpokládají, že matky mohou využít svůj věk jako indikátor vhodného prostředí a ovlivnit tak genotyp a úspěšnost líhnutí svých vajíček. U mladších matek, kde podobný indikátor prostředí chybí, se vajíčka líhnou méně intenzivně. Jiným vysvětlením může být nižší životnost cyst od starších samiček, a tak se taková vajíčka líhnou rychleji a při dřívější příležitosti než embrya od mladších matek (Van Dooren & Brendonck 1998).

4.12. VLIV DEKAPSULACE

Ve většině studií o líhnutí klidových vajíček perlooček byla do zpracování efiipií zahrnuta dekapsulace (tj. odstranění vnějších obalů), ať již mechanická pomocí preparačních jehel (Davison 1969, Schwartz & Hebert 1987, De Meester & De Jager 1993a, Cousyn & De Meester 1998) nebo chemická (dos Santos & Persoone 1998). Bylo totiž zjištěno, že tento postup může podporovat líhnutí (Schwartz & Hebert 1987), studie však byly většinou prováděny s efiipii získanými v laboratorních chovech. Naproti tomu Carvalho & Wolf (1989) uvádějí, že dekapsulace efiipií získaných ze sedimentu výrazně snížila úspěšnost líhnutí. Hotový & Petrusek (2007) však ve své práci nezjistili žádný významný rozdíl v úspěšnosti líhnutí mezi vajíčky z dekapsulovaných a z intaktních efiipií.

Vliv dekapsulace na líhnutí vajíček žábronožek shrnují Brendonck et al. (1996), kdy úspěšnost líhnutí u chemicky dekapsulovaných cyst byla vyšší než u intaktních, pouze při zvýšení teploty inkubace se dosáhlo stejné úspěšnosti líhnutí v obou případech.

Závěr

Jedním z nejdůležitějších témat při výzkumu diapauzy je studium podnětů, které působí na její ukončení. Přestože teplota, osvit, fotoperioda a koncentrace kyslíku jsou nejčastěji zmiňované stimuly, stále není jasné z jaké části je ukončení diapauzy ovlivněno vnějšími a z jaké části vnitřními faktory. Z poznatků uvedených v této práci vyplývá, že líhnutí diapauzujících vajíček lupenonožců záleží na kombinaci podmínek a že se tyto faktory mohou navzájem pozitivně nebo negativně ovlivňovat.

Vhodné podmínky pro líhnutí vajíček se liší podle velikosti a předvídatelnosti habitatu a podle klimatického regionu. V důsledku adaptace na habitat se strategie líhnutí vajíček liší, ale pokud se vajíčka nemohou z nějakého důvodu dostat k podnětu líhnutí, je efektivnost jakékoli strategie omezená vlivem prostředí.

Mnoho studií hledající podmínky pro úspěšné líhnutí z diapauzujících vajíček sladkovodního zooplanktonu je prováděno v laboratorních podmínkách a procedury inkubace vajíček často neodpovídají přírodním podmínkám (např. 24h světlo, dekapsulace aj.), popř. jsou některé další faktory zanedbány (např. vliv přítomnosti predátorů). Z tohoto důvodu je těžké interpretovat některé tyto výsledky na skutečné podmínky ovlivňující ukončení diapauzy v přírodě.

Dočasné vodní plochy se vyznačují mnoha zvláštnostmi, které je dělají atraktivními pro studium ekologie a činí z nich dobré modelové systémy pro studium vlivu abiotických faktorů i vzájemných biotických interakcí. Tento typ biotopů je v poslední době předmětem zvýšeného zájmu biologů a ochránců přírody, zvláště kvůli nutnosti jejich ochrany vzhledem ke zvyšující se rychlosti jejich degradace, která často vede až k úplnému vymizení. Ztráta těchto habitatů díky zemědělství a urbanizaci může vést k vymření mnoha endemických druhů daného regionu.

Tato bakalářská práce je stručným souhrnem současných poznatků o diapauze a faktorech, které mohou ovlivňovat ukončení diapauzy a začátek líhnutí z diapauzujících vajíček lupenonožců. Rešerše má sloužit jako podkladový materiál pro mou budoucí diplomovou práci, kde se budu zabývat úspěšností líhnutí trvalých vajíček u druhu *Daphnia obtusa* a pokusím se objasnit faktory, které ovlivňují ukončení diapauzy a iniciují líhnutí efípií této perloočky z efemerních vod. Hlavním cílem bude zjistit, které z faktorů působí jako

hlavní spouštěče líhnutí a zda se u druhu *D.obtusa* objevuje při líhnutí strategie bet-hedging, případně za jakých podmínek se tato strategie líhnutí vyskytuje.

SEZNAM CITOVANÉ LITERATURY

- Alekseev, V.R., De Stasio, B.T. & Gilbert, J.J. (2007): Diapause in Aquatic Invertebrates. Theory and Human Use. Monographiae Biologicae vol. 84, Springer 2007
- Alekseev, V.R. & Starobogatov Y.I. (1996): Types of diapause in Crustacea: Definitions, distribution, evolution. *Hydrobiologia* **320**: 15-26.
- Beladjal, L., Dierckens, K. & Mertens, J. (2007a): Dispersal of fairy shrimp *Chirocephalus diaphanus* (Branchiopoda: Anostraca) by the Trout (*Salmo trutta*). *Journal of Crustacean biology* **27**(1): 71–73.
- Beladjal, L., Dierckens, K. & Mertens, J. (2007b): Pheromones inhibit the hatching of diapausing Anostraca (Crustacea: Branchiopoda). *Animal Biology* **57**(1): 1-9.
- **Belk, D. (1977): Zoogeography of the Arizona fairy shrimps (Crustacea: Anostraca). *J. Arizona Acad. Sci.*, **12**: 70-78.
- **Bernice, R. (1972): Ecological studies on *Streptocephalus dichotomus* Baird. *Hydrobiologia* **39**: 217-240.
- **Bishop, J.A. (1967): Some adaption of *Limnadia stanleyana* King (Crustacea: Branchiopoda: Conchostraca) to a temporary freshwater environment. *Journal of anim.Ecol.* **36**: 599-609.
- Blaustein, L. (1997): Non-consumptive effects of larval Salamandra on crustacean prey: can eggs detect predators? *Oecologia* **110**: 212-217.
- Blaustein, L. & Schwartz, S.S. (2001): Why study ecology in temporary pools? *Israel Journal of Zoology* **47**: 303-312.
- Bonner, L.A., Diehl, W.J. & Altig, R. (1997): Physical, chemical and biological dynamics of five temporary dystrophic forest pools in Central Mississippi. *Hydrobiologia* **353**: 77-89.
- Brendonck, L. (1996): Diapause, quiescence, hatching requirements: What we can learn from large freshwater branchiopods (Crustacea:Branchiopoda:Anostraca, Notostraca, Conchostraca). *Hydrobiologia* **320**: 85-97.
- Brendonck, L. & De Meester, L. (2003):Egg banks in freshwater zooplankton: evolutionary and ecological archives in the sediment. *Hydrobiologia* **491**: 65-84
- Brendonck, L. & Riddoch, B.J. (1999): Wind-borne short-range egg dispersal in anostracans (Crustacea:Branchiopoda). *Zoological Journal of the Linnean Society* **67**: 87–95.
- Brendonck, L. & Riddoch, B.J. (2000): Egg bank dynamics in anostracan desert rock pool populations (Crustacea: Branchiopoda). *Archiv Für Hydrobiologie* **148**: 71-84.
- Brendonck, L., Centeno, M.D. & Persoone, G. (1996): The influence of processing and temperature conditions on hatching of resting eggs of *Streptocephalus proboscideus* (Crustacea:Branchiopoda: Anostraca). *Hydrobiologia* **320**: 99-105.
- Brendonck, L., Riddoch, B., van de Weghe, V. & Van Dooren, T. (1998): The maintenance of egg banks in very short-lived pools – a case study with anostracans (Branchiopoda). *Archiv für Hydrobiologie* **52**: 141–161..
- **Brock, E.S. (1965): Mechanism od adaption of the fairy shirmp *Chirocephalopsis bundyi* Forbes to the temporary pond. *Cornell Univ., Cornell Agric. Exp. Stn Mem.* **392**:1-48.

- Brown, L.R. & Carpelan, L.H. (1971): Egg Hatching and Life History of a Fairy Shrimp *Branchinecta Mackini* Dexter (Crustacea: Anostraca) in a Mohave Desert Playa (Rabbit Dry Lake). *Ecology* **52**: 41-54.
- **Cacères, C.E. (1997): Dormancy in invertebrates. *Invertebrate Biology*. **116**: 371–383.
- Cacères, C.E. (1998): Interspecific variation in the abundance, production and emergence of *Daphnia* diapausing eggs. *Ecology* **79**: 1699–1710.
- Cacères, C.E. & Hairston, N.G. (1998): Benthic-pelagic coupling in planktonic crustaceans: the role of the benthos. *Archiv für Hydrobiologie* **52**: 163–174.
- Cacères, C.E. & Schwalbach, M.S. (2001): How well do laboratory experiments explain field patterns of zooplankton emergence? *Freshwater Biology* **46**: 1179-1189.
- Cacères, C.E. & Soluk, D.A. (2002): Blowing in the wind: a field test of overland dispersal and colonization by aquatic invertebrates. *Oecologia* **131**: 402–408.
- Cacères, C.E. & Tessier, A.J. (2003): How long to rest: The ecology of optimal dormancy and environmental constraint. *Ecology* **84**: 1189-1198.
- Carvalho, G.R. & Wolf, H.G. (1989): Resting eggs of lake *Daphnia* I. Distribution, abundance and hatching of eggs collected from various depths in lake sediments. *Freshwater Biology* **22**: 459–470.
- **Cohen, D. (1966): Optimizing reproduction in a randomly varying environment. *Journal of Theoretical Biology* **12**:119-129.
- **Cohen, D. (1968): A general model of optimal reproduction in a randomly varying environment. *Ecology* **49**: 219-228.
- Cousyn, C. & De Meester, L. (1998): The vertical profile of resting egg banks in natura populations of pond-dwelling cladoceran *Daphnia magna* Straus. *Archiv Fur Hydrobiologie Special Issues Advances in Limnology* **52**: 127-139.
- Davison, J. (1969): Activation of ephippial eggs of *Daphnia pulex*. *Journal of General Physiology* **53**: 565-575.
- De Meester, L. & De Jager, H. (1993a): Hatching Of *Daphnia* Sexual Eggs.1. Intraspecific Differences In The Hatching Responses Of *Daphnia*-*Magna* Eggs. *Freshwater Biology* **30**: 219-226.
- De Meester, L. & De Jager, H. (1993b): Hatching Of *Daphnia* Sexual Eggs.2. The Effect Of Age And 2nd Stimulus. *Freshwater Biology* **30**: 227-233.
- De Meester, L., Cousyn, C., & Vanoverbeke, J. (1998): Chemical interactions, maternal effects and the hatching of *Daphnia* diapausing eggs. *Archiv Fur Hydrobiologie Special Issues Advances in Limnology* **52**: 263-272.
- deWaard, J.R., Sacherová, V., Cristescu, M.E.A, Remigio, E.A., Crease, T.J. & Hebert, P.D.N. (2006): Probing the relationships of the branchiopod crustaceans. *Molecular Phylogenetics and Evolution* **39**: 491–502
- dos Santos, M.M. & Persoone, G. (1998): Hatching of *Daphnia magna* resting eggs: the effect of storage duration and storage temperature. *Archiv Fur Hydrobiologie Special Issues Advances in Limnology* **52**: 253-262.
- Dumont, H.J. & Negrea, S.V. (2002): Introduction to the class Branchiopoda, Backhuys Publishers, Leiden, 2002
- Eder, E., Hödl, W. & Gottwald, R. (1997): Distribution and phenology of large branchiopods in Austria. *Hydrobiologia* **359**: 13–22.
- Engelmann, M., Hahn, T. & Hoheisel, G. (1997): Ultrastructural characterization of the gonads of *Triops cancriformis* (Crustacea, Notostraca) from populations containing both females and males: no evidence for hermaphroditic reproduction. *Zoomorphology* **117**:175–180.
- Ferrari, I., De Marchi, A., Menozzi, P., Minzoni, F. & Piccoli, F. (1983): Heleoplankton seasonal succession in an experimental ricefield in Northern Italy. *Verh. int. Ver. Limnol.* **22**: 1711-1716

- Figuerola, J., Green, A.J. & Santamaría, L. (2003): Passive internal transport of aquatic organisms by waterfowl in Doñana, south-west Spain. *Global Ecology & Biogeography* **12**: 427–436
- Frisch, D. (2002): Dormancy, dispersal and the survival of cyclopoid copepods (Cyclopoida, Copepoda) in a lowland floodplain. *Freshwater Biology* **47**: 1269–1281
- Fryer, G. (1996): Diapause, a potent force in the evolution of freshwater crustaceans. *Hydrobiologia* **320**: 1–14.
- Gonzalez, R.J., Drazen, J., Hathaway, S., Bauer, B. & Simovich M. (1996): Physiological correlates of water chemistry requirements in fairy shrimps (Anostraca) from Southern California. *Journal of Crustacean Biology* **16**: 286–293.
- Gyllström, M. & Hansson, L.-A., (2004): Dormancy in freshwater zooplankton: induction, termination and the importance of benthic-pelagic coupling. *Aquatic Sciences* **66**: 274–295.
- **Hall, R.E. & MacDonald, L.J. (1975): Hatching of the anostracan branchiopod *Chirocephalus diaphnus* Prévost. I. Osmotic processes and the possible role of glycerol. *Hydrobiologia* **46** (4): 369–375.
- Hairston, N.G. (1996): Zooplankton egg banks as biotic reservoirs in changing environments. *Limnology and Oceanography* **41**: 1087–1092.
- Hairston, N.G., & Cáceres, C. (1996): Distribution of crustacean diapause: micro- and macroevolutionary pattern and process. *Hydrobiologia* **320**: 27–44.
- Hairston, N.G., Vanbrunt, R.A., Kearns, C.M. & Engstrom, D.R. (1995): Age And Survivorship Of Diapausing Eggs In A Sediment Egg Bank. *Ecology* **76**: 1706–1711.
- Hairston, N.G., Hansen, A.M., & Schaffner, W.R. (2000): The effect of diapause emergence on the seasonal dynamics of a zooplankton assemblage. *Freshwater Biology* **45**: 133–145.
- Hancock, M.A. & Timms, B.V. (2002): Ecology of four turbid clay pans during a filling-drying cycle in the Paroo, semi-arid Australia. *Hydrobiologia* **479**: 95–107.
- Hathaway, S.A. & Simovich, M.A. (1996): Factors affecting the distribution and co-occurrence of two southern California anostracans (Branchiopoda), *Branchinecta sandiegonensis* and *Streptocephalus woottoni*. *Journal of Crustacean Biology* **16**: 669–677.
- **Herzig, A. (1985): Resting eggs – a significant stage in the life cycle of crustaceans *Leptodora kindtii* and *Bythotrephes longimanus*. *Verhandlungen Internationale Vereinigung Limnologie* **22**: 3088–3098.
- Hotový, J. & Petrusek, A. (2007): Resting stage density and hatching of two cladoceran species from small ephemeral waters. *Fundamental and Applied Limnology Archiv für Hydrobiologie* **169**: 177–187.
- **Kapler, O. (1943): Ze života lupenonožců známých z území Moravy. *Příroda* **35**(6): 168–178.
- Korn, M., Marrone, F., Pérez-Bote, J.L., Machado, M., Cristo, M., Cancela da Fonseca, L. & Hundsdoerfer, A.K. (2006): Sister species within the *Triops cancriformis* lineage (Crustacea, Notostraca). *Zoologica Scripta* **35**: 301–322.
- Kuller, Z. & Gasith, A. (1996): Comparison of the hatching process of the tadpole shrimps *Triops cancriformis* and *Lepidurus apas lubbocki* (Notostraca) and its relation to their distribution in rain-pools in Israel. *Hydrobiologia* **335**: 147–157.
- Lahr, J., Diallo, A.O., Ndour, K. B., Badji, A. & Diouf, P.S. (1999): Phenology of invertebrates living in a sahelian temporary pond. *Hydrobiologia* **405**: 189–205.
- Lass, S., Vos, M., Wolinska, J. & Spaak, P. (2005): Hatching with the enemy: *Daphnia* diapausing eggs hatch in the presence of fish kairomones. *Chemoecology* **15**: 7–12.
- **Makrushin, A.V. (1985): The diversity in the structure of ephippium in the Macrotrichidae (Crustacea, Cladocera) and the taxonomic status of this family. *Zoologicheskyy zhurnal* **64**: 212–216
- Merta, L. (2003a): Prehatching success of *Eubranchipus (Siphonophanes) grubii* (Crustacea, Anostraca) under the influence of some environmental factors. *Biologia* **58**: 919–924.

- Merta, L. (2003b): Distribuce vajíček žabronožky sněžní (Crustacea: Anostraca) v jarní periodické tůni – ekologické souvislosti. pp. 42. In: Bryja, J. & Zúkal, J. (Eds.) Zoologické dny Brno 2003. Sborník abstraktů z konference. ÚBO AV ČR Brno
- Moore, W.G. (1957): Studies on the laboratory culture of Anostraca. *Trans. am. microsc. Soc.* **76**: 159-173.
- Moore, W.G. (1963): Some interspecies relationships in Anostraca populations of certain Louisiana ponds. *Ecology* **44**: 131-139.
- Moritz, Ch., (1987): A note on the hatching and viability of *Ceriodaphnia ephippia* collected from lake sediment. *Hydrobiologia* **145**: 309- 314.
- Mossin, J. (1986): Physiological factors inducing embryonic development and spring hatch of European fairy shrimp *Siphonophanes grubei* (Dybowski) (Crustacea:Anostraca). *Journal of Crustacean Biology* **6**: 693-704.
- Mura, G., Fancello, G. & Di Giuseppe, S. (2003): Adaptive strategies in populations of *Chirocephalus diaphanus* (Crustacea, Anostraca) from temporary waters in the Reatine Apennines (Central Italy). *Journal of Limnology* **62**(1): 35-40.
- Obergón-Barboza, H., Maeda-Martínez, A.M. & Murugan, G. (2001): Reproduction, molting, and growth of two Mexican uniparental forms of the tadpole shrimp *Triops* (Branchiopoda: Notostraca) under a recirculating culture system. *Hydrobiologia* **462**: 173–184.
- Olesen, J. (1999): Larval and post-larval development of the branchiopod clam shrimp *Cyclestheria hislopi* (Baird, 1859) (Crustacea, Branchiopoda, Conchostraca, Spinicaudata). *Acta Zoologica* (Stockholm) **80**: 163-184.
- Pancella, J.R. & Stross, R.G. (1963): Light induced hatching of *Daphnia* resting eggs. *Chesapeake Science* **4**: 404–425.
- Pfrender, M. E. & Deng H.-W. (1998): Environmental and genetic control of diapause termination in *Daphnia*, *Archiv für Hydrobiologie* **52**: 237–251.
- Philippi, T. (1993a): Bet-hedging germination of desert annuals - beyond the 1st year. *American Naturalist* **142**: 474-487.
- Philippi, T. (1993b): Bet-hedging germination of desert annuals - variation among populations and maternal effects in *Lepidium lasiocarpum*. *American Naturalist* **142**: 488-507.
- **Philippi, T. & Seger, J. (1989): Hedging one's evolutionary bets, revisited. *Trends Ecol. Evol.* **4**: 41-44.
- Philippi, T.E., Simovich, M.A., Bauder, E.T. & Moorad, J.A. (2001): Habitat ephemerality and hatching fractions of a diapausing anostracan (Crustacea: Branchiopoda). *Israel Journal Of Zoology* **47**: 387-395.
- Proctor, V.W. (1964): Viability of crustacean eggs recovered from ducks. *Ecology* **45**: 656-658.
- Proctor, V.W., Malone, C. R. & Devlamin, V. L. (1967): Dispersal of aquatic organisms -- viability of disseminules recovered from the intestinal tract of captive killdeer. *Ecology* **48** (4): 672.
- Prophet, C.W. (1963): Some factors influencing hatching of anostracan eggs. *Trans. Kans. Acad. Sci.* **66**: 150-159.
- Rulík, M. (1999): Možnosti ochrany kriticky ohrožených druhů korýšů ve vazbě na ochranu a revitalizaci říčních systémů a přírodě blízké způsoby protipovodňové ochrany v CHKO Litovelské Pomoraví. Studie pro MŽ ČR
- Saengphan, N., Shiel, R.J., & Sanoamuang L.O. (2005): The Cyst hatching pattern of the thai fairy shrimp *Branchinella thailandensis* Sanoamuang, Saenphan & Murugan, 2002 (Anostraca). *Crustaceana* **78** (5): 513-523.
- Saiah, H. & Perrin, N. (1990): Autumnal vs spring hatching in the fairy shrimp *Siphonophanes grubii* (Dybowski) (Crustacea, Anostraca): diversified bet-hedging strategy? *Funct. Ecol* **4**: 769-775.

- Schönbrunner, I.M. & Eder, E. (2006): pH-related hatching success of *Triops cancriformis* (Crustacea, Branchiopoda, Notostraca). *Hydrobiologia* **563**: 515-520.
- Schwartz, S.S. & Hebert, P.D.N. (1987): Methods for the activation of the resting eggs of *Daphnia*. *Freshwater Biology* **17**: 373-379.
- Simovich, M.A. & Hathaway, S.A. (1997): Diversified bet-hedging as a reproductive strategy of some ephemeral pool anostracans (Branchiopoda). *Journal Of Crustacean Biology* **17**: 38-44.
- Sissom, S.L. (1973): The role played by oxygen in the stimulation of hatching in certain Conchostraca eggs. *Americal zoologist* **13** (4): 1342-1342.
- Sorgeloos, P. (1973): First report on the triggering effect of light on the hatching mechanism of *Artemia salina* dry cysts. *Marine Biology* **22**: 75--76
- Stross, R.G. (1966): Light and temperature requirement for diapause development and release in *Daphnia*. *Ecology* **47**: 368-374.
- Stross, R.G. (1969): Photoperiod control of diapause in *Daphnia*. III. Two stimulus control of long-day, short-day induction. *Biological Bulletin*. **137**: 359-374.
- Šrámek-Hušek, R., Straškraba, M., & Brtek, J. (1962): Lupenonožci – Branchiopoda. Fauna ČSSR (16). Nakladatelství ČSAV, Praha
- Therriault, T.W. & Kolasa, J. (2001): Desiccation frequency reduces species diversity and predictability of community structure in coastal rock pools. *Israel Journal Of Zoology*. **47**:477-489.
- Thiéry, A. (1997): Horizontal distribution and abundance of cysts of several large branchiopods in Temporary pool and ditch sediments. *Hydrobiologia*. **359**: 177-189.
- Tsitsilas, A. & Barry, M.J. (2002): Optimising hatching conditions for Australian *Daphnia ephippia*. *Verh. Internat. Verein. Limnol.* **28**: 1460-1463
- Van der Linden, A., Vankerckhoven, I., Caubergs R. & Declerck, W. (1986): Action spectroscopy of light-induced hatching of *Artemia* cysts (Branchiopoda: Crustacea). *Marine Biology*. **91**: 239-243.
- Van Dooren, T. & Brendonck, L. (1998): The hatching pattern of *Branchipodopsis wolffi* (Crustacea: Anostraca): phenotypic plasticity, additive genetic and maternal effects. *Archiv Fur Hydrobiologie Special Issues Advances in Limnology*. **52**: 219-227.
- Vandekerckhove, J., Declerck, S., Brendonck, L., Conde-Porcuna, J.M., Jeppesen, E., & De Meester, L. (2005): Hatching of cladoceran resting eggs: temperature and photoperiod. *Freshwater Biology*. **50**: 96-104.
- Weaver, C.R. (1943): Observations on the life cycle of the fairy shrimp *Eubranchipus vernalis*. *Ecology* **24**: 500-502.
- **Williams, D. D. (1987): The Ecology of Temporary Waters. Croom Helm, London. Williams, D. D., 1997. Temporary ponds and their invertebrate communities. *Aquat. Conserv. mar. Freshwat. Ecosyst.* **7**: 105-117.
- **Williams, D.D. (1998): The role of dormancy in the evolution and structure of temporary water invertebrate communities. *Archiv Fur Hydrobiologie. Special Issues: Advances in Limnology* **52**: 109-124.
- Wolf, H.G. & Carvalho, G.R. (1989): Resting eggs of lake-*Daphnia* II. In situ observations on the hatching of eggs and their contribution to population and community structure. *Freshwater Biology* **22**: 471-478.
- **Wood, T.R. & Banta, A.M. (1933): Observations on procuring and hatching sexual eggs of *Daphnia longispina*. *Int. Rev. d. ges. Hydrobiol. u. Hydrogr.* **29**: 437-54.
- Zarattini, P. (2004): Intraspecific differences in hatching phenology of fairy shrimp *Chirocephalus diaphanus* Prévost, 1803 (Crustacea, Anostraca) in relation to habitat characteristics. *Journal of Limnology* **63** (1) (Suppl.): 85-89.

- Zarattini, P. & Mura, G. (2007): Co-occurrence of free-swimming and quiescent nauplii in a spring hatching of two *Chirocephalus diaphanus* Prévost, 1803 (Anostraca) populations from mountain pasture pools. *Crustaceana* **80** (6): 707-715.
- Zierold, T., Hanfling, B. & Gómez, A. (2007): Recent evolution of alternative reproductive modes in the 'living fossil' *Triops cancriformis*. *BMC Evolutionary Biology* **7**:161

**sekundární citace