

Jihočeská univerzita v Českých Budějovicích  
Přírodovědecká fakulta

# **Fenotypová plasticita u planktonních vířníků jako odezva na predátora**

Bakalářská práce

Nikola Vajdiaková

Školitel: RNDr. Michal Šorf, Ph.D.

České Budějovice 2014

Vajdiaková, N., 2014: Fenotypová plasticita u planktonních vířníků jako odezva na predátora (Phenotypic plasticity of planktonic rotifers as a response to predator. Bsc. Thesis, in Czech) 25 pp., Faculty of Science, The University of South Bohemia, České Budějovice, Czech Republic

## Anotace

The aim of this thesis is to assemble essential information about phenotypic plasticity of zooplankton, especially planktonic rotifers. More specifically, the thesis is focused on predator-induced morphological changes. I introduced different types of predators and their behavioral, physiological and morphological impacts on zooplankton. Moreover, I examined the effects of inducible morphological defences on the planctic rotifers.

## Prohlášení

Prohlašuji, že jsem svou bakalářskou práci vypracovala samostatně, použila jsem pouze podklady citované v práci a uvedené v seznamu literatury.

Prohlašuji, že v souladu s § 47b zákona č. 111/1998 Sb. V platném znění souhlasím se zveřejněním své bakalářské práce, a to v nezkrácené podobě elektronickou cestou ve veřejně přístupné části databáze STAG provozované Jihočeskou univerzitou v Českých Budějovicích na jejích internetových stránkách, a to se zachováním mého autorského práva k odevzdanému textu této kvalifikační práce. Souhlasím dále s tím, aby toutéž elektronickou cestou byly v souladu s uvedeným ustanovením zákona č. 111/1998 Sb. zveřejněny posudky školitele a oponentů práce i záznam o průběhu a výsledku obhajoby kvalifikační práce. Rovněž souhlasím s porovnáním textu mé kvalifikační práce s databází kvalifikačních prací Theses.cz provozovanou Národním registrem vysokoškolských kvalifikačních prací a systémem na odhalování plagiátů.

V Českých Budějovicích dne .....

Nikola Vajdiaková

## Poděkování

Mé velké poděkování, které bohužel nemohu osobně sdělit, patří panu profesoru Zdeňku Brandlovi. V začátcích mé práce mi pomohl zorientovat se v dané problematice, prošel se mnou cestou k výběru konkrétního zaměření a postavil mě tak na start mé pomyslné cesty. Velmi si cením každé jeho rady a toho, že jsem mohla být jeho studentkou, byť jen krátce. Děkuji.

Můj velký dík a vděčnost patří bezesporu Michalu Šorfovi. Nikdy nezapomenu na to, jak se mě “ ujal ” po příchodu na katedru s mojí vidinou toho, že se chci věnovat studiu vířníků. Neváhal věnovat hodiny svého volného času, aby mě zasvětil do tajů života těchto pozoruhodných živočichů. Spíše než učitelem se mi stal trpělivým přítelem, kterého si velmi vážím. Zároveň chci poděkovat panu profesoru Jaroslavu Vrbovi za všechny rady a konzultace k této bakalářské práci. Děkuji.

Zvláštní poděkování bych ráda věnovala svému příteli Michalu Türkottovi a našim dvěma fenkám za dlouholetou podporu ve všem co dělám, za krásné procházky, každé rozveselení a spoustu nezapomenutelných zážitků. V neposlední řadě děkuji mé rodině, která mě od mládí podporovala ve studiu i mimo něj dodávala mi odvahu stále pokračovat. Děkuji.

# Obsah

<b>1. Úvod.....</b>	<b>1</b>
<b>2. Cíle práce.....</b>	<b>2</b>
<b>3. Literární přehled.....</b>	<b>3</b>
<b>3.1. Predátor a jeho detekce.....</b>	<b>3</b>
3.1.1. Typy predátorů.....	3
3.1.2. Chemické signály ve vodě: kairomony.....	7
<b>3.2. Fenotypová plasticita.....</b>	<b>8</b>
3.2.1. Obecně o fenotypové plasticitě.....	8
3.2.2. Fenotypová plasticita jako morfologická adaptace.....	10
3.2.2.1. Predátorem indukovaný polymorfismus.....	10
3.2.2.2. Morfologické změny nevyvolané predací.....	13
3.2.2.2.1. Cyklomorfóza.....	13
3.2.2.2.2. Výživou indukovaný polymorfismus.....	13
3.2.3. Behaviorální a fyziologické reakce na predátora.....	14
3.2.3.1. Únik v čase a prostoru.....	15
3.2.3.2. Změny populačních parametrů.....	16
3.2.3.3. Kolonie.....	17
<b>3.3. Shrnutí.....</b>	<b>18</b>
<b>4. Seznam použité literatury.....</b>	<b>19</b>
<b>5. Přílohy.....</b>	<b>22</b>

# 1. ÚVOD

Nedílnou součástí širokého spektra vodních biotopů jsou planktonní organismy, které rozlišujeme dle jejich typu výživy na autotrofní fytoplankton a heterotrofní zooplankton. V rámci zooplanktonu můžeme dále rozlišit tři hlavní taxonomické skupiny: vířníky (Rotifera), perloočky (Cladocera) a klanonožce (Copepoda). Vířníci patří do skupiny mikroskopických mnohobuněčných bezobratlých živočichů, kteří obývají převážně vnitrozemské vody (Bartoš 1959).

Planktonní vířníci jsou ovlivňováni nejrůznějšími biotickými a abiotickými faktory. Každý z těchto faktorů u nich může potencionálně indukovat změny na úrovni fenotypu. Tento jev se obecně nazývá fenotypová plasticita a popisuje stav, kdy je jeden genotyp schopen produkovat jedince s odlišným fenotypem. Vířníci na stimuly z vnějšího prostředí reagují prostřednictvím svých behaviorálních, fyziologických a morfologických možností. Každý druh pak v závislosti na typu stimulu využívá odlišný obranný mechanismus (Lass a Spaak 2003, Whitman a Agrawal 2009).

Ve vodě jsou vířníci často vystavováni různému predáčnickému tlaku. V některých případech je změna jejich fenotypu právě vyvolaná reakcí na predátora nebo na přítomnost jeho chemických stop, tzv. kairomonů. Nejčastěji na přítomnost predátora reagují skrze změnu své morfologie a proto tento jev nazýváme predátorem indukovaný polymorfismus (Lass a Spaak 2003). Jejich morfologické reakce však mohou být i přímou odpovědí na sezónní dynamiku změn abiotických parametrů. Tento typ morfologické změny, která není indukovaná predátorem nazýváme cyklomorfóza (Jacobs 1961, Stenberg a Gilbert 1984). Vliv potravní nabídky je z hlediska změn fenotypu také důležitý. Například u rodu *Asplanchna* (Obr. 1) může potravní nabídka indukovat až tři různé morfologické variety v rámci jednoho druhu (Gilbert 1968, Gilbert 1973, Gilbert 1976).

Při interakci s predátorem vířníci nemusí reagovat pouze změnou své morfologie. Tento typ změny je totiž aktivovaný až v případě potřeby a samotný jedinec ji nevyužije, ale zpřístupní pro své potomstvo, které má v daném prostředí vyšší šanci na přežití. Změny, které může aktuálně využít samotný jedinec jsou založené na změnách chování a proto je označujeme jako behaviorální. Na rozdíl od ostatních typů obrany se ty behaviorální uplatňují již v dané generaci (Wallace a kol. 2006).

Jakékoli investice do obranných mechanismů mohou být pro vířníky nákladné. Navíc i zde může platit pravidlo *trade-off*, kdy jeden typ reakce je vhodný jako obrana proti

určitému predátorovi, ale zároveň může jedince limitovat a znevýhodňovat. Příkladem jsou vířníci rodu *Conochilus* (Obr. 2), jejichž kolonie jsou vhodnou obranou proti bezobratlým predátorům, ale samotného jedince mohou při větších velikostech kolonií limitovat v jeho možnostech příjmu potravy (Dieguéz a Balseiro 1998).

## 2. CÍLE PRÁCE

Mým hlavním cílem bylo shromáždit a zpracovat současnou v literaturu týkající se fenotypové plasticity a predace zooplanktonu. Konkrétně jsem se soustředila na morfologické změny u planktonních vířníků, které jsou vyvolané bezobratlými predátory.

## 3. LITERÁRNÍ PŘEHLED

### 3.1. PREDÁTOR A JEHO DETEKCE

#### 3.1.1. TYPY PREDÁTORŮ

V planktonních společenstvech se uplatňují dva typy ovládní. Ovládní shora (*top down*) má za následek kaskádový efekt ve společenstvu. V reálném prostředí pak kaskádový efekt můžeme pozorovat jako nepřímou úměru mezi abundancí predátora a jeho kořisti. Druhým hlavním typem je řízení zdola (*bottom up*), které je dáno mírou dostupných zdrojů pro celé společenstvo (Townsend a kol. 2010).

Predace, které jsou vířníci vystaveni, může být způsobena různými predátory. Predátory lze obecně dělit podle několika hledisek. Dle způsobu lovu je můžeme dělit buď na vizuálně lovicí nebo predátory orientující se pomocí chemo či mechanoreceptorů. Predátory můžeme zařadit také do různých taxonomických skupin nebo jednoduše rozdělit na obratlovce (ryby) a bezobratlé. Největší rozdíl mezi bezobratlými predátory a predátory z třídy obratlovců je ve způsobu vyhledávání potravy a mechanismu lovu. Obecné rysy predacího cyklu u nich zůstávají stejné a způsob lovu je obvykle velikostně selektivní. Bezobratlí predátoři dávají obecně přednost menší kořisti z důvodu snadnější manipulace při jejím zpracování. Naopak větší predátoři z řad obratlovců (nejčastěji ryby) nejsou tolik limitováni vlastní velikostí a vybírají si cíleně spíše větší jedince kořisti (Wallace a kol. 2006). Velikostním poměrem predátora vůči jeho kořisti se zabývá například práce Hansen a kol. (1994). Poměr velikosti těla predátora vůči jeho kořisti záleží na konkrétních proporcích predátora i samotné kořisti, ale také na faktu, jedná-li se o filtrujícího či aktivně lovicího predátora. Filtrující druhy jsou obecně schopny příjmu menší kořisti než cíleně lovicí predátoři. U vířníků a klanonožců je poměr velikosti predátora a jeho ideální kořisti zhruba 18:1 a u perlooček až 50:1. Preference určitého druhu či velikosti kořisti je ovlivněna mimo jiné aktuálním nasycením predátora, částí sezóny a hustotě kořisti. Hustota kořisti pak závisí na její potravní nabídce, životních parametrech a antipredační strategii. Je-li predátor ve svých pokusech o ulovení kořisti neúspěšný, často se pokouší ulovit i méně vhodnou kořist. Může se jednat například o lorikátní či rychleji se pohybující druhy (Sarma a kol. 1998, Brandl 2005). Jelikož se všechny druhy zooplanktonu nevyskytují společně po celý rok, je tím ovlivněna i potravní nabídka (Sommer a kol. 1986).

Aktivně lovící predátoři využívají ke svému lovu spíše číhání. Při detekci kořisti využívají mimo jiné stimulů vyvolaných pohybem kořisti ve vodě. Tyto pohyby pomáhají predátorovi kořist detekovat a informují jej i o velikosti a pohybových vlastnostech kořisti. Velikost kořisti je často limitovaná jejich vlastní velikostí – konkrétně velikostí ústního ústrojí nebo jeho částí používaných k manipulaci s potravou (Ohman 1988).

Nejčastěji do skupiny aktivně lovicích predátorů v našich podmínkách patří klanonožci (buchanky a vznášivky). Buchanky mají poměrně složitý ontogenetický vývoj začínající naupliovými larvami (Obr. 3). Nauplia se živí fytoplanktonními buňkami příslušné velikosti a tudíž jsou přímými konkurenty perlooček a vířníků. Souběžně se svým vývojem zařazují buchanky do stravy i živočišnou potravu adekvátní velikosti, přičemž neváhají konzumovat ani vlastní naupliové larvy. Z mnoha pokusů je patrné, že zařazení živočišné složky do stravy nezáleží na velikosti či věku klanonožců. Pro každý druh je totiž míra konzumace a účinek živočišné potravy specifický a záleží na konkrétních podmínkách a možnostech prostředí. U některých druhů buchank se může strava s nedostatkem živočišné složky projevit produkcí vajíček s rýhami či jinými vadami (Brandl 1997, Brandl a Pražáková 2002). Buchanky jako predátoři preferují spíše menší, pomalejší a nelorikátní druhy a nejčastěji útočí na ventrální stranu kořisti (Brandl 1997). Mezi naše nejběžnější buchanky patří například *Cyclops vicinus* (Obr. 4), *Mesocyclops leuckarti* nebo zástupci rodu *Acanthocyclops*. Jejich nejčastější kořisti jsou vířníci rodu *Keratella* (Obr. 5, 6), *Polyarthra* (Obr. 7), *Asplanchna* a *Brachionus* (Obr. 8). K detekci této kořisti využívají mimo jiné sít na anténách (Brandl 2005). Největší predační tlak na kořist mají buchanky v našich podmínkách od května do srpna. Toto mimo jiné souvisí se sezónní sukcesí druhů (Brandl a Fernando 1975, Brandl a Fernando 1981, Sommer a kol. 1986, Brandl 1997). Jak je tedy patrné, buchanky jsou nejenom predátory vířníků a perlooček, ale v určitých vývojových stádiích (včetně dospělců) i jejich konkurenty. Dochází tedy k mezidruhové interferenční kompetici. Interferenční kompetice je charakteristická přímým působením mezi konkurenty a může mít na jedince podobné důsledky jako predace. Mezi buchankami a vířníky může docházet také k nepřímému působení k takzvané exploativní kompetice o zdroje. Jedná se o jev, kdy konkurenti souběžně využívají jeden zdroj, ale nedochází mezi nimi k fyzickým interakcím (Fussmann 1996). Na to, že vířníci i buchanky mohou sdílet stejný zdroj potravy také v dospělosti, poukázali mimo jiné i Dieguéz a Gilbert (2002), kteří prováděli experimenty s vířníkem *Polyarthra remata* a buchankou *Tropocyclops extensus*. Z výsledků pokusů bylo patrné, že dospělé samice obou druhů *T. extensus* i *P. remata* prokazatelně



konzumovali definovanou řasovou kulturu rodu *Cryptomonas* (Obr. 9). Kerfoot (1978) provedl sérii analýz predačního chování buchaneček rodu *Cyclops* a různých druhů kořisti za pomoci vysokorychlostní kamery. Z jeho analýz je patrný spirálovitý až smyčkovitý pohyb buchaneček při hledání kořisti. Zároveň bylo při pokusech zjištěno, že smyčky mohou mít horizontální či vertikální charakter v závislosti na hustotě kořisti. Je-li hustota kořisti nízká, mají smyčky spíše vertikální charakter, a naopak, při vyšší hustotě kořisti charakter horizontální.

O sladkovodních vznášivkách jakožto o možných predátorech se dlouhou dobu pochybovalo. V současné době již existují studie, které dokazují jejich omnivorii. Například Šorf a Brandl (2012) potvrdili díky potravním experimentům a následným analýzám obsahu střev současnou konzumaci živočišné (*Brachionus calyciflorus*) i řasové potravy (*Chlamydomonas* sp.) u běžného evropského druhu vznášivky *Eudiaptomus gracilis*. Rodríguez a Porcuna (2004) porovnávali vliv různých predátorů na plodnost *Keratella cochlearis*. Výsledky ukázaly, že k většímu poškození vajíček *K. cochlearis* dochází při interakci se vznášivkami druhu *Lovenula alluaudi* než při interakci s buchankami *Acanthocyclops vernalis*. Tato skutečnost je dána právě interferenční kompeticí mezi oběma druhy.

Vířníci mohou být sami sobě nejenom konkurenty, ale i predátory. Asi nejznámějším predátorem z řad vířníků je rod *Asplanchna*. V závislosti na konkrétním druhu *Asplanchna* (Obr. 1) konzumují širokou škálu jednobuněčných, koloniálních řas, sinic, ale i vířníků rodů *Brachionus*, *Keratella*, ale třeba i *Anuraeopsis*. Dravý vířník rodu *Asplanchna* je také znám díky působení svých kairomonů na kořist (Sarma a kol. 1998). Zdokumentováno je jejich působení i mimo čeled' Brachionidae. Konkrétně mohou indukovat změny i u vířníků rodu *Filinia* (Obr. 10), který je charakteristický obrannými mechanismy – dlouhými ohebnými štěty, které predátorovi brání v pozření (Stemberger a Gilbert 1984).

Z perlooček je nejvýznamnějším predátorem *Leptodora kindtii*, která může působit predačním tlakem na perloočky, vířníky a naupliové larvy. Vyskytuje se v severní temperátní zóně a největších hustot dosahuje v letních měsících (Pichlová a Brandl 2003). Přestože je *L. kindtii* jediným významným planktonním predátorem ze skupiny perlooček, mohou perloočky s vířníky vstupovat i do dalších interakcí. Velmi významnou se zde stává kompetice o zdroje, kdy může docházet až k přímým fyzickým interakcím. Menší vířníci např. z rodu *Keratella* se mohou v blízkosti perlooček dostat až do oblasti mezi dvěma částmi schránky perlooček a v krajním případě i přímo do oblasti ústního otvoru. Míra poškození

a případné fatální následky závisí hlavně na délce a charakteru tohoto působení (Burns a Gilbert 1986).

Jedním z nejvýznamnějších planktonních predátorů jsou larvy nebudavého komára rodu *Chaoborus*. Pro svou nenápadnost danou průhledností těla jsou obávanými predátory zooplanktonu. Přes den a za nepříznivých podmínek se skrývají v povrchové vrstvě sedimentu, kde také přezimují. V případě, že se s nimi vyskytují v dané lokalitě i ryby, jsou vystaveni jejich velkému žracímu tlaku a téměř eliminováni (Hazanato a Yasumo 1989).

V periodických vodách mohou jako predátoři figurovat také omnivorní lasturnatky (Ostracoda). Jejich tělo měří řádově milimetry, je nesegmentované a pokryté velkým množstvím hmatových sensorů. Ve svých pokusech Gilbert (2012a) názorně ukázal rozsah působení lasturnatky *Cypris pubera* na vířníky *Keratella tropica* (Obr. 6). Lasturnatky tohoto druhu byly schopné v průběhu dne zkonzumovat až desítky jedinců *K. tropica*, jejichž lorikátní zbytky byly nalezeny v zaživacím traktu lasturnatek.

Mezi vizuálně lovicí predátory patří zejména rybí plůdek a planktivorní ryby obecně. Ryby využívají různých strategií v příjmu potravy. Kořist buď cíleně nasávají po její předchozí detekci, periodicky nasávají shluky planktonu nebo plavou s neustále otevřenou tlamou bez aktivního nasávání. Jejich způsob lovu může být velikostně selektivní díky schopnosti nebo spíše neschopnosti jejich zraku v daném prostředí detekovat organismy pod určitou velikost. Charakteristický je sinusoidní pohyb dospělých planktivorních ryb, při vyhledávání kontrastní kořisti (Jarolím a kol. 2010). Zároveň dopad rybí predace v temperátních vodách je většinou sezónně proměnlivý. Je to dáno také tím, že některé druhy ryb mění v průběhu ontogeneze typ potravy. Příkladem je např. candát obecný (*Sander lucioperca*), který se v období svého larválního vývoje živí planktonofágně a v průběhu postupujícího vývoje přechází na piscivorní způsob výživy. Největší predační tlak na biocenózu je obecně většinou dovršen s vylíhnutím rybího plůdku a opět klesá na podzim.

Vířníci však mohou být současně vystaveni různým typům predátorů. V situaci, kdy jsou v jejich dosahu planktivorní ryby a zároveň bezobratlí predátoři, se vířníci musí rozhodnout pro efektivní antipredační strategii podle vyhodnocení hrozby (Lass a Spaak 2003). Predační vztahy na dané lokalitě jsou určeny mimo jiné i konkrétním druhovým složením interagujících druhů. Na příkladu kombinace druhů *Mesocyclops edax*, *Asplanchna girodi*, *Polyarthra vulgaris* a *Keratella cochlearis* to ukázali Gilbert a Williamson (1976).

*Mesocyclops edax* díky své velikosti a rychlosti byl schopen efektivně lovit *A. girodi* i *P. remata*. Naopak *Asplanchna* byla mnohem častěji schopná chytit *K. cochlearis*. Přesto, že je *K. cochlearis* lorikátní druh, byla pro vířníky rodu *Asplanchna* dostupnější kořisti než *P. Remata*, která disponuje výbornými únikovými schopnostmi.

### 3.1.2. CHEMICKÉ SIGNÁLY VE VODĚ: KAIROMONY

Vliv predátora na kořist nemusí znamenat jen přímou interakci, ale i nepřímé ovlivňování prostřednictvím chemických signálů ve vodě. Právě kairomony tvoří skupinu informačních chemických látek indukujících mnoho různých typů reakcí u kořisti. Ve své chemické podstatě to jsou nízkomolekulární organické látky. V současné době u většiny kairomonů chybí přesnější informace o jejich koncentracích, struktuře a vzájemných působeních. Zvláště důležité jsou kairomony z hlediska kořisti, protože jí pomáhají zvyšovat zdatnost indukci různých antipredačních strategií i pod větším predacním tlakem. Pro detekci chemických látek z okolí mají vířníci zvláštní receptory umístěné ve vířivém aparátu. Reakce různého typu na přítomnost dravčích kairomonů byla popsána nejenom u vířníků a perlooček, ale také u řas a nálevníků (Snell 1998, Lass a Spaak 2003).

Kairomony přinášejí přímý užitek pro kořist, nikoli pro samotného predátora. Vychází tedy otázka, zda jsou kairomony produkovány rybami cíleně a zda jsou vůbec jejich vlastním produktem. Ringelberg a Van Gool (1998) provedli sérii experimentů právě za účelem zjištění původu „rybí“ kairomonů. Pokusy byly prováděny s okounem říčním (*Perca fluviatilis*) a perloočkami rodu *Daphnia* (Obr. 11,12). Jako antibiotikum potlačující bakteriální produkci byl použit ampicilin. Z jejich výsledků je patrné, že se nemusí jednat o látky rybího původu, ale spíše o látky, které jsou produkovány jejich symbiotickými bakteriemi. Ryby, které byly přeléčeny ampicilinem neindukovaly u perlooček žádnou morfologickou odezvu. Naopak nepřeléčené ryby u perlooček indukovaly typické morfologické změny. Toto zjištění by vysvětlovalo fakt, že různé ryby mohou indukovat stejné reakce u zooplanktonu nezávisle na tom, zda jsou jeho predátory.

Dlouhou dobu nepřímé interakce skrze kairomony zůstávaly neobjasněné a bez hlubších poznatků. V publikovaných pracích z padesátých a šedesátých let minulého století je často predátorem indukovaný polymorfismus vysvětlován pouze cyklomorfózou. Až

například Gilbert a Waage (1967) potvrdili v přirozených i laboratorních podmínkách, že *Brachionus calyciflorus* (Obr. 8) při vystavení *Asplanchna brightwelli* reaguje prodloužením svých bočních trnů. Bylo tedy potvrzeno, že stejně vypadající změny mohou mít dva různé spouštěcí faktory. V tomto případě sezónní změny prostředí a predaci bezoobratlým predátorem.

Chemické signály ve vodě mohou mít informační funkci nejenom mezidruhovou, ale jsou důležitým informačním prostředkem i v rámci jednoho druhu. Jejich funkce se uplatňuje například při pohlavním rozmnožování. Samečci jsou díky jejich detekci schopni najít samičky vlastního druhu (Snell 1998, Wallace a kol. 2006). Chemické signály vlastního původu hrají důležitou roli i v samotném cyklu rodozměny u vířníků. U vířníků rodu *Brachionus* bylo prokázáno, že shlukování samiček při vysokých hustotách druhu je indukováno chemickými signály vlastního původu a současně spouští sexuální reprodukci (Gilbert 2003, Timmermeyer a Stelzer 2006).

V současné době se ve vodě kromě přirozeně se vyskytujících chemických látek vyskytují i látky antropogenního původu. Tyto stresory mohou i v malém množství ovlivňovat chemické stimuly v prostředí a metabolické procesy organismů. Například estrogény antropogenního původu v prostředí mají prokazatelný vliv na endokrinní regulaci reprodukce ve vodě (Snell 1998).

## 3.2. FENOTYPOVÁ PLASTICITA

### 3.2.1. OBECNĚ O FENOTYPOVÉ PLASTICITĚ

V současné době má jev nazývaný fenotypová plasticita mnoho definic. Ve své podstatě se jedná o schopnost genotypu produkovat různé fenotypy v závislosti na měnících se podmínkách prostředí. Jedná se tedy o cestu, jakou organismus může reagovat například na heterogenitu prostředí, přítomnost predátora atd. Fenotypová plasticita zahrnuje změny na úrovni morfologie, fyziologie, životních parametrech a chování organismu. Prakticky každý faktor prostředí při své změně může indukovat fenotypovou plasticitu. Ve vodních ekosystémech jsou těmito inducibilními faktory pro zooplankton například šíře potravního spektra, celková dostupnost živin, konkurence ostatních druhů, změny v teplotních i světelných podmínkách a v neposlední řadě také predace (Via a kol. 1995, Pigliucci 2005,

Ghalambor a kol. 2007, Whitman a Agrawal 2009).

Při výzkumu fenotypové plasticity se často polemizuje o její adaptivní schopnosti. V tomto směru je důležité na fenotypovou plasticitu pohlížet jako na schopnost, která má různé a druhově specifické projevy. V některých případech tyto projevy cíleně a efektivně reagují na změny prostředí a dávají organismu možnost v daném prostředí přežít. Naopak jedinci bez této schopnosti jsou selektivně vyřazeni. Z toho je patrné, že fenotypová plasticita se za určitých podmínek projevuje jako adaptivní mechanismus. V rámci zooplanktonu je takovým přízpusobením například diapauza a určité antipredační strategie. Adaptivní hodnoty fenotypové plasticity jsou závislé na její specifitě, rychlosti načasování a konkrétním ekologickým účinkům na organismus. V některých případech se však fenotypová plasticita nemusí projevovat adaptivně a její efekt může být neadaptivní nebo i bez vlivu na zdatnost (fitness) organismu (Via a kol. 1995, Whitman a Agrawal 2009).

Změny, které jsou indukované skrze fenotypovou plasticitu často zahrnují změny na úrovni transkripce, translace a hormonální regulace. Tyto úpravy a jejich následky mohou být pro organismus velmi energeticky náročné a mohou ho limitovat (Pigliucci 2005, Whitman a Agrawal 2009).

Na studium fenotypové plasticity a na to, jakými metodami by měla být zkoumána přetrvávají různé názory. Scheiner (1993) shrnuje tři možné přístupy při studiu fenotypové plasticity: tzv. optimální model, který nebere v úvahu genetické zatížení v pokusu; kvantitativní genetické modely, což jsou statistické modely částečně nezávislé na genetických aspektech; a nakonec gametické genetické modely, které obsahují skutečný genetický základ, ale jsou omezené na jednodušší modely.

Někdy opomíjenou součástí fenotypové plasticity je právě její genetický základ. Existují zde totiž interakce mezi genotypem a prostředím, které zahrnují různé variace v reakcích genotypů na prostředí. V rámci zooplanktonu je tento jev nazýván klonální variace a je popsán u mnoha druhů. Některé studie tento jev vysvětlují jako lokální adaptace populací na specifické podmínky prostředí (Lass a Spaak 2003). U perlooček se klonální variaci věnuje například práce Jiang a kol. (2013). Mimo jiné zde popisují důležitost interakce mezi daným klonem a druhem potravy. Konkrétně zkoumali odolnost klonů perlooček *Bosmina longirostris* (Obr. 13) k toxinům sinice *Microcystis aeruginosa* (Obr. 14). Výsledkem bylo zjištění, že některé kolony *B. longirostris* jsou prokazatelně odolnější vůči toxinům *M. aeruginosa*.

Scheiner (1993) ve své práci také popisuje tři hlavní genetické modely v rámci fenotypové plasticity. Zaprvé se jedná o efekt heterozygoty, která je inverzní funkcí k fenotypové plasticitě, protože již sama o sobě vyrovnává vlivy prostředí. Dále je to pleiotropie, která je založena na faktu, že geny mohou mít pleiotropní účinek v závislosti na prostředí (pleiotropie = jedna alela může způsobit více fenotypů). Nakonec pojednává také o epistázi, která odkazuje na existenci dvou sad genů, kde jedna stanovuje míru reakce, druhá typ reakce a obě spolu epistaticky působí.

Fenotypová plasticita mohla být také důležitým mechanismem z hlediska makroevoluce prostřednictvím genetické asimilace. Jedná se o fakt, kdy dané změny umožní organismu, popřípadě části populace, přebývat v jiném prostředí, i když uzpůsobení k němu není ideální. Organismy jsou schopné v nepříznivém prostředí delší dobu přetrvávat a mají možnost se na dané podmínky přizpůsobit. Při delší expozici v jiných podmínkách dochází ke genetickému vstřebání znaku. S tímto efektem se můžeme setkat mimo jiné i v laboratorních podmínkách při chovu kultur vířníků. Například u vířníků rodu *Keratella* (Obr. 5), kteří jsou po několik měsíců inkubováni ve stále stejných podmínkách se zafixuje daný fenotyp (Walz 1983). Stemberger a Gilbert (1984) toto popisují jako věrnost svému fenotypu. Jednalo se právě o efekt genetického vstřebání znaku. Populace *K. cochlearis*, které byly dlouhodobě chovány v podmínkách bez predátora ztratily zadní osten a ani při následném vystavení predátorovi rodu *Asplanchna* nedošlo po několik generací k jeho opětovnému vzniku. Podobný efekt mělo i dlouhodobé inkubování klonů *K. cochlearis* z prostředí, kde se vyskytoval predátor. Tyto klony měly následně zadní osten zafixovaný a při dalším vystavení predátorovi byly schopné reakce prodloužením jeho délky jen v rámci několika  $\mu\text{m}$  (Stemberger a Gilbert 1984).

### 3.2.2. FENOTYPOVÁ PLASTICITA JAKO MORFOLOGICKÁ ADAPTACE

#### 3.2.2.1. Predátorem indukovaný polymorfismus

Predátorem indukované změny jsou popsány nejenom u vířníků a perlooček, ale také u řas a nálevníků. Právě u nálevníků mohou být následné morfologické adaptace velmi nákladné. Konkrétním příkladem z řad nálevníků jsou zástupci rodu *Euplotes*, kteří jsou často vystaveni predáčnímu tlaku ze strany jiného dravého nálevníka rodu *Lembadion*.

Nálevníci rodu *Euplotes* jsou díky proteosyntéze a rozvolnění buněk, nikoli buněčnému dělení, schopni změnit svůj vejčitý tvar těla na kruhový, který znesnadňuje pozření predátorem (Kusch a Heckmann 1992).

Právě náklady kořisti jsou často zmiňované v souvislosti s tvorbou morfologických změn. Často je však zanedbáván zisk pramenící z tvorby morfologických změn – vyšší šance na přežití. Tyto změny totiž dovolují kořisti koexistovat s predátorem v jejich přirozeném prostředí a určitým způsobem ji zvýhodňují oproti jedincům či klonům bez těchto adaptací. Při nedostatku živin však mohou být tyto morfologické změny limitující. Druhy, popřípadě populace, které byly nuceny investovat do morfologických změn jsou konkurenčně méně schopny a mívají delší generační doby a nižší populační růst (Lass a Spaak 2003). U vířníků však doposud byly prokázány přímé náklady pouze u *Keratella testudo*. *K. testudo* na rozdíl o jiných zástupců rodu *Keratella* totiž investuje své zdroje nejenom do délky ostnů, ale také do tloušťky samotné loriky. Tento fakt zřejmě způsobuje vyšší energetické náklady do jejich morfologických změn (Gilbert 2013).

Celý proces predačního vztahu mezi kořistí a jejím predátorem má několik fází. V každé z těchto fází se kořisti vyplácí uplatnit jiné typy obrany a strategie (Obr. 15). Do behaviorálních a fyziologických změn organismy investují spíše preventivně s účelem zcela se vyhnout predátorovi. Naopak, jedná-li se o přímou konfrontaci s predátorem, organismu se vyplácí investovat spíše do morfologických změn. Následně využívá těchto změn k odrazení predátora od útoku. Příkladem toho jsou vířníci rodu *Brachionus*, *Keratella*, kteří produkují různé ostny v závislosti na konkrétním druhu. V některých případech však i přes tyto morfologické adaptace může dojít ze strany predátora o pokus daného jedince ulovit. Pokus může být částečně nebo zcela neúspěšný. Často se totiž stává, že predátor kořist nakonec uloví, ale není ji schopen zpracovat či pozřít. Takové konfrontace mohou způsobit snížení fitness až fatální poškození kořisti (Ohman 1988, Lass a Spaak 2003).

Morfologické adaptace vířníci často využívají i k aktivnímu útěku, jako je to např. u rodu *Polyarthra* (Obr. 7), *Hexarthra*, *Scaridium* nebo *Filinia* (Obr. 10). Rody *Polyarthra* i *Hexarthra* využívají svých ploutvičkovitých výběžků k rychlým úskokům od predátora. *Filinia* využívá obdobného mechanismu s tím rozdílem, že její výběžky jsou zpravidla nečlenité. I v rámci rodu *Brachionus* najdeme druh s aktivní obranou: *Brachionus calyciflorus* (Obr. 8) má kotraktilní ostny, které reagují na přítomnost predátora. Při přímé interakci jsou zadní boční trny napříměny a znemožňují tak jeho pozření. Důležité je mít na paměti, že tyto morfologické změny vznikají souběžně s vývojem příslušného svalstva. Bez

rozvoje svaloviny by samotná morfologická změna nebyla zdaleka tak účinná (Lass a Spaak 2003, Wallace a kol. 2006).

Jak již bylo výše zmíněno morfologické změny nemusí být vyvolané pouze vlivem predace, a mohou mít různé projevy. Toto mimo jiné shrnul Green (2005) na příkladu *K. cochlearis* (Obr.5). Kromě působení predátora vzal i v úvahu další faktory jako např. teplotu vody a trofii systému. Poukázal zde na negativní korelaci mezi teplotou vody a délkou zadního ostnu. V nižších teplotách mají zástupci druhu *K. cochlearis* tendenci k prodlužování zadního ostnu. Dále zde vzal v úvahu i vztah samotné loriky a délky zadního ostnu. V tomto případě se jedná o pozitivní korelaci a délka schránky se prodlužuje souběžně s délkou zadního ostnu (Tab. 1). Podobně se indukcí morfologických změn věnuje Gilbert (2009, 2011) u *K. tropica*. *K. tropica* je druh, který disponuje dvěma nesouměrně dlouhými zadními ostny (Obr. 6). Obecně potvrzuje závěry jako Green (2005) s tím rozdílem, že navíc přidal interakci s perloočkami rodu *Daphnia*. Zástupci *K. tropica* v tomto případě reagovali mírným prodloužením celé loriky a obou zadních trnů. V kontrastu s tím na vystavení vířníků rodu *Asplanchna* reagovali markantním zvětšením pouze u pravého ostnu. To je zřejmě dáno snahou znesnadnit své ulovení vířníkem *Asplanchna* a snahou zvýšit svoji konkurence schopnost vůči perloočkám rodu *Daphnia*.

**Tabulka 1:** Faktory ovlivňující délku zadního ostnu u vířníka *Keratella cochlearis* (upraveno podle Green 2005).

Ovlivňující faktory	Intenzita faktoru	Délka ostnu
Celková délka schránky	Krátká	Krátká
	Dlouhá	Delší
Teplota	Nízká	Delší
	Vyšší	Kratší
Trofie prostředí	Nízká	Delší
	Vysoká	Kratší
Abundance predátora	Nízká	Kratší
	Vysoká	Delší



Z hlediska rychlosti nástupu morfologických změn a jejich vymizení můžeme říci, že nástup změn je rychlejší než jejich vymizení. Gilbert (2012b) sledoval právě rychlost nástupu a vymizení změn u *B. calyciflorus* v interakci s rodem *Asplanchna*. Samičky *B. calyciflorus*, které byly vystaveny působení *Asplanchna* produkovaly potomstvo se zadními ostny již v první možné generaci. Naopak samičky s ostny, které byly inkubovány bez kontaktu s vířníky rodu *Asplanchna*, ještě po několik generací produkovaly potomstvo s ostny.

### **3.2.2.2. Morfologické změny nevyvolané predací**

#### **3.2.2.2.1. Cyklomorfóza**

Nápadné morfologické změny mohou mít za následek také sezónní změny prostředí. Tyto změny vždy postihují celou klonální linii partenogeneticky se rozmnožujících jedinců a jsou tudíž patrné v po sobě jdoucích generacích. Specificky jsou z cyklomorfózy vyloučeny sezónní změny příbuzných druhů a pohlavně se rozmnožující jedinci z důvodu změny genotypu v populaci. Tyto sezónní výkyvy fenotypu u jedinců shodného genotypu jsou zvláště patrné na velikosti těla a přítomnosti, délce a tvaru ostnů. Běžné jsou hlavně pro lorikátní druhy typu *Brachionus* a *Keratella*. První morfologické změny vyvolané cyklomorfózou u vířníků byly popsány například u *B. calyciflorus* (Obr. 8). Později se však ukázalo, že tento konkrétní druh stejné morfologické změny vytváří jako reakci na predátora. Stejně jako ostatní morfologické změny je i cyklomorfóza z hlediska systematiky problematická. Mnoho různých morfologických variant jednoho druhu bylo dokonce popsáno jako samostatné taxony (Callagher 1957, Wallace a kol. 2006).

#### **3.2.2.2.2. Výživou indukovaný polymorfismus**

K výrazným morfologickým změnám může také docházet v důsledku výživových změn. Nejlépe patrné je to u vířníků rodu *Asplanchna*, konkrétně *A. sieboldi*, kde dochází až k trimorfismu (Obr. 1) (Gilbert 1968). Potrava s vysokým obsahem řas, kde se vyskytuje vitamin E ( $\alpha$ -tokoferol), vyvolává u váčkovitých amiktických samic na jedné straně tvorbu trvalých vajíček, a na druhé straně produkci většího potomstva s rozšířenou boční linií těla. Tento morfotyp se nazývá křížový a prokazatelně snižuje riziko predace

i kanibalismu. Křížové formy samic mohou dát vzniknout třetímu typu tzv. kampanulátních samic. Vznik největších kampanulátních samic je podmíněn konzumací velké kořisti nebo dokonce kanibalismem jiných křížových samic. Velké kampanulátní samičky jsou díky své velikosti schopné kanibalismu na váčkovitých formách samic vlastního druhu (Gilbert 1973, Gilbert 1976, Wallace a kol. 2006). Gilbert a Kabay (1977) zároveň experimentálně prokázali, že při vzniku kruciformních forem je úspěšně rozlišováno mezi aktivním a inaktivovaným vitamínem E.

### 3.2.3. BEHAVIORÁLNÍ A FYZIOLOGICKÉ REAKCE NA PREDÁTORA

Jak již bylo popsáno výše, v každé fázi kontaktu s predátorem je výhodné pro kořist využít odlišný typ obrany. V prvotních fázích útoku, kdy je kořist vystavena nepřímému kontaktu s predátorem, se uplatňují právě behaviorální změny (Ohman 1988).

U vířníků, kteří mají obecně 900 až 1000 buněk a disponují značně jednoduchou nervovou soustavou, se můžeme setkat s poměrně zajímavou škálou chování. Vzorce chování nejsou většinou druhově specifické. Například kruhově točivý pohyb vpřed můžeme pozorovat u většiny zástupců z rodů *Brachionus*, *Keratella*, *Synchaeta* atd. (Wallace a kol. 2006).

Mezi nejzajímavější chování u vířníků patří bezesporu tzv. „předkopulační střežení páření“. V určité části roku, a za daných podmínek, samičky mohou produkovat i samčí potomstvo. Samečci jsou až na výjimky značně primitivní a jejich úkolem je účastnit se pohlavního rozmnožování (Bartoš 1959). Když samečci narazí na vajíčka stejného druhu, tak je až do vylíhnutí pravidelně navštěvují a kontrolují. Samečci nově narozené samičky poté dále navštěvují, dokud jim není umožněno se s nimi spářit. Samečci vířníků při tomto chování diskriminují samičky z trvalých vajíček a jedince ze samčích vajíček. Tento typ chování pomáhá u vířníků mimo jiné k udržení mezidruhových rozmnožovacích bariér a je ukázkou toho, že i na první pohled jednoduše vyhlížející organismy mohou disponovat i takto komplikovaným chováním (Williamson 1983, Wallace a kol. 2006).

Všechny vzorce chování a i jejich změny jsou ovlivněny stimuly z prostředí. Na rozdíl od ostatních typů změn mají ty behaviorální velmi rychlý nástup a mohou se uplatnit již v dané generaci. Často jsou však tyto změny chování či strategie spojené se změnou na úrovni fyziologie daného jedince (Lass a Spaak 2003).

### 3.2.3.1. Únik v čase a prostoru

Primární snahou kořisti je vůbec se s predátorem nepotkat a vyhnout se jakékoli dlouhodobé negativní interakci, než na danou situaci muset reagovat změnou chování či morfologie. K tomuto účelu lze využít několik strategií. Kořist se často uchyluje do jiných habitatů a míst, tzv. refugií, nepříznivých či jinak nevhodných pro ně i predátora, kde setrvávají po část dne a snižují tak riziko predace.

Příkladem časového úniku před nepříznivými podmínkami je diapauza, která je zvláště vhodná v situaci, kdy se nevyplácí organismu investovat do neustálého partenogenetického rozmnožování. Při změně vnějších podmínek, například vyšší hustotou populace, změnou teploty či potravní nabídky, se začnou z partenogenetických amiktických vajíček líhnout miktické samičky. Tyto na první pohled stejné samičky jsou již součástí miktické fáze rozmnožování. Produkují pouze haploidní vajíčka, ze kterých se v případě neoplození líhnou samečci. Následně dochází k pohlavnímu rozmnožování a tvorbě trvalých vajíček. Tato trvalá vajíčka jsou schopná překonat nepříznivé podmínky a v následující reprodukční sezóně se z nich líhnou amiktické diploidní samičky a celý koloběh se opakuje (Bartoš 1959, Gilbert 2004, Wallace a kol. 2006). Předpokládá se, že by diapauza potencionálně mohla být indukovaná také kairomony (Lass a Spaak 2003).

Diapauza však nemusí být jediným únikem, který může potencionální kořist využít. V průběhu dne může měnit svoji polohu horizontálně či vertikálně v rámci vodního sloupce. Horizontální migrace spočívá v přesouvání se v průběhu dne z pelagiálu do litorální zóny. V této části je obvykle snažší se skrýt ve vegetaci nebo opadu. Naopak vertikální migrace je založena na přesouvání mezi hypolimniem a epilimniem. Kořist se tak snaží opět vyhnout predátorům, kteří přes den hledají potravu v epilimniu. Podmínky v hypolimniu však nejsou pro migrující jedince ideální – je zde nižší potravní nabídka, nižší teplota a také jiní predátoři. Nejčastěji se s vertikální migrací můžeme setkat u perlooček, které takto reagují na rybí predaci. I zde se však projevuje klonální variace. Některé klony totiž nevyužívají vertikální migraci k obraně proti rybím predátorům, ale dochází u nich spíše k posunu kontinua r- a K- strategie. Klony, které migraci využívají často nejsou posunu v rámci r–K kontinua vůbec schopné. Nicméně migrační strategie je bezesporu rychlejší obranou vůči rybím predátorům (Lass a Spaak 2003, Wallace a kol. 2006).

Změny chování často ovlivňují pohybové vzorce kořisti. Rychlost kořisti má přímý vliv na její detekovatelnost predátorem. Je-li v okolí vizuálně lovcí predátor je pro kořist vhodné mu co nejrychleji zmizet z dosahu a snížit tak riziko pronásledování predátorem.

Naopak v blízkosti aktivního predátora se u kořisti můžeme setkat spíše s pasivním pohybem anebo jevem, který se nazývá „dead man response“. Nejedná se o nic jiného, než o snížení rychlosti pohybu na minimum, což má za následek změnu trajektorie pohybu kořisti. Setkat se s tím můžeme v různých podobách u perlooček i vířníků, u kterých dochází i k zastavení pohybu brv ve vířivém aparátu, což predátorovi rapidně snižuje schopnost detekce kořisti. Nejjednodušším způsobem behaviorální obrany kořisti však zůstává její bdělost. U vířníků se bdělost často projevuje až přehnanými pohybovými reakcemi při narušení jejich prostředí (Williamson 1983, Ohman 1988).

Ke zmatení predátora a snížení individuálního rizika se můžeme (nejenom u vířníků) setkat s agregací do skupinek. Tyto skupinky mohou být různorodé jak druhově tak velikostně (Ohman 1988, Lass a Spaak 2003).

### **3.2.3.2. Změny populačních parametrů**

Odlíšné životní strategie jsou patrné i ve světě vířníků. Vhodným příkladem jsou rody *Brachionus* a *Keratella*. *Brachionus* zde představuje spíše r-stratéga, který investuje do rychlejšího rozmnožování. Celkově je u něj podstatně kratší embryonální i juvenilní vývoj, ale současně vysoká úmrtnost všech věkových kategorií a kratší doba dožití. Naproti tomu *Keratella* představuje K-stratéga. Má relativně dlouhou dobu dožití a vyšší úspěšnost rozmnožování, ale také znatelně delší embryonální i juvenilní vývoj a nižší počet vajíček (Walz 1987).

Obecně se změny populačních parametrů týkají zejména rozdílné alokace zdrojů potřebných pro reprodukci. Ke změně strategie, většinou z K-strategie na r-strategii, se jedinci uchylují v případě, že jsou vystaveni vizuálně lovcím a větším predátorům. Díky snížení vlastní velikosti a investování energie do rozmnožování mají větší šanci uniknout predátorům a zároveň vyprodukovat více potomstva. Tuto strategii není však výhodné využívat neustále, protože zároveň snižuje konkurenceschopnost jedince vůči jeho konkurentům. Posun v rámci r-K kontinua je asi nejvíce patrný u perlooček, ale můžeme se s ním setkat i u vířníků (Lass a Spaak 2003, Wallace a kol. 2006).

### 3.2.3.3. Kolonie

Tvorba kolonií je schopnost, která je v současné době popsána u 25 druhů monogononntních vířníků z 8 různých rodů. Kolonie mohou být tvořeny několika až stovkami jedinci, kteří jsou nejčastěji spojeni gelatinózní matrix. Kolonie mohou být velké až několik milimetrů a ve vodním prostředí jsou velmi nápadné (Wallace a kol. 2006).

Existuje několik teorií k vysvětlení koloniality u vířníků. Mezi nejznámější patří právě teorie, která tento efekt vysvětluje jako účinnou antipredační strategii proti velikostně selektivním bezobratlým predátorů. Z výsledků experimentálních pokusů Dieguéz a Balseiro (1998) za použití kolonií *Conochilus hippocrepis* a vznášivek *Parabroteas sarsi* je patrné, že tvorba kolonií prokazatelně zvyšuje efektivitu obrany kořisti. Konkrétně se kolonie zvětšují v průběhu sezóny současně s tím, jak dospívají a rostou predátoři a značně jím znemožňují svoji konzumaci. Na začátku sezóny byla velikost kolonií okolo 700  $\mu\text{m}$  a na jejím vrcholu přibližně 1800  $\mu\text{m}$ . Rozpětí maxiliped predátora přitom činilo vždy pouze 600 – 1600  $\mu\text{m}$ .

Výsledná velikost kolonií však nemusí být otázkou jen antipredační strategie, ale je ovlivněna mimo jiné i trofii prostředí. Kolonie z celkového pohledu snižují energetické nároky pro jednotlivce a představují snadnou cestu zvětšení objemu bez nutnosti investice do vlastního těla. Toto však platí pouze do určité velikosti kolonie a při dostatku zdrojů. Jsou-li kolonie větší a navíc se nacházejí v potravně limitovaném prostředí, snižují se možnosti filtrace jednotlivce (Dieguéz a Balseiro 1998).

Ke tvorbě kolonií může docházet v zásadě třemi různými způsoby. Allorekutivní způsob se vyznačuje nízkou příbuzností jedinců v rámci kolonie, protože vzniká náhodným nasedáním a spojováním mladých jedinců. Naproti tomu Autorekutivní způsob je charakteristický vysokou příbuzností, protože nové dceřinné kolonie vznikají rozpadem či odštěpením od kolonií rodičovských. Z hlediska genetického základu jsou nejvíce bohaté ty kolonie, které vznikají geminativně. Mladí vířníci krátce po vylíhnutí se totiž nezapojují do struktury kolonie, ale opouštějí ji a zakládají náhodné juvenilní kolonie, které se dále mohou spojovat. Ve vhodném prostředí se nejčastěji kolonie tvoří geminativně a až v případě zhoršených podmínek změní strategii nebo začnou vytvářet trvalá vajíčka. Pokud v následující sezóně dojde ke zrození kolonie z trvalého vajíčka, jedná se již o autorekutivní způsob (Wallace a kol. 2006).

### 3.3. SHRNUTÍ

Literární přehled shrnuje informace týkající se fenotypové plasticity u vířníků. Konkrétně se zaměřuje na morfologické změny u planktonních vířníků, které jsou vyvolané bezobratlými predátory.

Je jasné, že studium fenotypové plasticity je velmi obsáhlým tématem. Doposud nejsou plně objasněna některá důležitá fakta, která jsou nezbytná pro další pokroky v této oblasti. Dle mého názoru je zásadní získat informace o konkrétním složení a původu jednotlivých kairomonů a jejich působení na kořist. Některé práce se zabývají možností, že kairomony nejsou původním produktem predátorů, ale jejich symbiotických bakterií. Tato teorie by vysvětlovala druhovou nespécifičnost působení různých druhů predátorů na kořist.

Obecně je známá skutečnost, že buchanky v průběhu života mění svojí trofickou úroveň a od herbivorie přechází k omnivorii. V doposud publikované literatuře se však nikdo podrobněji nezabýval vlivem vývojového stádia predátora na fenotypovou plasticitu kořisti. Chybí zde poznatky o tom, zda kořist reaguje morfologickými či jinými změnami již na naupliové larvy, kopepoditová stádia nebo až na dospělce a popřípadě, zda je tato hranice nějak vymezena. Tomuto tématu bych se ráda věnovala ve své další práci.

V rámci budoucího výzkumu by bylo vhodné se zaměřit také na komplexnější pokusy. V současnosti existuje mnoho prací, které dávají do kontextu jeden druh predátora s jedním druhem kořisti. Poznatky z těchto výzkumů jsou samozřejmě důležité a tvoří základ pro studium fenotypové plasticity a predačních pokusů. V přirozeném prostředí je však situace o mnoho složitější a současně zde mohou působit různé typy i druhy predátorů a kořisti. Doposud zdokumentované jednotlivé vztahy mezi kořistí a predátorem mohou v reálném prostředí fungovat odlišně. Vzájemnou komunikaci na chemické úrovni mohou navíc ovlivňovat i chemické látky antropogenního původu.

#### 4. SEZNAM POUŽITÉ LITERATURY

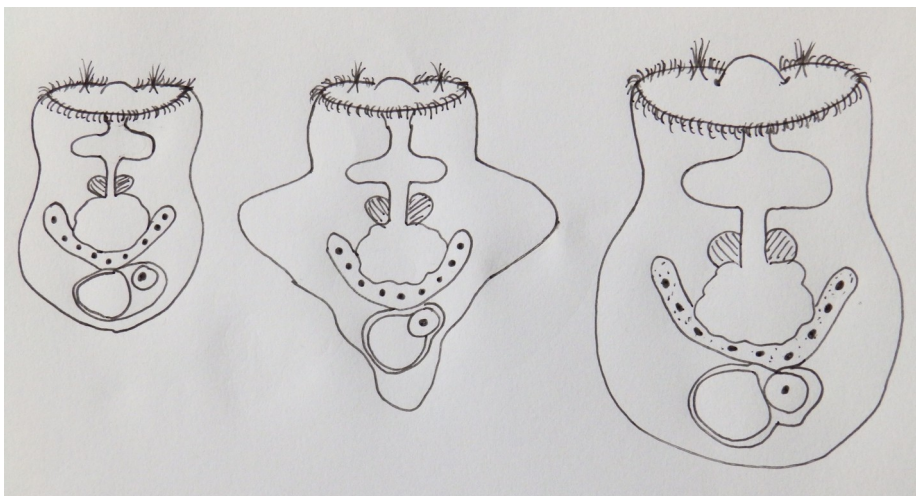
- Bartoš, E. (1959) Vírňáci - Rotatoria, *Fauna ČSR*, sv. 15, Nakladatelství ČSAV, Praha, 969 s.
- Brandl, Z. (1997) Feeding strategies of planktonic cyclopoids in lacustrine ecosystems, *Journal of Marine Systems* 417, 87-95.
- Brandl, Z. (2005) Freshwater copepods and rotifers: Predator and their prey, *Hydrobiologia* 546, 479-485.
- Brandl, Z., C.H. Fernando (1975) Investigations on the feeding of carnivorous cyclopoids, *Verhandlungen der Internationalen Vereinigung für Theoretische und Angewandte Limnologie* 19, 2959-2965.
- Brandl, Z., C.H. Fernando (1981) The impact of predation by cyclopoid copepods on zooplankton, *Verhandlungen der Internationalen Vereinigung für Theoretische und Angewandte Limnologie* 21, 1573-1577.
- Brandl, Z., R. Pichlová (2003) Predatory impact of *Leptodora kindtii* on zooplankton community in the Slapy Reservoir, *Hydrobiologia* 504, 177-184.
- Brandl, Z., M. Pražáková (2002) Impact of predation by cyclopoid copepods (Copepoda: Cyclopoida) on zooplankton in a carp pond in Czech Republic, *Acta Societatis Zoologicae Bohemicae* 66, 169-175.
- Dieguez, M., E. Balseiro (1998) Colony size in *Conochilus hippocrepis*: defensive adaptation to predator size, *Hydrobiologia* 388, 421-425.
- Diéguez, M.C., J.J. Gilbert (2002) Suppression of rotifer *Polyarthra remata* by the omnivorous copepod *Tropocyclops extensus*? Predation or competition, *Journal of Plankton Research* 24, 359-369.
- Fussmann, G. (1996) The importance of crustacean zooplankton in structuring rotifer and phytoplankton communities: An enclosure study, *Journal of Plankton Research* 18, 1897-1915 .
- Gallagher, J.J. (1957) Cyclomorphosis in the rotifer *Keratella cochlearis* (Gosse), *Transactions of the American Microscopical Society* 76, 197-203.
- Ghalambor, C.K., J.K. McKay, S.P. Carroll, D.N. Reznick, (2007) Adaptive versus non-adaptive phenotypic plasticity and the potential for contemporary adaptation in new environments, *Functional Ecology* 21, 394-407.
- Gilbert, J.J. (2003) Specificity of crowding response that induces sexuality in the rotifer *Brachionus*, *Limnology and Oceanography* 48, 1297-1303.
- Gilbert, J.J. (2004) Population density, sexual reproduction and diapause in monogonont rotifers: new data for *Brachionus* and a review, *Journal of Limnology* 63, 32-36.
- Gilbert, J.J. (2009) Predator-specific inducible defenses in the rotifer *Keratella tropica*, *Freshwater Biology* 54, 1933-1946.
- Gilbert, J.J., C.W. Burns (1986) Direct observations of the mechanisms of interference between *Daphnia* and *Keratella cochlearis*, *Limnology and Oceanography* 31, 859-866.

- Gilbert, J.J. (2012a) Effects of an ostracod (*Cypris pubera*) on the rotifer *Keratella tropica*: Predation and reduced spine development, *Hydrobiologia* 97, 445-453.
- Gilbert, J.J. (2012b) Predator-induced defense in rotifers: developmental lag for morph transformations, and effect on population growth, *Aquatic Ecology* 46, 475-486.
- Gilbert, J.J. (2013) The cost of predator-induced morphological defense in rotifers: experimental studies and synthesis, *Journal of Plankton Research* 35, 461-472.
- Gilbert, J.J. (1968) Alpha tocopherol control sexuality and polymorphism in the rotifer *Asplanchna*, *Science* 159, 734-736.
- Gilbert, J.J. (1973) Induction and ecological significance of gigantism in the rotifer *Asplanchna sieboldi*, *Science* 181, 63-66.
- Gilbert, J.J. (1976) Sex-specific cannibalism in the rotifer *Asplanchna sieboldi*, *Science* 194, 730-732.
- Gilbert, J.J. (2011) Temperature, kairomones, and phenotypic plasticity in the rotifer *Keratella tropica* (Apstein, 1907), *Hydrobiologia* 678, 179-190.
- Gilbert, J.J., K. Waage (1967) *Asplanchna*, *Asplanchna*-Substance, and Posterolateral Spine Length Variation of the Rotifer *Brachionus Calyciflorus* in a Natural *Environmental Ecology* 48, 1027-1031.
- Gilbert, J.J., C.E. Williamson (1976) Predator-prey behavior and its effect on rotifer survival in associations of *Mesocyclops edax*, *Asplanchna girodi*, *Polyarthra vulgaris*, and *Keratella cochlearis*, *Oecologia* 37, 13-22.
- Green, J. (2005) Morphological variation of *Keratella cochlearis* (Gosse) in Myanmar (Burma) in relation to zooplankton community structure, *Hydrobiologia* 593, 5-12.
- Hanazato, T., M. Yasuno (1989) Zooplankton community structure driven by vertebrate and invertebrate predators, *Oecologia* 81, 450-458 .
- Hansen, B., P.K. Bjornsen, P.J. Hansen (1994) The size ratio between planktonic predators and their prey, *Limnology and Oceanography* 39, 395-403.
- Jarolím, O., J. Kubečka, M. Čech, M. Vašek, J. Peterka, J. Matěna (2010) Sinusoidal swimming in fishes: the role of season, density of large zooplankton, fish length, time of the day, weather condition and solar radiation, *Hydrobiologia* 645, 253-265.
- Jiang X., Q. Li, H. Liang, S. Zhao, L. Zhang, Y. Zhao, L. Chen, W. Yang, X. Xiang (2013) Clonal variation in growth plasticity within a *Bosmina longirostris* population: The potential for resistance to toxic cyanobacteria, *PLoS ONE* 8: e73540.
- Kerfoot, W.C. (1978) Combat between predatory copepods and their prey: *Cyclops*, *Epischura*, and *Bosmina*, *Limnology and Oceanography* 23, 1089-1102.
- Kusch, J., K. Heckmann, (1992) Isolation of the *Lembadion*-factor, A morphogenetically active signal, that induces *Euplotes* cells to change from their ovoid form into a larger lateral winged morph, *Developmental Genetics* 20, 241-246.
- Lass, S. , P. Spaak (2003) Chemically induced anti-predator defences in plankton: a review, *Hydrobiologia* 491, 221-239.

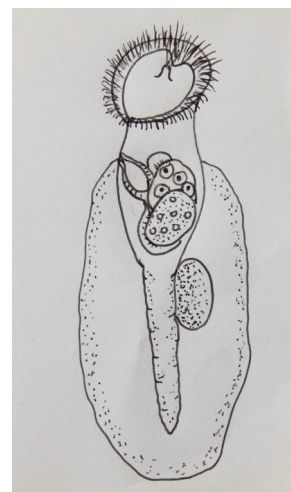


- Ohman, M.D. (1988) Behavioral response of zooplankton to predation, *Bulletin of Marine Science* 43, 530-550.
- Pigliucci, M. (2005) Evolution of phenotypic plasticity: where are we going now?, *Trends in Ecology and Evolution* 20, 481-486.
- Ramos-Rodríguez, E. , J.M. Conde-Porcuna (2004) Impact of copepod predation on the fecundity of *Keratella cochlearis* (Rotifera), *Archiv für Hydrobiologie* 161, 541-552.
- Ringelberg, J. , E. Van Gool (1998) Do bacteria, not fish, produce 'fish kairomone', *Journal of Plankton Research* 20, 1847-1852.
- Sarma, S.S.S, S. Nandini, H.J. Dumont (1998) Feeding preference and population growth of *Asplanchna brightwelli* (Rotifera) offered two non masive prey rotifers, *Hydrobiologia* 361, 77-87.
- Scheiner, S. M. (1993) Genetics and evolution of phenotypic plasticity, *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 24, 35-68.
- Snell, T.W. (1998) Chemical ecology of rotifers, *Hydrobiologia* 388, 267-276.
- Sommer, U., Z. M. Gliwicz, W. Lampert, A. Duncan (1986) The PEG-model of seasonal succession of planktonic events in fresh waters, *Archiv für Hydrobiologie* 106, 433-471.
- Stemberger, R.S. , J.J. Gilbert (1984) Spine development in the rotifer *Keratella cochlearis*: induction by cyclopoid copepods and *Asplanchna*, *Freshwater Biology* 14, 639-647.
- Šorf, M. , Z. Brandl (2012) The rotifer contribution to the diet of *Eudiaptomus gracilis* (G.O.Sars, 1893) (Copepoda, Calanoida), *Crustaceana* 85, 1421-1429.
- Timmermeyer, N. , C.P. Stelzer (2006) Chemical induction of mixis in the rotifer *Synchaeta tremula*, *Journal of Plankton Research* 28, 1233-1239.
- Townsend, C.R., M. Begon, L. Harper (2010) *Základy ekologie*, Univerzita Palackého v Olomouci, Olomouc, 505 s.
- Via, S., R. Gomulkiewicz, G. De Jong, S.M. Scheiner, C.D. Schlichting, P.H. Van Tienderen (1995) Adaptive phenotypic plasticity: consensus and controversy, *Elsevier Science Led* 10, 211-217.
- Wallace, R.L., T.W. Snell, C. Ricci, T. Nogrady (2006). Rotifera. 1, Biology, Ecology and Systematics, *Backhuys Publishers & Kenobi Publishers*, 299 s.
- Walz, N. (1983) Individual culture and experimental population dynamics of *Keratella cochlearis* (Rotatoria), *Hydrobiologia* 10, 35-45.
- Walz, N. (1987) Comparative population dynamics of the rotifers *Brachionus angularis* and *Keratella cochlearis*, *Hydrobiologia* 147, 209-213.
- Williamson, C.E. (1983) Behavioral interactions between a cyclopoid copepod predator and its prey, *Journal of Plankton Research* 5, 701-711.
- Whitman, D.W. & A.A. Agrawal (2009) What is phenotypic plasticity and why is it important? In Whitman, D.W. & T. N. Ananthakrishnan (eds.), Phenotypic plasticity of insects: mechanisms and consequences, *CRC Press*, 1-63 s.

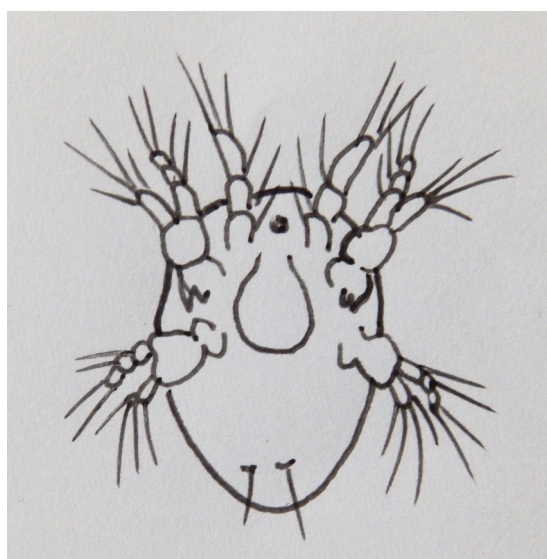
## 5. PŘÍLOHY



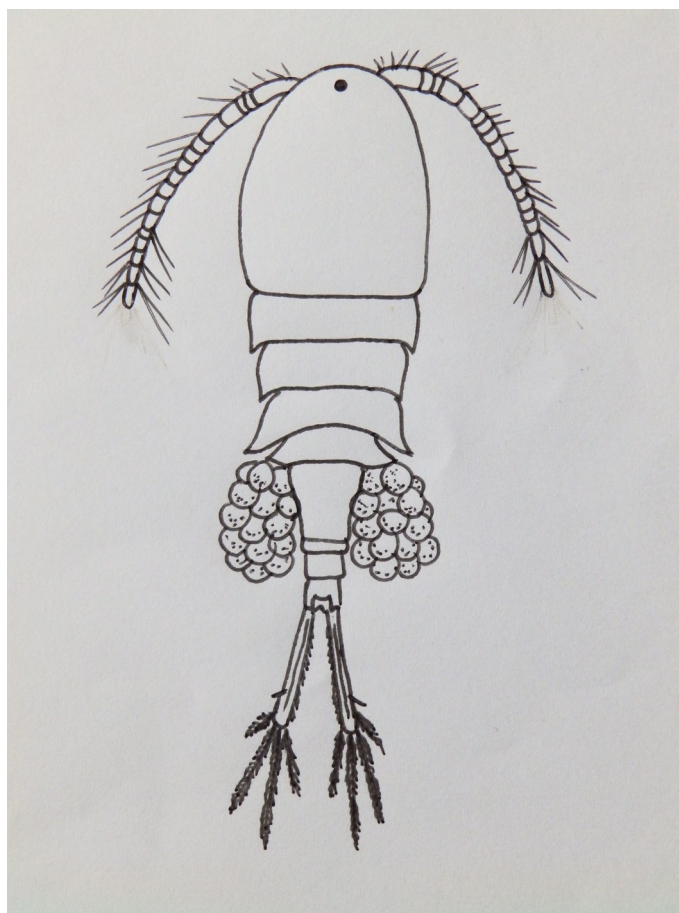
**Obr. 1** Schématický nákres trimorfismu indukovaného změnou ve výživě u *Asplanchna sieboldi*. Běžná váčkovitá forma (vlevo), křížová forma (uprostřed) a velká kampanulátní forma (vpravo).



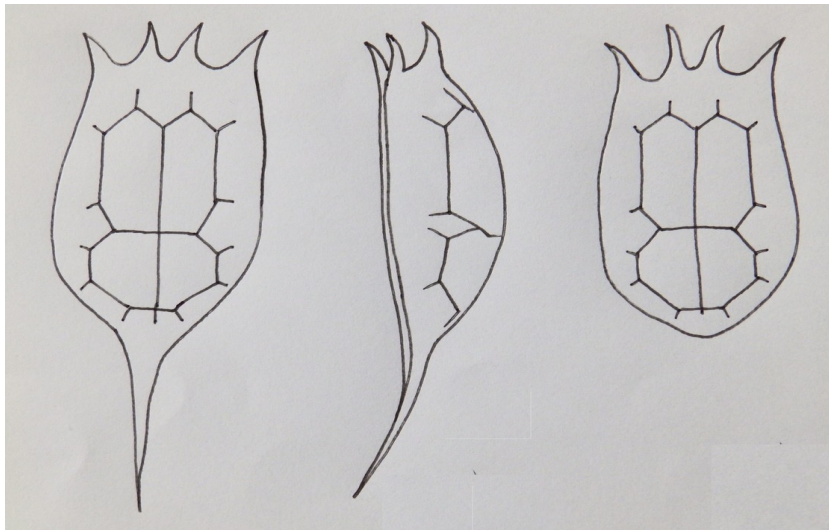
**Obr. 2** Schématický nákres vířníka rodu *Conochilus*.



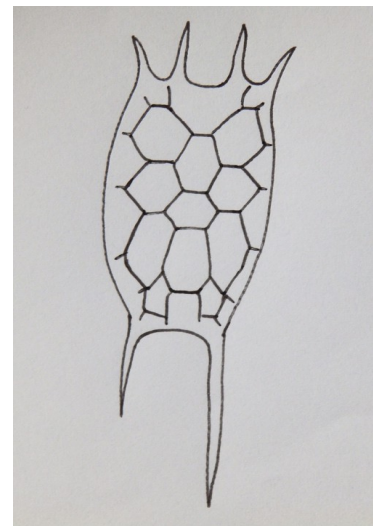
**Obr. 3** Schématický nákres herbivorní naupliové larvy buchank (Copepoda: Cyclopoida).



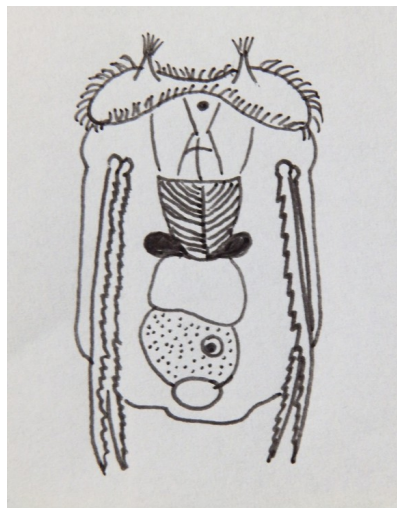
**Obr. 4** Schématický nákres buchanky (Copepoda: Cyclopoida) *Cyclops vicinus*, běžného predátora vířníků.



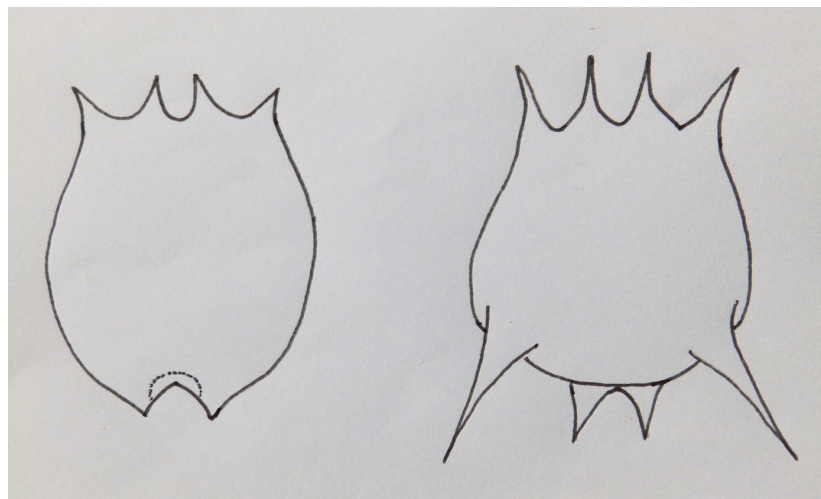
**Obr. 5** Schématický nákres lorikátního vířníka *Keratella cochlearis* s prodlouženým zadním ostnem (vlevo a uprostřed) a bez zadního ostnu (vpravo).



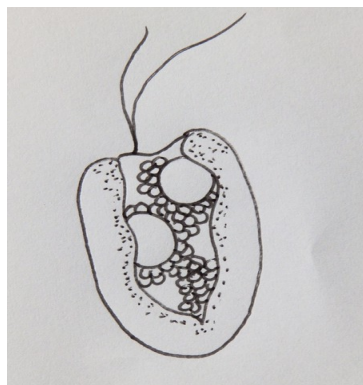
**Obr. 6** Schématický nákres vířníka *Keratella tropica* s asymetrickými zadními ostny.



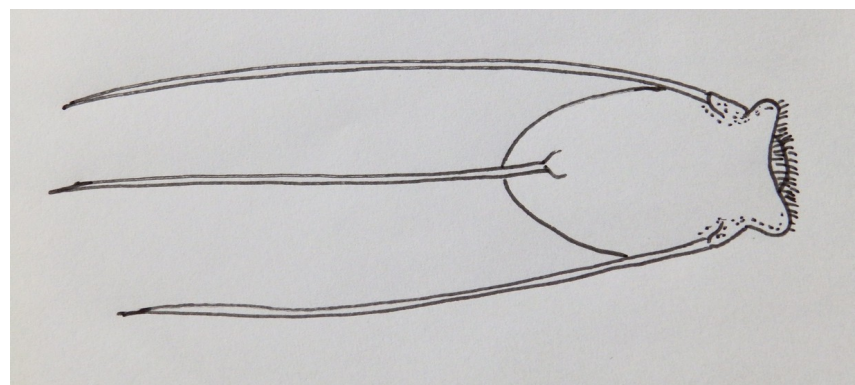
**Obr. 7** Nákres vířníka *Polyarthra remata* s ploutvičkovitými výběžky umožňujícími odskok od predátora.



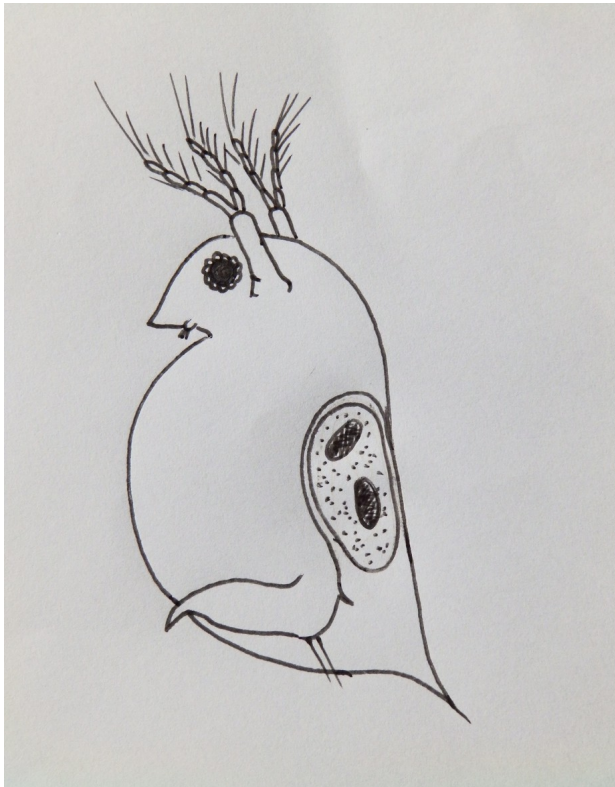
**Obr. 8** Schématický nákres vířníka *Brachionus calyciflorus* bez morfologických změn (vlevo) a s prodlouženými ostny (vpravo).



**Obr. 9** Schématický nákres řasy *Cryptomonas*, běžné potravy vířníků.



**Obr. 10** Schématický nákres vířníka *Filinia longiseta* s dlouhými štěty.



**Obr. 11** Schématický nákres perloočky *Daphnia magna*, významného konkurenta vířníků.



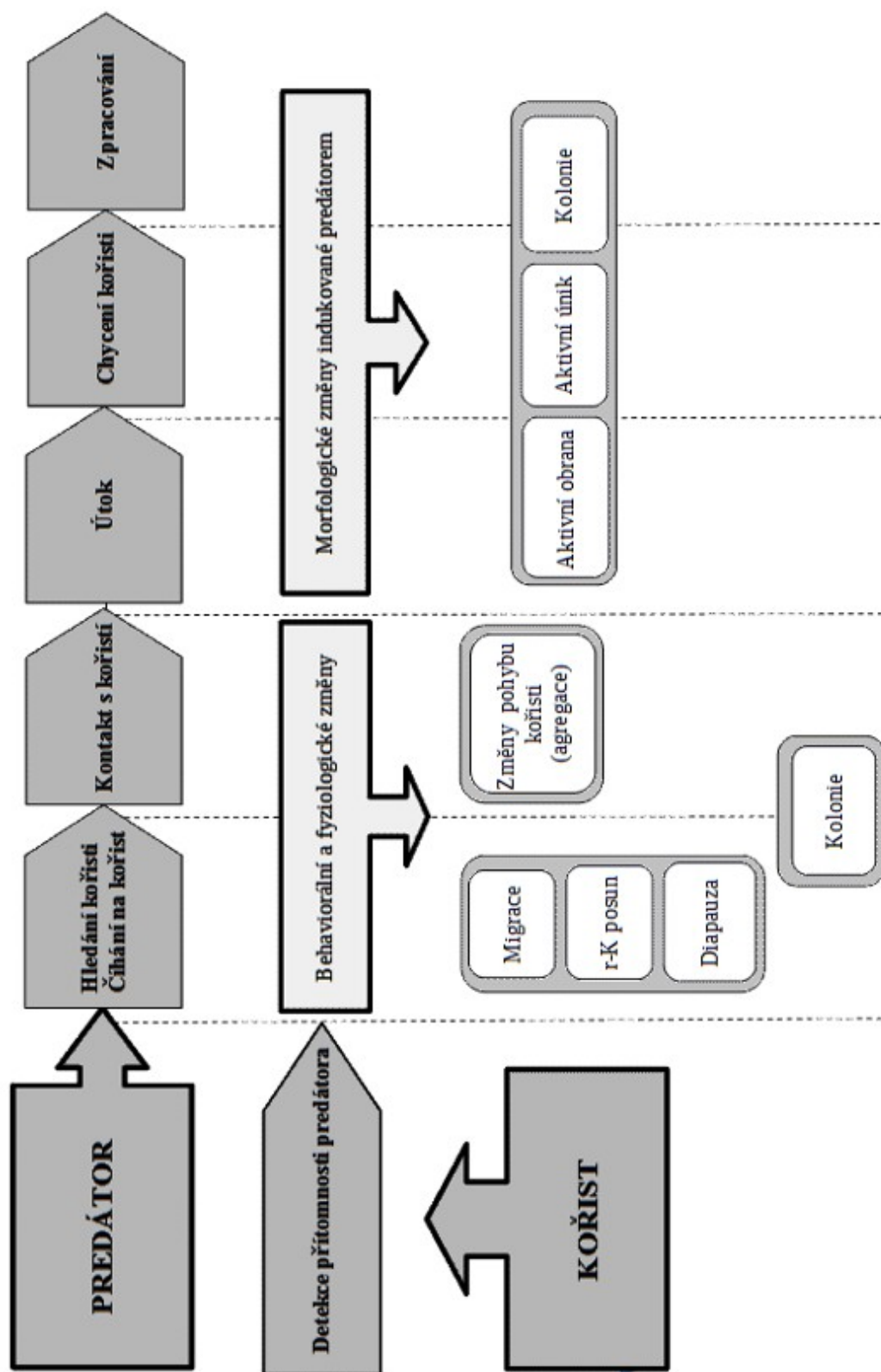
**Obr. 12** Schématický nákres perloočky *Daphnia longispina* s hlavovou přlbou (vlevo) a bez ní (vpravo).



**Obr. 13** Schématický nákres perloočky *Bosmina longirostris*.



**Obr. 14** Schématický nákres sinice *Microcystis aeruginosa*.



Obr. 15 Schématické znázornění predátorem indukovaných změn u vříčků.