



Fakulta zemědělská
a technologická
Faculty of Agriculture
and Technology

Jihočeská univerzita
v Českých Budějovicích
University of South Bohemia
in České Budějovice

**JIHOČESKÁ UNIVERZITA V ČESKÝCH BUDĚJOVICÍCH
FAKULTA ZEMĚDĚLSKÁ A TECHNOLOGICKÁ**

Katedra biologických disciplín

DISERTAČNÍ PRÁCE

Vybrané aspekty biologie invazního druhu *Pectinatella magnifica*

Autorka práce: Ing. Eva Ježková

Vedoucí práce: doc. RNDr. Irena Šetlíková, Ph.D.
doc. RNDr. Ing. Josef Rajchard, Ph.D.†

České Budějovice
2023

Prohlášení

Prohlašuji, že jsem autorem této kvalifikační práce a že jsem ji vypracovala pouze s použitím pramenů a literatury uvedených v seznamu použitých zdrojů.

V Českých Budějovicích dne 5. 5. 2023

.....

Podpis

Abstrakt

Bochnatka americká (*Pectinatella magnifica*) je invazní organismus, který se do Evropy dostal lodní přepravou ze Severní Ameriky a představuje mnohá potencionální rizika pro naše původní druhy a vodní technická zařízení. Jedná se o druh sladkovodní mechovky tvořící kolonie, které mohou dosáhnout značných velikostí. Povrch gelovité matrix tvoří jedinci zvaní zooidi, kteří jsou schopni pohlavního i nepohlavního rozmnožování a díky tomu mají velký konkurenční potenciál. Nepohlavní dormantní stádia, tzv. statoblasty, mají mimořádnou odolnost vůči podmínkám prostředí a díky svým vlastnostem jsou schopné šíření na velké vzdálenosti. Tato práce si kladla za cíl identifikovat a popsat vybrané aspekty života tohoto organismu, zejména strategii šíření a rozmnožování. Toho bylo docíleno jak pozorováním ve volné přírodě, tak kultivačními experimenty. Podařilo se úspěšně přenést kolonie bochnatky americké z jejich přirozeného prostředí do speciálně konstruovaného akvarijního systému v laboratoři. Při experimentální kultivaci se z 80 % statoblastů během pěti až osmi dnů v závislosti na teplotě vody vylíhli zooidi, kteří žili po dobu osm týdnů, a byly u nich pozorovány další životní projevy. Získaná foto – a videodokumentace zachycuje detaily sexuálního rozmnožování tohoto druhu a potvrzuje, že k němu v našich vodách dochází. V přírodních podmínkách se jeví jako nejvhodnější prostředí pro tento druh často mezotrofní zaplavené pískovny a rybníky s ochranným statutem, rybníky pro rekreační využití a rybníky s nízkou intenzitou rybářského využití (bez tvorby masivních vodních květů sinic, kolísání kyslíkového režimu atd.). Nebylo jednoznačně prokázáno, že by bochnatka americká představovala pro naše druhy mechovek významné kompetiční nebezpečí.

Klíčová slova: *Pectinatella magnifica*, invazní organismus, statoblast, rozmnožování, laboratorní kultivace

SUMMARY

Pectinatella magnifica is an invasive organism transferred to Czech republic from the USA with the international boat transport. Here it poses a lot of potential threats to our native species, as well as to submerged technical constructions. It is a species of freshwater Bryozoan that is able to create colonies of considerable sizes. On the surface of a gelatinous matrix there are small living individuals called the zooids. These can reproduce both sexually and asexually, which gives them a huge competitive potential. The dormant asexual spores, e.g. statoblasts, are extremely resistant towards various natural conditions and have characteristics enabling them to spread to substantial distances.

This thesis aimed to identify and describe several life aspects of *Pectinatella magnifica*, especially reproduction and spreading strategy. I monitored the organism in the nature, as well as in a number of laboratory experiments. I was able to successfully transfer the colonies of *Pectinatella* from the ponds into a special aquarium system. Under the laboratory conditions, 80 % of statoblasts germinated within five to eight days, depending on the water temperature. Then the zooids emerged and survived for around eight weeks, enabling me to observe different development and behaviour. Obtained photo and videodocumentation shows details of a sexual reproduction of zooids, proving that it occurs even in our environment.

The most preferred natural conditions seem to be the flooded mesotrophic sand quarries and protected and recreational ponds with a low fishing stock (without a massive algae presence, fluctuating oxygen levels, etc.) The results do not suggest that *Pectinatella magnifica* is currently a significant competitor to our native Bryozoan species.

Key words: *Pectinatella magnifica*, invasive organism, statoblast, reproduction, laboratory cultivation

Poděkování

Zvláštní poděkování patří **doc. RNDr. Ing. Josefu Rajchardovi, Ph.D.**, za pomoc a rady, které mi poskytoval nejen jako vedoucí, v průběhu bakalářského, magisterského i doktorského studia. Děkuji za všechno.

Ráda bych též poděkovala mé současné vedoucí disertační práce, **doc. RNDr. Ireně Šetlíkové, Ph.D.**, za pomocnou ruku, kterou mi nabídla v době, kdy to bylo nejvíce potřeba a zhostila se úkolu nejtěžšího, a to spolupráce až ve fázi kompletace a finalizace disertační práce.

Dále bych ráda poděkovala kolegům z International Bryozoology Association, a to jmenovitě: **doc. RNDr. Kamil Zágoršek, Ph.D.**, **Mag. Dr. Thomas Schwaha, Privatdoz.**, **Timothy Wood, Ph.D.** za konzultace a cenné rady, které mi vždy poskytli.

Děkuji všem spoluautorům publikací uvedených v příloze této práce.

Má rodina a blízcí si zaslouží velký dík za nekončící pochopení a podporu.

Za technické zázemí pro výzkum děkuji jak Zemědělské a technologické fakultě, tak Fakultě rybářství a ochrany vod Jihočeské univerzity v Českých Budějovicích. Další poděkování patří personálu akreditované laboratoře ENKI o. p. s.

Finanční podpora

Tato práce vznikla za podpory projektů: GAČR P503/12/0337 a GA JU 081/2016/Z.

Obsah

Předmluva	7
1. Cíle práce	9
2. Popis druhu	10
2.1 Taxonomické zařazení druhu	10
2.2 Morfologie a anatomie druhu	11
3. Rozmnožování	18
3.1 Nepohlavní rozmnožování	18
3.2 Kultivace mechovek <i>in situ</i>	29
3.3 Kultivace mechovek <i>ex situ</i>	29
3.4 Pohlavní rozmnožování	37
4. Nároky druhu na abiotické faktory prostředí	44
5. Výskyt, způsob a historie šíření	47
5.1 Invaze nepůvodních organismů a <i>Pectinatella magnifica</i>	47
5.2 Způsob šíření	50
5.3 Šíření druhu mimo areál přirozeného rozšíření	52
5.4 Historie šíření na území České republiky	53
6. Mezidruhové vztahy	58
6.1 Chemické složení a biologicky aktivní látky	58
6.2 Interakce s jinými organismy	59
6.3 Predace	60
6.4 Interakce s jinými druhy mechovek	63
7. Závěr	67
Použitá literatura	69
Přílohy	85

Předmluva

Předkládaná disertační práce se opírá o výsledky získané v rámci dvou projektů, na nichž jsem se během doktorského studia podílela. Jednalo se o aktivity realizované na rybnících v oblasti Třeboňska, které tematicky odpovídaly zaměření mé disertační práce. Prvním projektem, do kterého jsem byla zapojena jako technický pracovník (technické práce a podíl na hodnocení výsledků), byl projekt GAČR P503/12/0337 „Invasní mechovka *Pectinatella magnifica* v České republice: její biologie a sekundární metabolity“, řešený v letech 2012–2016. Projekt se zabýval jak ekologií invazního organismu, tak jeho potenciálním farmakologickým využitím. Protože se předpokládalo šíření na další vodní zdroje, hlavním cílem tohoto projektu bylo na základě chemické analýzy zhodnotit zdravotní riziko kontaminace vodních zdrojů tímto organismem. Chemická analýza byla zaměřena na stanovení obsahových látek, především cytotoxických, dosud známých v mořských příbuzných. Součástí práce byla mikrobiologická analýza, zaměřená na endomikroflóru jako potencionálního producenta biologicky aktivních látek. Druhým projektem, kterým jsem se stala součástí, byl GA JU 081/2016/Z: „Funkce vody v kulturní krajině v období klimatické změny“, řešený v letech 2016–2018.

Na tvorbě publikací jsem se podílela většinou jak sběrem, tak vyhodnocením dat. Pozorování a pokusy probíhaly mimo jiné ve vegetačních sezonách let 2014–2017. Práce je sepsána jako literární rešerše, do které jsou zakomponovány moje četná pozorování či výsledky pokusů. Tyto moje příspěvky či příspěvky autorských kolektivů, jejichž jsem byla součástí, jsou graficky odlišeny barevným pozadím. Metodiky mých příspěvků, které byly opublikovány (Ježková et al., 2018 a Musil et al., 2018), jsou zkráceny, neboť plné verze těchto článků jsou v přílohách této práce. Obsahově se tato práce týká především (1) **podrobného sledování životního cyklu *Pectinatella magnifica***, a to jmenovitě studia zralosti statoblastů, sčítání statoblastů v rosetách, lokalizace statoblastů v nádrži (kap. 3.1 nepohlavní rozmnožování), experimentální kultivace kolonií *Pectinatella magnifica* ze statoblastů, experimentální přenesení kolonií *Pectinatella magnifica* z přirozeného prostředí a jejich kultivace v přítomnosti ryb (kap. 3.3 kultivace mechovek *ex situ*) a v neposlední řadě pozorování a pokusy s larvami (kap. 3.4 pohlavní rozmnožování) a (2) **podmínek prostředí a výskytu druhu *Pectinatella magnifica***, konkrétně byl po celou dobu průběžně mapován výskyt kolonií (kap. 5.4 historie šíření na území České republiky) i statoblastů (kap. 3.1 pohlavní rozmnožování) druhu na Třeboňsku, probíhalo

zkoumání vztahu mezi výskytem této invazní mechovky a parametry vodního prostředí v biosférické rezervaci Třeboňsko (kap. 4 nároky druhu na abiotické faktory prostředí).

Tato práce má ambice shrnout mnohaleté úsilí kolektivu kolem doc. RNDr. Ing. Josefa Rajcharda, Ph.D. Jeho tým, jehož členem jsem měla čest být součástí, se sledováním *Pectinatella magnifica* začal zabývat poté, co byly nově kolonie této mechovky nalezeny v roce 2003 (Šetlíková et al., 2005) v písčově Cep na Třeboňsku. Od té doby se *Pectinatella magnifica* v rámci (nejen) oblasti Třeboňska začala nekontrolovaně šířit na další lokality a její výskyt byl proto jihočeským týmem monitorován. Cílem společného výzkumu bylo zmapování výskytu a potenciálu dalšího šíření *Pectinatella magnifica*, spolu s vytypováním charakteristik vodního prostředí podmiňujících její výskyt. Tématem *Pectinatella magnifica* se zabývali studenti všech stupňů studia Jihočeské univerzity v Českých Budějovicích ve svých kvalifikačních pracích (Tab. 1).

Tabulka 1: Seznam kvalifikačních prací JU v ČB s tematikou *Pectinatella magnifica*

Název práce	Rok	Typ práce	Autor
Šíření mechovky <i>Pectinatella magnifica</i> v oblasti Třeboňska	2011	diplomová	Lukešová
Reakce živých buněk (in vitro) na extrakt, získaný z matrix kolonie bochnatky americké (<i>Pectinatella magnifica</i>)	2014	bakalářská	Šusterová
Studium genetické diverzity kolonií <i>Pectinatella magnifica</i>	2015	diplomová	Moravcová
Formování planktonu a jeho produkční charakteristiky v eutrofních rybnících	2016	disertační	Musil
Šíření mechovky <i>Pectinatella magnifica</i> v závislosti na podmínkách vodního prostředí	2016	disertační	Šinko
Biologie a ekologie invazního druhu mechovky bochnatky americké (<i>Pectinatella magnifica</i>)	2016	bakalářská	Skuhrovec
Morfologie a anatomie mechovky <i>Pectinatella magnifica</i> v souvislosti s životními podmínkami a stadiem vývoje kolonie	2017	bakalářská	Petroušová
Dynamika růstu kolonií <i>Pectinatella magnifica</i>	2019	diplomová	Petroušová
Studium genetické diverzity kolonií <i>Pectinatella magnifica</i> (Leidy, 1851)	2023	disertační	Moravcová

1. Cíle práce

Cílem této práce bylo zkoumat vybrané aspekty biologie invazního druhu *Pectinatella magnifica*. Práce se zaměřuje především na strategii reprodukce a šíření tohoto druhu a zabývá se rovněž kultivací *ex situ*. Pozorování v přirozeném prostředí stejně jako úspěšná kultivace v laboratorních podmínkách jsou nezbytným zdrojem informací o biologii tohoto druhu, o abiotických a biotických vlivech, které ovlivňují jeho životní cyklus, o kompetici a jejích ekologických aspektech (např. které původní druhy jsou ohroženy). Tyto poznatky přispějí k vytvoření představy o tom, jak by se celý vodní ekosystém s výskytem tohoto druhu mohl posunout nebo rozvíjet.

Práce má strukturu literárního přehledu doplněného komentáři, které vznikly na základě výsledků mých pokusů a pozorování zaměřených na:

1. Vytvoření klasifikační stupnice zralosti statoblastů;
2. Mapování rozšíření druhu *Pectinatella magnifica* a jiných druhů mechovek pomocí terénního šetření výskytu statoblastů na Třeboňsku;
3. Kultivace kolonií *Pectinatella magnifica* ze statoblastů;
4. Přenesení kolonií *Pectinatella magnifica* z přirozeného prostředí a jejich kultivace v přítomnosti ryb;
5. Prokázání pohlavního rozmnožování nálezem larev druhu *Pectinatella magnifica* v České republice;
6. Vymezení abiotických a biotických podmínek druhu *Pectinatella magnifica*;
7. Nalezení možnosti šíření druhu *Pectinatella magnifica* pomocí zoochorie na území České republiky;
8. Průběžné monitorování lokalit výskytu na Třeboňsku 2014–2017 a aktualizace stavu v roce 2022;
9. Nalezení predátorů druhu *Pectinatella magnifica*;
10. Početnost statoblastů *Pectinatella magnifica* a jiných druhů mechovek
11. Pozorování obsazování habitatu druhem *Pectinatella magnifica*

2. Popis druhu

2.1 Taxonomické zařazení druhu

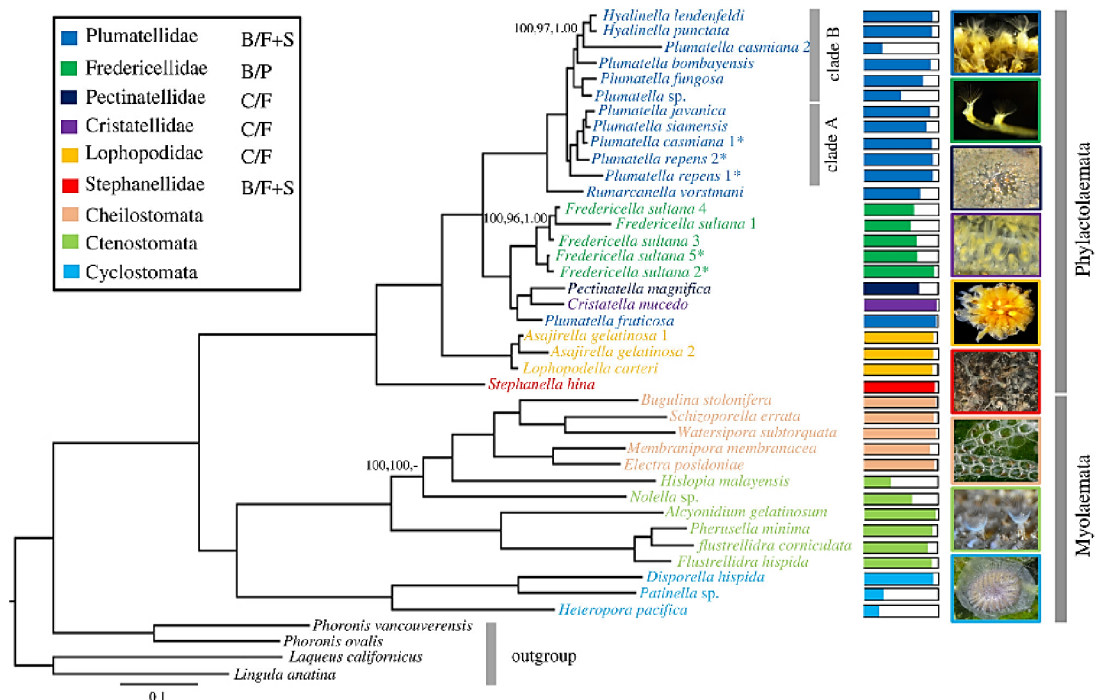
Bryozoa (synonymum Ectoprocta) je skupina koloniálních bezobratlých živočichů, celosvětově rozšířených, zahrnujících jak mořské, tak sladkovodní druhy. S počtem více než 6 000 recentních a 15 000 fosilních druhů představuje kmen Bryozoa poměrně velký a významný kmen koloniálních filtrátorů, z čehož je pouze méně než 100 druhů sladkovodních (Schwaha, 2020). Kmen Bryozoa se tradičně dělí na tři třídy: Stenolaemata (výhradně mořské druhy), Gymnolaemata (primárně mořské druhy, s několika sladkovodními zástupci) a Phylactolaemata (výhradně sladkovodní druhy) (Ryland, 2005). Monofylie těchto tří tříd byla podporována molekulárními studiemi, např. Fuchs et al. (2009), Waeschenbach et al. (2012) a Orr et al. (2022). Třída Phylactolaemata je uznávána jako nejstarší dochovaná větev a jako sesterská větev zbývajících mechovek (Wood, 1983). Třídy Stenolaemata a Gymnolaemata byly nedávno spojeny do jedné větve zvané Myolaemata na základě existujících molekulárních studií a morfologie měkkých tkání (Schwaha et al., 2020).

Taxonomické štěpení druhů mechovek a objev nových druhů přispěl k významnému navýšení počtu druhů třídy Phylactolaemata v průběhu nového tisíciletí, a to zejména díky výzkumu statoblastů za pomoci elektronového mikroskopu (Wood, 2002). Z cca 40 druhů této třídy známých v roce 1999 (Mukai, 1999) stoupl postupně počet známých druhů na současných přibližně 94 rozdělených do 24 rodů a 10 čeledí (Massard et Geimer, 2008b). *Pectinatella magnifica* (Leidy, 1851) se řadí do třídy Phylactolaemata, kde je seskupena většina sladkovodních mechovek (Wood et al., 1998). Kolonie těchto mechovek mají malou šanci na fosilizaci, proto o geologické historii a vývoji této skupiny živočichů je málo dostupných dat. Fylogenetické vztahy v rámci třídy Phylactolaemata byly dlouho kontroverzní kvůli omezeným rozlišitelným charakteristikám, které odrážejí evoluční vztahy. První fylogenomická analýza třídy Phylactolaemata pomocí transkriptomických dat kombinovaných s hustým taxonovým vzorkováním šesti čeledí (Plumatellidae, Fredericellidae, Pectinatellidae, Cristatellidae, Lophopodidae a Stephanellidae) uvádí až Saadi et al. (2022). Fylogenetické zařazení druhu *Pectinatella magnifica* do čeledi Pectinatellidae (Lacourt, 1968) je znázorněno na obr. 1.

Dostupné informace v odborných publikacích o mechovkách na našem území jsou staršího data a není jich příliš. V České republice bylo popsáno 10 druhů

sladkovodních mechovek (Hrabě, 1954). Mezi původní a zároveň nejběžnější druhy mechovek se řadí například *Plumatella fungosa* a *Plumatella repens* (Oprailová, 2006), mezi nepůvodní druh *Pectinatella magnifica*.

Pectinatella magnifica byla poprvé popsána roku 1851 v publikaci „Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia“. Nejdříve byla zařazena do rodu *Cristatella* a nazvána jako *Cristatella magnifica* (Leidy, 1851a). Sám autor ovšem ale velmi brzy zjistil, že se tento živočich od rodu *Cristatella* liší natolik, že pro něj následně v tomtéž roce vytvořil samostatný rod *Pectinatella* (Leidy, 1851b).



Obr. 1: Nejnovější fylogenetické rozdělení skupin a zařazení druhu *Pectinatella magnifica* (Saadi et al., 2022). Třída Phylactolaemata je uznávána jako nejstarší dochovaná větev. Čeleď Pectinatellidae je monotypická, stejně jako čeleď Cristatellidae a Stephanellidae. Čeleď Pectinatellidae spolu s čeledí Cristatellidae produkuje pouze typ floatoblastů s háčky, nazývané spinoblasty.

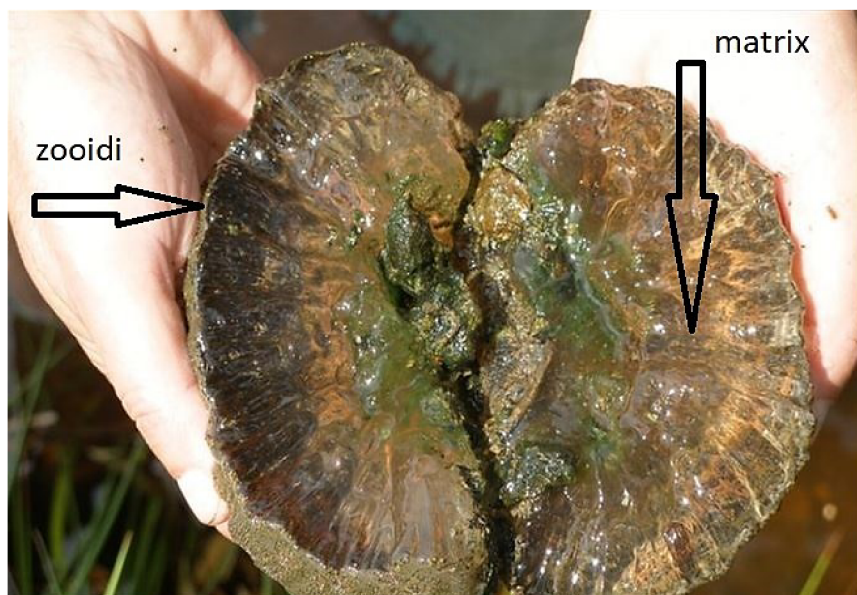
2.2 Morfologie a anatomie druhu

Pectinatella magnifica je invazní druh mechovky původem ze Severní Ameriky, který vytváří největší, tzv. „sdružené kolonie“ (Mukai, 1998; Schwaha et al., 2020), složené z velkého počtu individuálních kolonií (Carroget et al., 2005; Wöss, 2014). Sdružené kolonie (obr. 2) tak mohou dosahovat 2 - 2,5 m (Massard et Geimer, 2008a; Wang et al., 2017) a vážit až desítky kilogramů (Vuorio et al., 2018). Nejhmotnější kolonie (70 kg) byla zaznamenána v České republice (Balounová et al., 2011).



Obr. 2: Sdružené kolonie *Pectinatella magnifica* – celková délka kolonií měřila 177 cm (Nový Lipnický rybník, 19.8.2015)

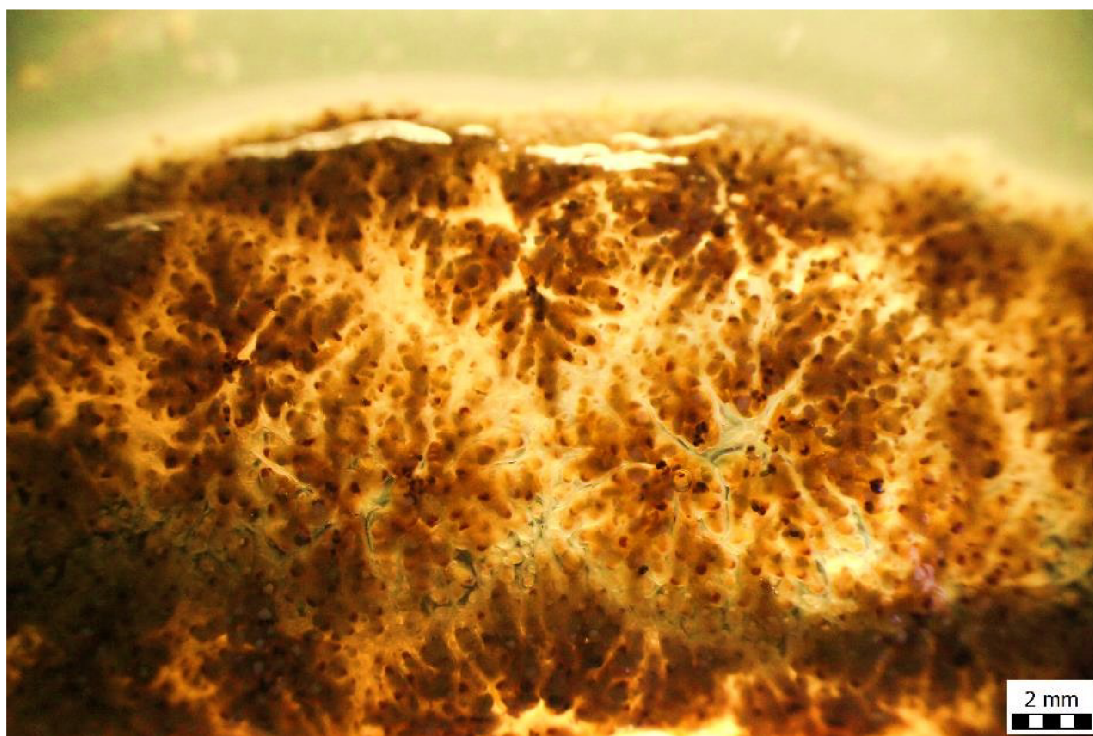
Kolonie jsou rosolovité a netubulární. Mladé kolonie jsou globulární, ale rozrůstají se do všech směrů a vytváří nepravidelnou, plochou vrstvu. Další růst je doprovázen vytvářením pevné, čiré rosolovité hmoty tzv. matrix (obr. 3) vylučované vrstvou zooidů, kteří žijí jen na jejím povrchu (Wood et Okamura, 2005). Matrix obsahuje minimálně 98 % vody. Jednotlivé schránky zooidů (=zoecia) se vzájemně propojují a vytvářejí kolonie (=zoaria) (Salmonová et al., 2019; Afanasyev et Lietytska, 2021). Kolonie vytvářejí jedinci (=zooidi) o velikosti 1-2 mm (Itonori et Sugita, 2005) jejichž tělní dutiny jsou vzájemně propojeny (Wood, 1989). Kolonie může tvořit více než dva miliony zooidů (Szekeres et al., 2013; Zorić et al., 2015).



Obr. 3: Kolonie jsou tvořeny tzv. matrix, čiré rosolovité hmoty vylučované vrstvou zooidů, kteří žijí jen na povrchu kolonie (foto: Rajchard, 2014, upraveno Ježková)

Zooidi jsou uspořádáni do růžicových útvarů (=roset) (obr. 4), kterými je povrch kolonie rozdělen (Wood et Okamura, 2005). Roseta vzniká z jednoho jedince, dále se množí pučením. V morfologii roset kolonií existuje variabilita ve velikosti, tvaru a hustotě (Petroušová, 2017). Fyzikální parametry vody (pH, obsah O₂, vodivost

a teplota) mají malý vliv na variabilitu růstu rozet (dohromady vysvětlovaly 30 %). Rychlost růstu rozet se v čase mění. Se stoupající hmotností kolonie se zvětšuje obvod rozet (Petroušová, 2019).



Obr. 4: Růžicovité útvary (tzv. rosety) rozdělující povrch kolonie *Pectinatella magnifica* (Staňkovský rybník, 22.6.2017)

Základním členem sdružené kolonie je zooid. V koloniích třídy Phylactolaemata jsou jedinci stejní, tedy monomorfní (Brusca et al., 2016). Zooid je tvořen tělní stěnou (=cystid), skládající se z kulikulární ektocysty, která je často chitinizována, a buněčné endocysty zahrnující epidermis, peritoneum a přidružené svalstvo a také periferní nervový systém. Zooid tvoří dále polypid s lophophorem (=nosič chapadélek) a vlastní tělo s vnitřními orgány (Wood, 2001; Schwaha et al., 2020). Podkovovité, bíle zbarvené lophophory jsou struktury sloužící pro shromažďování potravy (Ruppert et al., 2004). Lophophory se skládají ze dvou ramen nesoucích 40-50 ciliátních chapadélek (=tentacle). Mezi proximální částí chapadélek je intertentakulární membrána. Membrána chapadélek je tvořena drobnými vlákny podélné a kruhové svaloviny (Gawin et al. 2017). Každé chapadélko má tři ciliátní výběžky: dva postranní a jeden frontální s hustě rozmístěnými pohyblivými řasinkami (Starunova et al., 2021). Chapadélka vytváří proud vody, čímž je potrava přiháněna k ústům (obr. 5), která jsou u tohoto druhu charakteristická svou červenou pigmentací (Wood et Okamura, 2005; Kang et An, 2015). K ústům je přilehlý malý silně obrvený lalok (=epistom), s výraznou svalovinou, který slouží při výběru velikosti potravy a ovlivňování směru

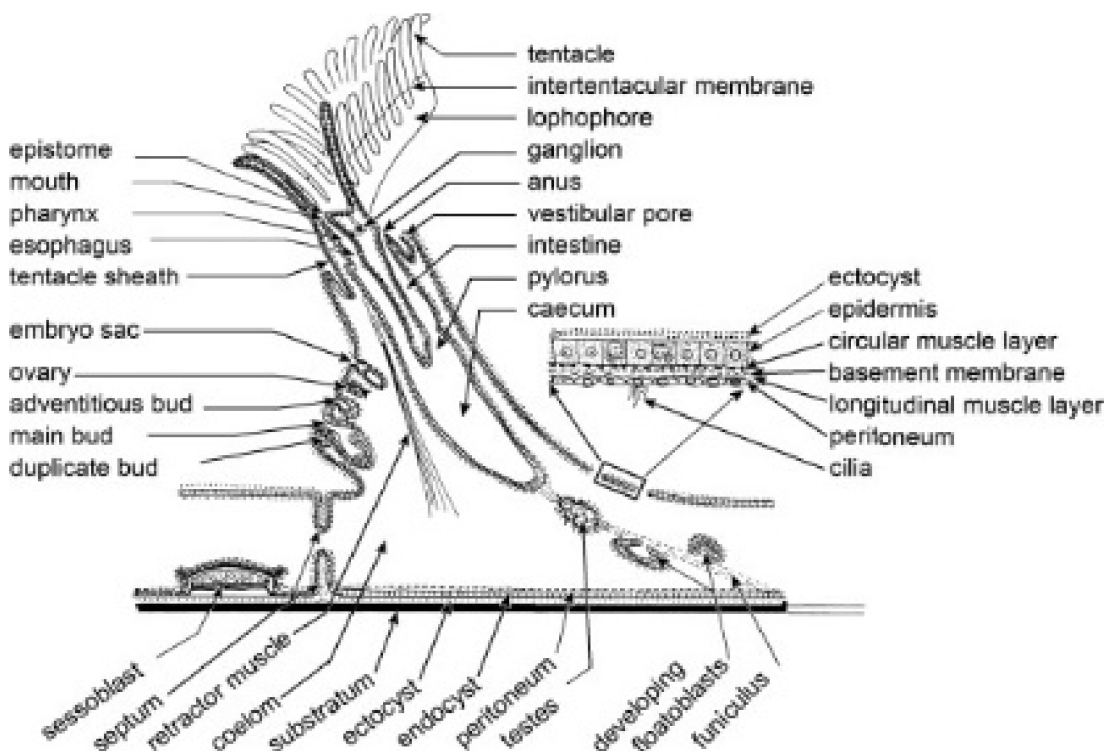
vodního proudu (Wood, 2001). U rodu *Pectinatella* prochází coelomovou dutinou. Trávicí trakt se dále skládá z hltanu, jícnu, žaludku, a to česla, slepého střeva a vrátníku. Trávicí trubice má tvar písmene „U“ s análním otvorem ústícím mimo věnec chapadélek (Schwaha et al., 2020). Celý trávicí trakt je tvořen výhradně kruhovou svalovinou a funikulus je zásobován hladkou podélnou svalovinou. Funikulus je peritoneální provazec spojující proximální konec střeva s tělní stěnou. Schématický řez zooidem je zobrazen na obr. 6.



Obr. 5 Červeně pigmentovaná ústa zooida jsou charakteristickým znakem druhu *Pectinatella magnifica*

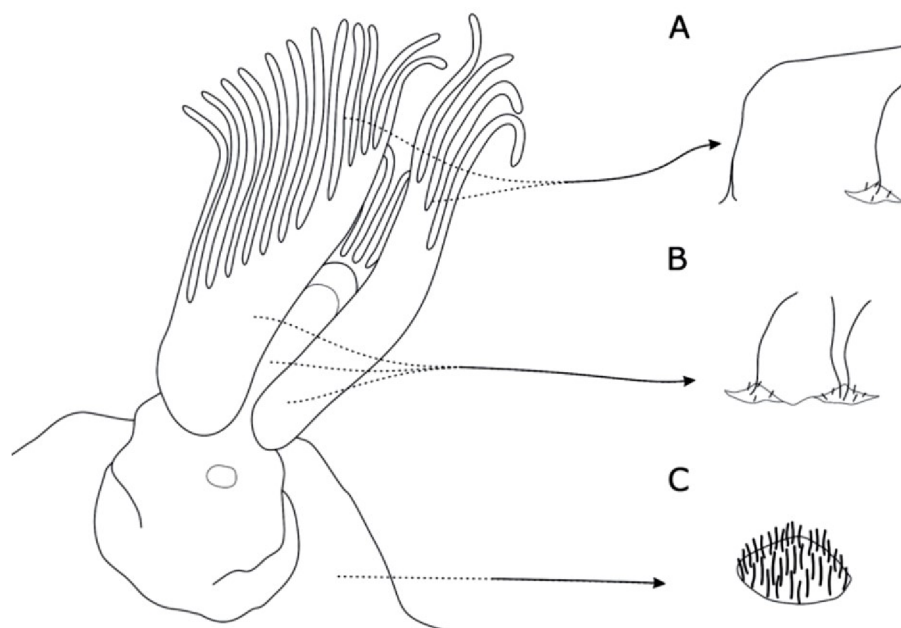
Tělní stěna je tvořena dvěma nebo třemi vrstvami svaloviny. Třetí vrstva svaloviny tělní stěny byla zaznamenána na různých místech těla zooidu, od oblasti kolem ústního otvoru až po bazální stěnu, ale nebyla identifikována žádná pravidelnost v přítomnosti této vrstvy (Gawin et al., 2017). U třídy Phylactolaemata jsou zřetelné svalové snopce, na podráždění reagují polypidi zatažením pomocí retraktorů. Nervová soustava se skládá z jednoho ganglia a paprscitých nervů. Smyslové orgány jsou pouze mechanoreceptory a chemoreceptory (Schwaha et Wanninger, 2012 a 2015). Na lophophorech byly zjištěny tři typy smyslových struktur (obr. 7). Na laterofrontálních plochách chapadélek byly nalezeny dvě řady pravděpodobně nepohyblivých řasinek, přičemž tento typ řasinek je u mechovek běžný. Na abfrontálním povrchu chapadélek a na vnějším i vnitřním povrchu lophophorových

ramen byly zjištěny jedna až dvě smyslové řasinky s bází obklopenou drobnými záhyby, které lze interpretovat jako mikroklky. U obou těchto typů smyslových struktur je předpokládána mechanosenzorická funkce jako u jiných mechovek. Smyslové struktury třetího typu jsou mikroklkální "knoflíky" umístěné na povrchu těla kolonie. Ty byly u mechovek popsány poprvé. Diskutována je jejich možná fotosenzorická funkce (Starunova et al., 2021).



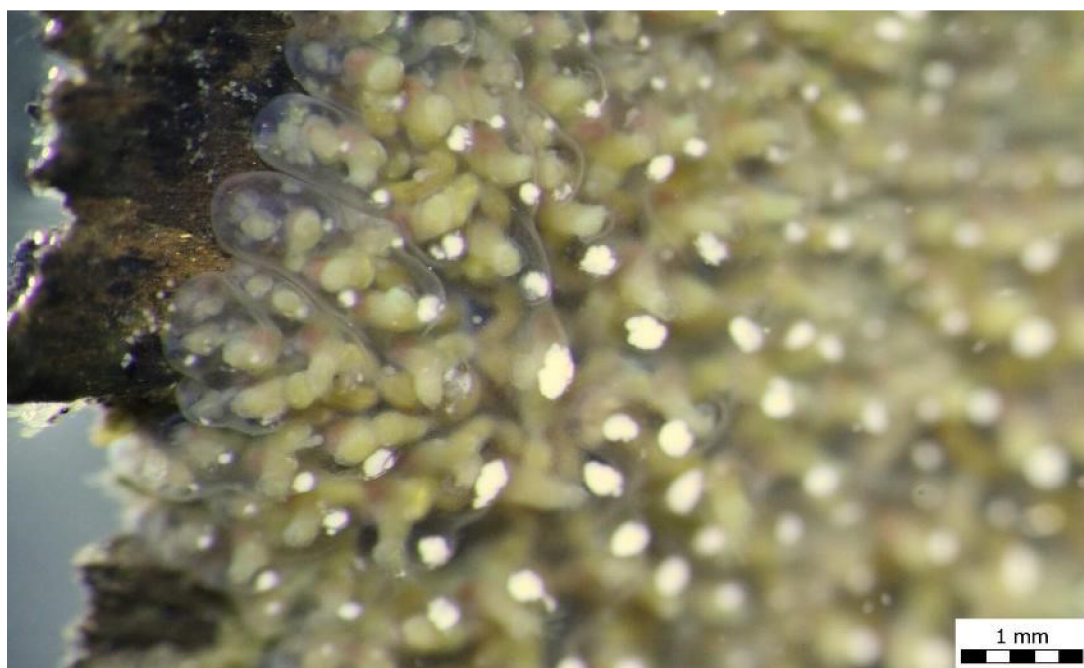
Obr. 6: Schématický podélný řez zooidem – třída Phylactolaemata (dle Mukai, 1982)

Synapomorfie (sdílené znaky) mezi druhy *Pectinatella magnifica* a *Cristatella mucedo* byla identifikována například u rozšíření retraktorů u lophophorových ramen a příčně pruhovaných svalů chapadélek (Gawin et al., 2017).



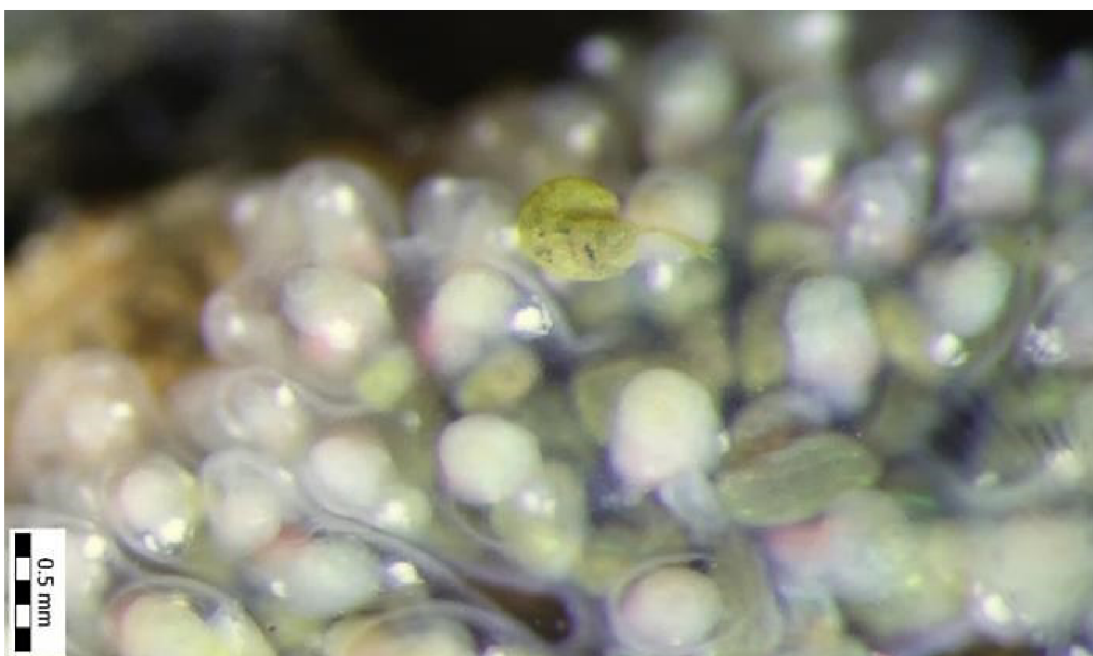
Obr. 7: Schematické znázornění tří typů sensorických struktur druhu *Pectinatella magnifica*. A – první typ na laterofrontální straně chapadel (zleva) a druhý typ na abfrontální straně chapadélek (zprava); B – druhý typ na lophophoru; C – třetí typ na povrchu kolonie (Starunova et al., 2021)

Dalším charakteristickým znakem jsou tzv. „white spots“ (obr. 8). Jedná se o komplex žláznatých buněk, které byly zjištěny pouze u druhů *Pectinatella magnifica* a *Lophopodella carteri*. Tato místa byla lokalizována na konci lophophorových ramen a na anální straně duplikatury (prstencové vyboulení tělní stěny). Ačkoliv přesná funkce těchto orgánů není známa, lze se domnívat, že pomáhají chránit exponovaný lophophor (Gruhl, 2013; Kang et An, 2015). Dýchání se děje celým povrchem těla (Schwaha et Wanninger, 2012 a 2015).



Obr. 8: White spots je komplex žláznatých buněk, jeden z charakteristických znaků druhu *Pectinatella magnifica*

Pectinatella magnifica patří, stejně jako další sladkovodní mechovky, mezi filtrátory. Sladkovodní mechovky se živí bakteriemi, řasami, sinicemi, prvoky a malými členovci (Wood, 2001). Z analýzy obsahů střev a hnědých tělísek (obr. 9), což jsou zbytky nestrávené potravy obaleny hlenem a vyloučeny jako peletky ven z těla (Smrž, 2013), vyplývá, že potravou mechovek je převážně nanoplankton (Wood et Okamura, 2005). Jako možná potrava může dále sloužit detrit (Wood, *pers. comm.* 2017a), vířníci, obrněnky, malé hlístice (Callaghan et Karlson, 2002). Williams ve své laboratorní studii (1921) předpokládal, že se *Pectinatella* živí zooplanktonem. Navzdory přítomnosti jednobuněčných řas v trávicím traktu zaznamenal vyhladovění kolonií v době cca 3-4 dny po přichycení kolonie k substrátu.



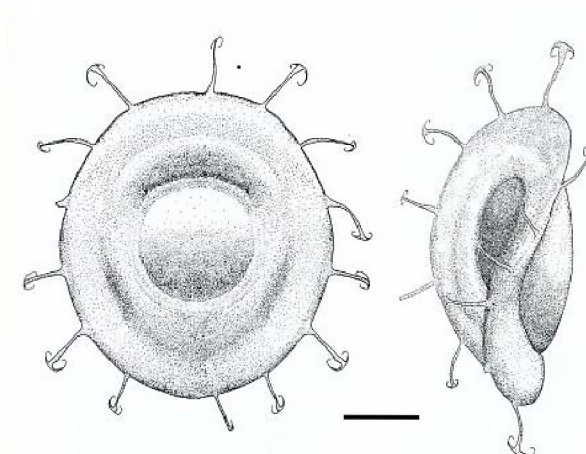
Obr. 9: Vyloučené hnědé tělísko (depozice metabolitů) ze střeva ven v detailu

3. Rozmnožování

Životní cyklus mechovek zahrnuje jak pohlavní, tak nepohlavní rozmnožování.

3.1 Nepohlavní rozmnožování

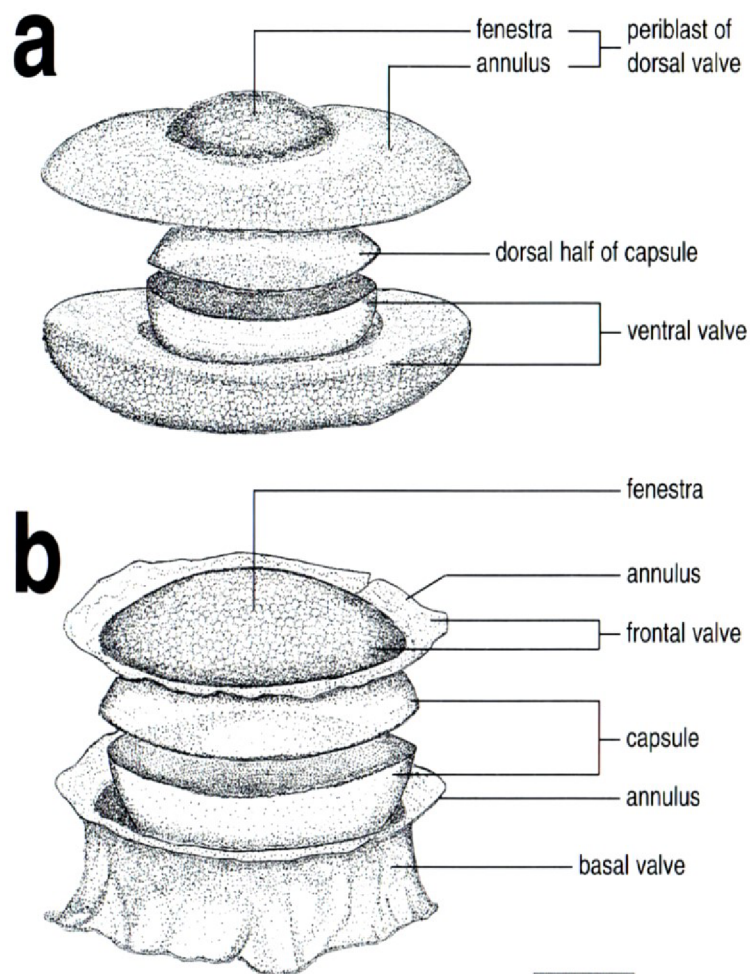
Nepohlavní rozmnožování mechovek z třídy Phylactolaemata probíhá pomocí statoblastů (zapouzdřené spící pupeny, které jsou opatřené nápadnými kotvicovitými háčky), dormantních stádií (Opravilová, 2006), pomocí nichž se přichytávají k substrátu (Wang et al., 2017). Statoblasty druhu *Pectinatella magnifica* jsou cirkulární, lehce ohnutá tělíska o průměru přibližně 1 mm (Lacourt, 1968). Statoblasty, jejichž české ekvivalenty jsou „hibernakula“ (Kafka, 1886), „zimní pupeny“ (Hejsková, 1950; Hrabě, 1954), či „klidová resistantní stadia“ (Smrž, 2013), jsou velmi odolné útvary, které mohou vydržet jak vysušení, tak zmrazení (Wood et Okamura, 2005). Statoblasty tohoto druhu vykazují vysokou odolnost vůči mořské vodě. Naopak zahřívání nad 40 °C postupně zpomaluje vývoj a při 55 °C jsou statoblasty zabity (Brooks, 1929).



Obr. 10: Volný statoblast s háčky druhu *Pectinatella magnifica*: dorsální a laterální pohled (Wood et Okamura, 2005)

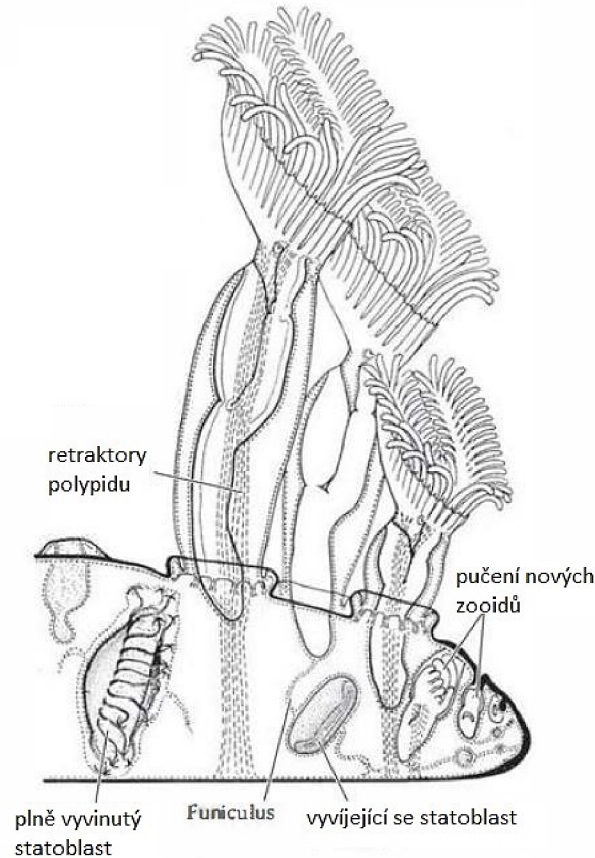
Existují dva typy statoblastů. Volné statoblasty (obr. 10) mají plynem naplněné komůrky v prstenci (=annulus), které se vznášejí ve vodě, mohou být rozptýleny větrem a vodními proudy a bývají proto označovány jako floatoblasty. Nicméně některé volné statoblasty postrádají komůrky naplněné plynem a po uvolnění klesají ke dnu nádrže. Speciálním typem floatoblastů jsou tzv. leptoblasty, které postrádají vnitřní pouzdro (=capsule) a neprocházejí dormantní fází. Místo vnitřního pouzdra leptoblasty obsahují plně vytvořený zooid ohraničený pouze periblastem. Leptoblasty jsou jedinečné pro druh *Phumatella casmiana*. Druhý typ statoblastů, přisedlé statoblasty, se z kolonií

naopak neuvolňují, místo toho se připevňují k substrátu a bývají označovány jako sessoblasty. Mnoho druhů mechovek vytváří oba typy statoblastů (obr. 11). Čeleď Stephanellidae a čeleď Plumatellidae jsou jediné z třídy Phylactolaemata, které produkují přisedlé sessoblasty (Mukai, 1990). Jemné detaily morfologie statoblastů jsou jedinečné a konzistentní v rámci druhu a velká část taxonomie sladkovodních mechovek je determinována na znacích statoblastů, protože morfologie kolonií je často velmi variabilní (Wood et Okamura, 2005).



Obr. 11: Sklerotizované části statoblastů třídy Phylactolaemata v rozloženém pohledu (Wood et Okamura, 2005). (a) volný statoblast, jinak také floatoblast. Floatoblasty jsou statoblasty, které se vznášejí ve vodě. Tento typ statoblastů může být vypuzen aktivně z těla zooida, nebo se uvolňuje po odumření a rozpadu kolonie. Statoblast se dělí na dvě části, a to dorsální a ventrální periblast. Periblast je tvořen dvěma částmi, jimiž jsou fenestra (=střed statoblastu) a annulus (=prstenec s plynovými komůrkami). (b) Přisedlý statoblast, jinak také sessoblast. Sessoblasty se z kolonií neuvolňují, místo toho se připevňují k substrátu

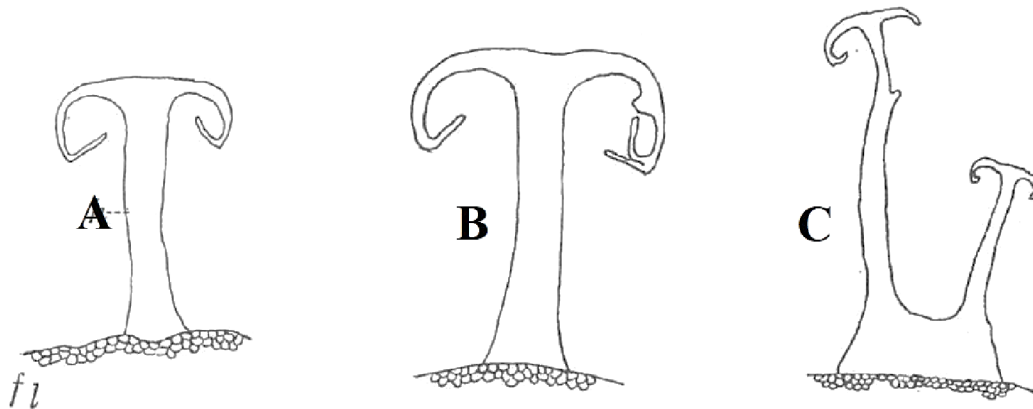
Vývoj statoblastů probíhá ve funikulu (obr. 12). V sexuálních zooidech je funikulární provazec často spojován s gonádami, které poskytují výživu pro gametogenezi (Mukai et al., 1997).



Obr. 12: Vytváření statoblastů třídy *Phylactolaemata* ve funikulu (Brusca, 2016, upraveno)

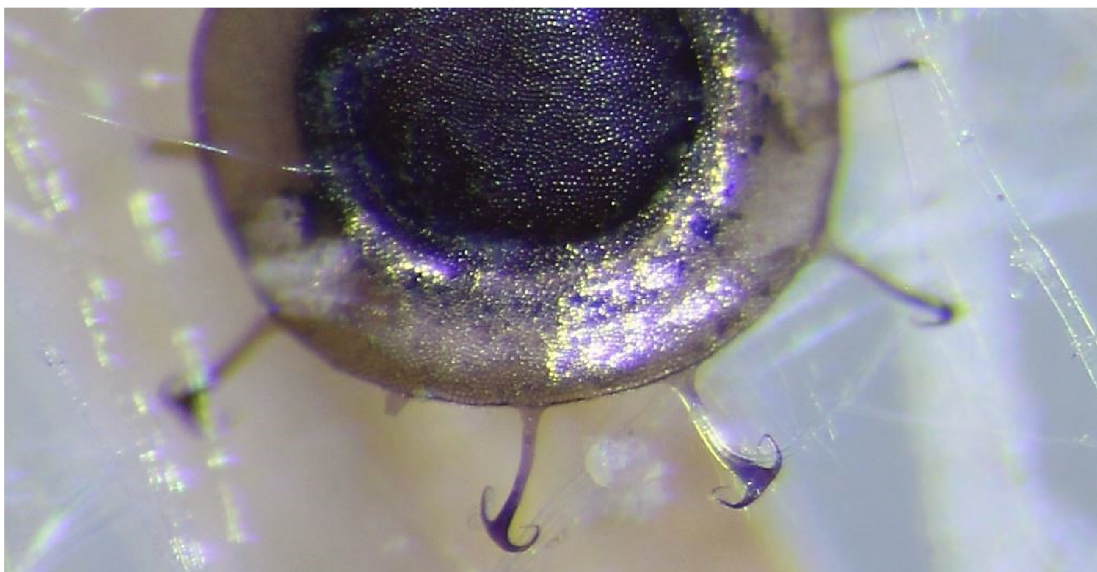
Když jsou statoblasty uvolněny z kolonie, jsou pokryty vrstvou gelu složenou z mnoha vláken zabraňující přilnutí k rodičovské kolonii (Brooks, 1929). Ta v krátké době mizí a statoblasty mohou vytvářet shluky, držící pohromadě díky háčkům, které poté plavou na vodní hladině (Massard et Geimer, 2002). Variabilitu háčků na statoblastech *Pectinatella magnifica* zkoumal blíže Davenport (1990). Z celkového počtu 827 statoblastů se počet háčků lišil od 11 do 21, v průměru jich však bylo na jednom statoblastu 13. Téměř stejný počet (11-22) háčků na statoblast uvedli dříve rovněž Brooks (1929), Brown (1933) a Knoz (1960). Zdá se, že existuje mírná korelace mezi počtem háčků a jejich šířkou, ačkoliv většina statoblastů má některé háčky úzké a některé široké. Čím větší je počet háčků na statoblastu, tím jsou užší a jsou více pohromadě. Existuje mnoho abnormalit háčků na statoblastech (obr. 13), nejběžnějším

typem je přítomnost malých extra „zubů“ na násadci a hrotech háčku. Druhým typem je částečné dělení háčku.



Obr. 13: Háčky statoblastů *Pectinatella magnifica*: A – normální háček statoblastu, B – první typ abnormality – extra „zub“ na háčku, C – druhý typ abnormality – zdvojení háčku (Brooks 1929, upraveno)

Počet háčků může ovlivnit i nízká teplota, která způsobuje produkci většího počtu menších háčků (Lacourt, 1968). Pomocí háčků na statoblastech (obr. 14) se *Pectinatella magnifica* také přichytává k podkladu (obr. 15). V podmínkách nádrží na Třeboňsku jsou to např. kořeny, potopené větve stromů jako je vrba, nebo vodní makrofyta jako např. rákos obecný (*Phragmites australis*) či orobinec (*Typha* spp.). Jako podklad mohou sloužit i kameny (Šetlíková et al., 2013). *Pectinatella* (kolonie o průměru 6 cm) byla nalezena i na schránce mlže z čeledi velevrubovití (Unionidae), konkrétně na 18 cm exempláři druhu *Anodonta grantis* (Curry et al., 1981).

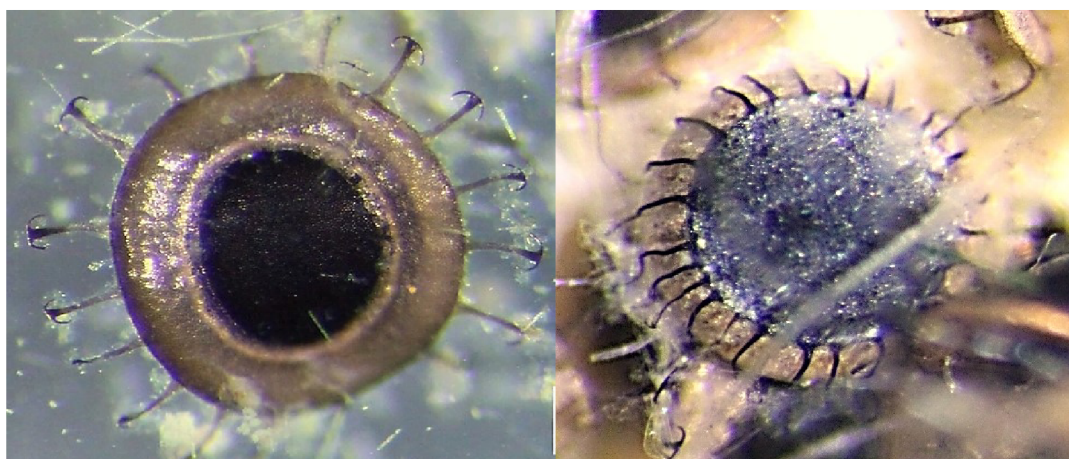


Obr. 14: Detail kotvicovitého háčku druhu *Pectinatella magnifica*, dorsální strana statoblastu. Pomocí háčků na statoblastech se *Pectinatella magnifica* přichytává k podkladu a může vytvářet shluky statoblastů. Některé háčky mohou mechanickým poškozením chybět.



Obr. 15: Pomocí háčků na statoblastech se *Pectinatella magnifica* přichytává k pokladu, což jsou v našich podmínkách např. kořeny, potopené větve stromů jako je vrba, nebo vodní makrofyta jako např. rákos či orobinec. Jako podklad mohou sloužit i kameny či pontony pro lodě a šlapadla na rekreačních vodních nádržích.

Statoblasty druhu *Pectinatella magnifica* připomínají statoblasty dalšího druhu sladkovodní mechovky *Cristatella mucedo*, háčky u *Pectinatella magnifica* ale vybíhají z okraje prstence, nikoliv z okraje okénka (obr. 16). K druhové determinaci sladkovodních mechovek dochází jak dle živých kolonií, tak statoblastů (s nutností využití snímkování elektronovým mikroskopem).



Obr. 16: Statoblast druhu *Pectinatella magnifica* (vlevo) a statoblast druhu *Cristatella mucedo* (vpravo). Háčky u druhu *Pectinatella* vybíhají z okraje prstence (annulus), u druhu *Cristatella* z okraje okénka (fenestra)

Potenciál šíření tohoto druhu naznačuje zjištění, že menší kolonie (3,5 cm v průměru) vypouští více než 1000 statoblastů a větší kolonie *Pectinatella magnifica* (povrch 850 cm²) vypouštějí přibližně 90 000 statoblastů (Brown, 1933). Počet statoblastů

na jednotku plochy nezávisí na velikosti zoárií. Pokud je povrch kolonie neporušený, počet statoblastů, včetně těch uvnitř zooidů, kolísá od 320 do 452 na 1 cm², v průměru 374 na 1 cm². To znamená, že průměrná kolonie zvládne v určitý čas vyprodukovat více než 300 000 statoblastů. Největší zkoumané zoárium mělo povrch asi 2600 cm² a jeho reprodukční potenciál v daný čas byl tedy cca milion statoblastů (Afanasyev et Lietytska, 2021). Jako pomůcka pro další výzkum strategie šíření *Pectinatella magnifica* byla vytvořena klasifikační stupnice zralosti statoblastů (komentář 1). Mapování rozšíření druhu *Pectinatella magnifica* a jiných druhů mechovek za pomoci terénního šetření výskytu statoblastů na Třeboňsku byla zkoumána v sezoně roku 2017 (komentář 2).

Komentář 1. Vytvoření klasifikační stupnice zralosti statoblastů

Cíl: Vytvoření stupnice zralosti statoblastů a podíl statoblastů v jednotlivých stádiích zralosti v rosetách

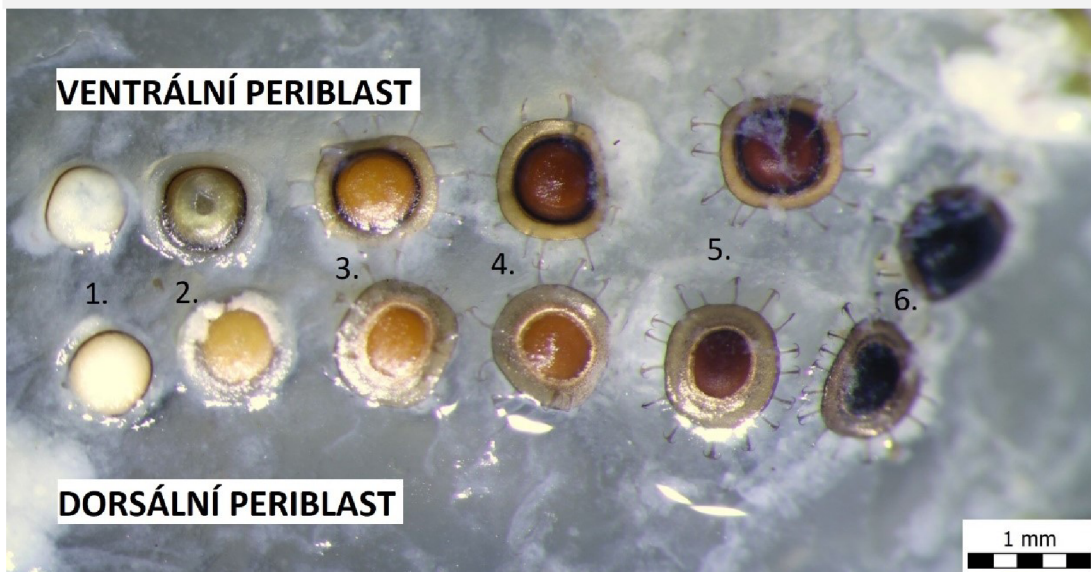
Metodika: V srpnu a začátkem září 2017 probíhal na sledovaných lokalitách odběr vzorků statoblastů a matrix kolonií *Pectinatella magnifica*. Po vytvoření klasifikační stupnice zralosti statoblastů (viz dále) byly jednotlivé zralostní kategorie statoblastů spočítány v 110 vzorcích roset z deseti kolonií pocházejících z rybníků Hejtman a Nový lipnický.

Výsledky: Podle velikosti, zbarvení a morfologie statoblastů bylo stanoveno šest stádií zralosti statoblastů druhu *Pectinatella magnifica* (obr. 17). Pět kategorií pro statoblastů „čerstvé“ a jedna (nejtmavší) jako statoblast staršího data. Háčky se vytváří až u 3. kategorie statoblastů.

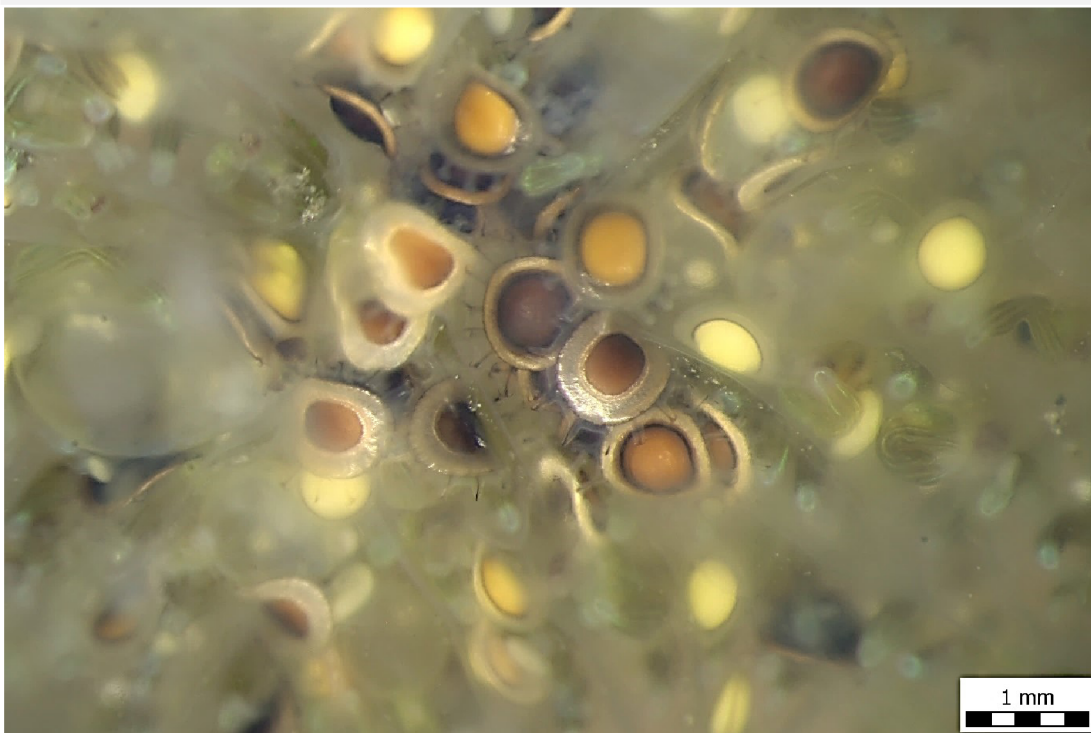
V koloniích byly přítomny statoblasty v různých stádiích zralosti (obr. 18). Z celkového množství nalezených statoblastů (n=1946) bylo nejvíce v první (31,35 %) a druhé kategorii zralosti (27,18 %) a naopak nejméně (9,61 %) ve 4. kategorii zralosti. I když výsledky sčítání statoblastů různých stádií zralosti v rosetách (obr. 19) nenaznačují, že by v dozrávání statoblastů byl zřejmý sezónní vývoj, může se stát, že statoblasty pocházející z kolonií vytvořených na konci sezony již nemusí dozrát do stavu, aby se z nich v další sezoně vytvořily nové kolonie.

Závěr: Vytvoření klasifikační řady zralosti statoblastů může mít praktický přínos při budoucím výzkumu zralosti statoblastů, např. zjišťování, v které fázi (kategorii) je statoblast již dostatečně zralý, aby se z něj po uvolnění z mateřské kolonie vylíhl zooid a vytvořil novou kolonii schopnou dalšího rozmnožování a následného šíření druhu.

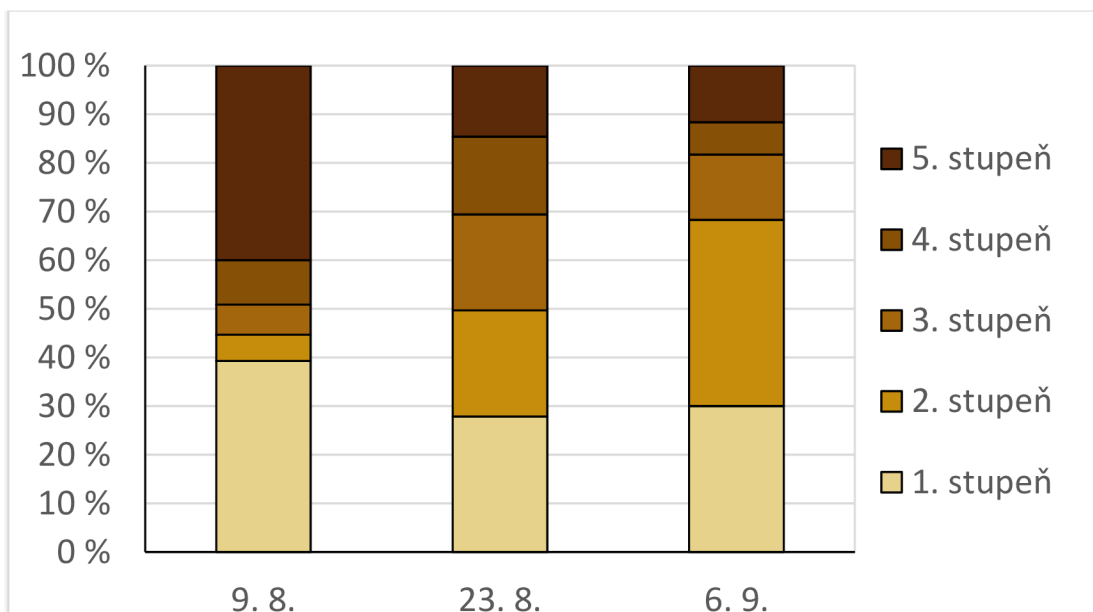
Klasifikační stupnici zralosti statoblastů lze také využít jako jeden z mála nástrojů pro určení stáří kolonií *Pectinatella magnifica*.



Obr. 17: Detail rosety se zřetelně viditelnými statoblasty v různé fázi zralosti

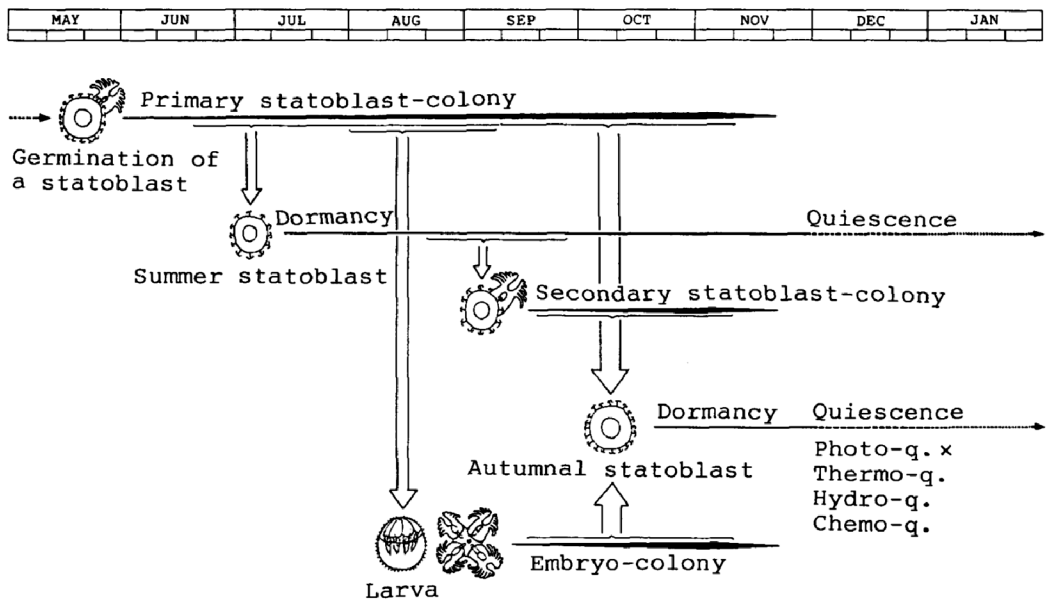


Obr. 18: Stanovené kategorie zralosti statoblastů druhu *Pectinatella magnifica*. Statoblasty se dělí na dvě části – periblasty. V horní řadě jsou statoblasty z ventrální strany periblastu a ve spodní řadě z dorsální strany periblastu. Poslední, nejtmaší statoblast v řadě byl určen jako „loňský“ statoblast, který přezimoval v nádrži.

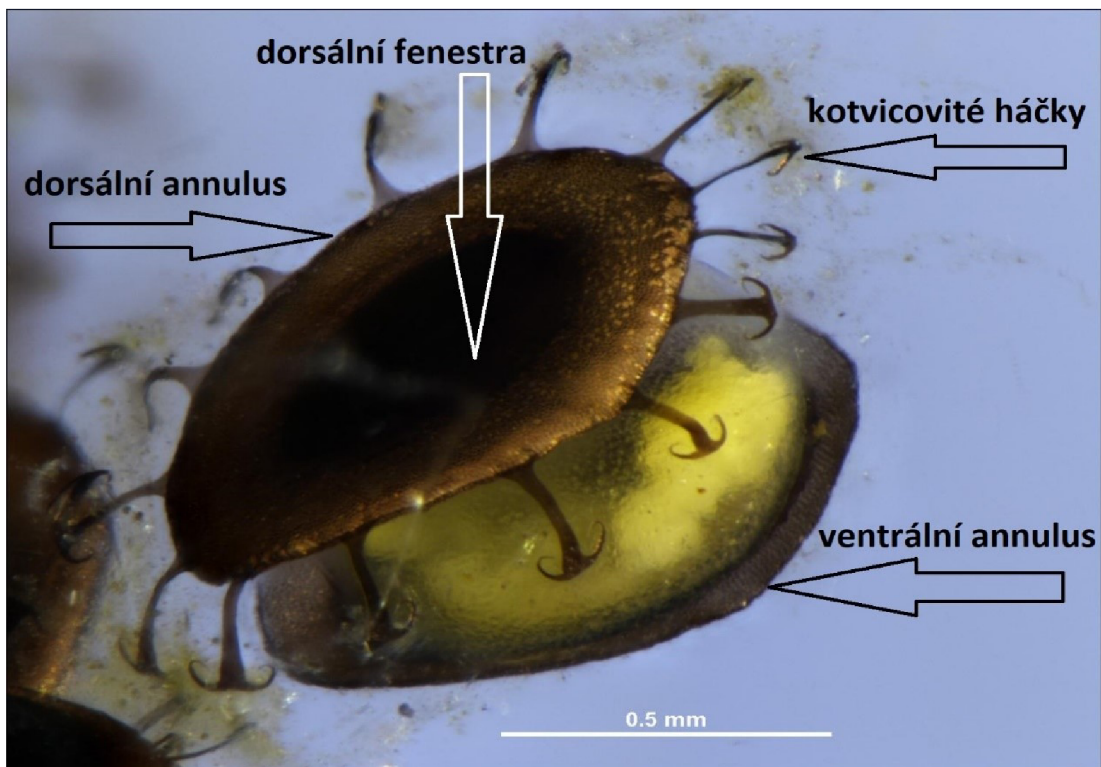


Obr. 19: Histogram procentuálního zastoupení statoblastů dle stupnice zralosti. Výstup ze sčítání statoblastů v rosetách kolonií *Pectinatella magnifica* během srpna a září roku 2017. Z celkového množství nalezených statoblastů ($n=1946$) ve zkoumaných vzorcích kolonií bylo 31,35 % v 1. kategorii zralosti, 27,18 % ve 2. kategorii zralosti, 18,29 % v 5. stupni zralosti, 13,57 % ve 3. stupni zralosti a 9,61 % ve 4. kategorii zralosti.

Životním cyklem tohoto druhu (obr. 20) v jezeře Shoji (Japonsko) se zabýval Oda (1990). Ze statoblastů se líhnou zoidi (obr. 21), kteří se formují v kolonii nepohlavním pučením a poté vytváří obrovskou koloniální hmotu („primary statoblast-colony“), kde jsou vytvářeny asexuálně nové statoblasty. Když je část povrchu koloniální hmoty vystavena vzduchu, kolonie této části degenerují a statoblasty se uvolní a plavou na hladině vody. Tyto uvolněné statoblasty ale nikdy hned přímo nedozrají, protože jsou v dormantním stadiu („letní statoblasty“). Malé množství z nich je ovšem schopno dozrát a ke konci srpna vytvořit kolonie („secondary statoblast-colony“) a v nich statoblasty („podzimní statoblasty“). Statoblasty uvolněné na podzim jsou nejdříve ve fázi dormance a poté v tzv. termo-klidovém stadiu („thermo-quiescence“), protože teplota vody na podzim klesá. Na začátku zimy se koloniální hmota stává pouze rosolovitou hmotou, jak kolonie poklesem teploty na povrchu degenerují. Poté se tato rosolovitá hmota postupně rozpadá, až se rozpadne úplně. Uvolněné statoblasty jsou ve fázi hibernace až do jara následujícího roku.



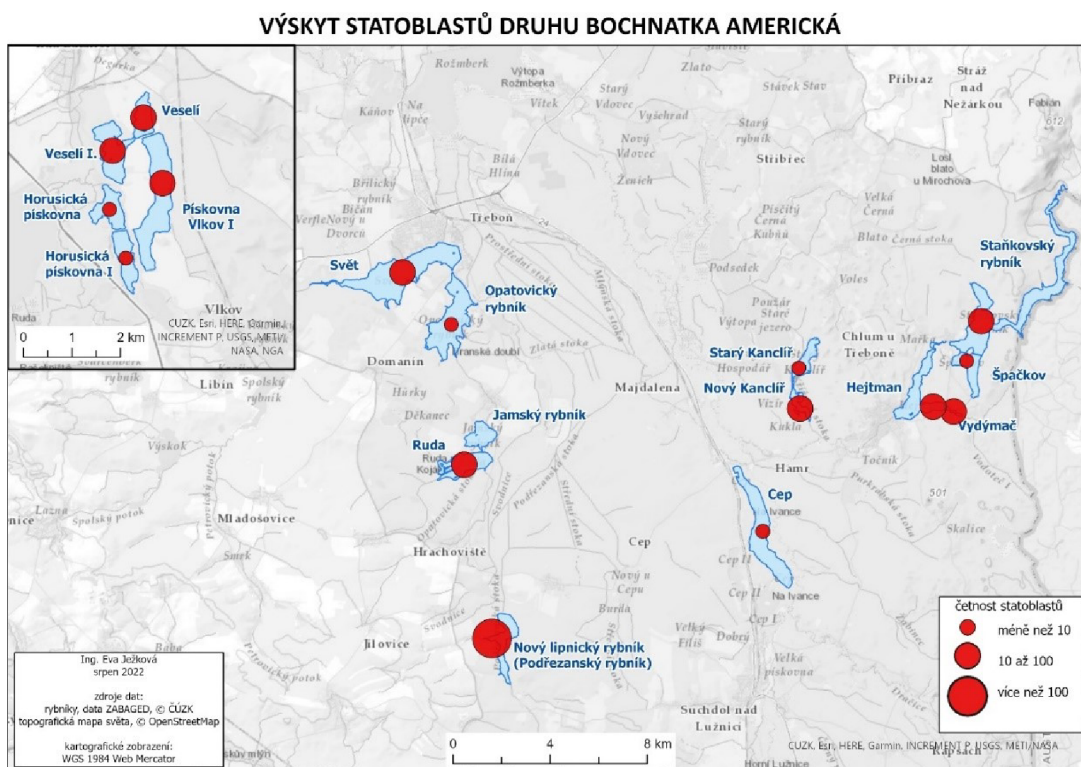
Obr.20: Diagram ilustrující životní cyklus *Pectinatella magnifica* v jezeře Shoji, Japonsko (Oda, 1990)



Obr.21: Líhnutí zoidů ze statoblastu, během procesu dojde k oddělení dorzálního a ventrálního periblastu.

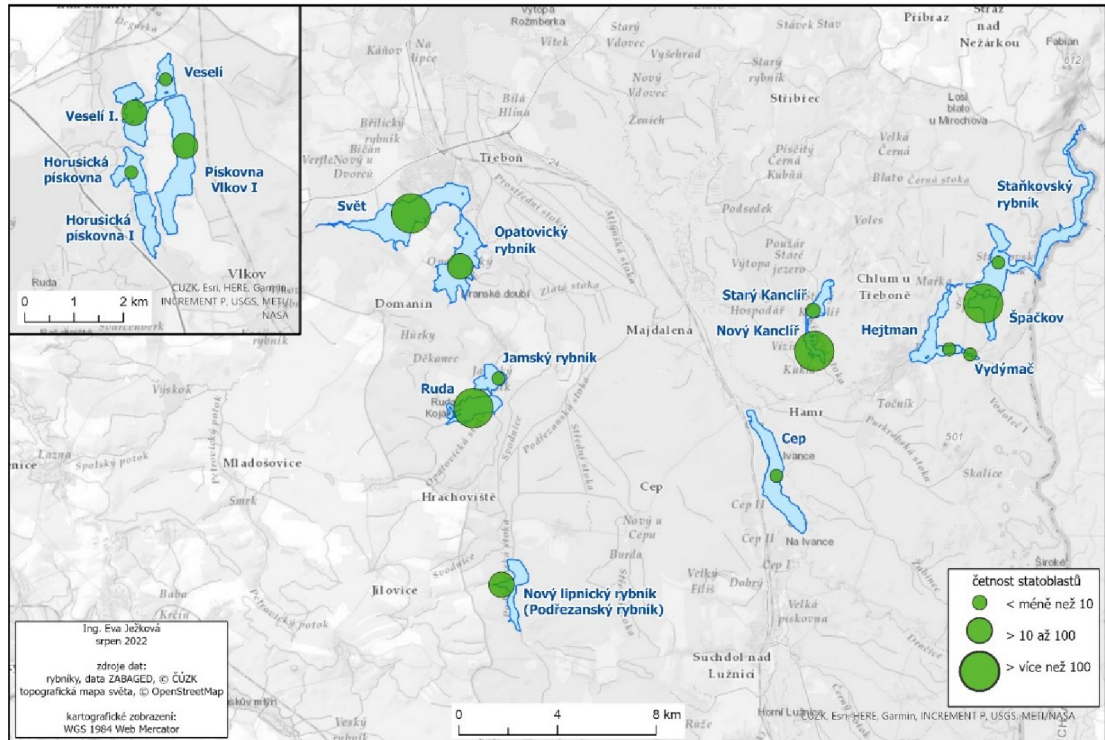
Komentář 2. Mapování rozšíření druhu *Pectinatella magnifica* a jiných druhů mechovek pomocí terénního šetření výskytu statoblastů na Třeboňsku

V roce 2017 probíhal intenzivní sběr dat v terénu od června do října. Celkem 10 lokalit (Cep, Hejtman, Nový Kanclíř, Starý Kanclíř, Nový Lipnický, Staňkovský rybník, Špačkov, Veselí, Veselí I, Vlkov) bylo navštěvováno pravidelně 1x týdně a dalších 6 lokalit (Jamský, Opatovický, Horusická pískovna, Horusická pískovna I., Ruda, Svět) bylo kontrolováno 1x měsíčně. Vždy byly měřeny parametry vody (teplota, průhlednost, pH, rozpuštěný kyslík a konduktivita). Na každé vodní nádrži byl prováděn tah planktonní sítí délce tahu 1 m a pěti opakování v pobřežní linii rybníka do 1m hloubky. V laboratoři byly následně vzorky zkoumány z hlediska přítomnosti a početnosti statoblastů *Pectinatella magnifica* (obr. 22) a jiných druhů sladkovodních mechovek (obr. 23).



Obr.22: Výskyt a početnost statoblastů *Pectinatella magnifica* v sezoně roku 2017 na Třeboňsku

VÝSKYT STATOBLASTŮ JINÝCH DRUHŮ MECHOVEK



Obr.23: Výskyt a početnost statoblastů dalších druhů sladkovodních mechovek v sezoně roku 2017 na Třeboňsku

Kultivace mechovek

Wood (2005) popisuje, jak u sladkovodních mechovek provádět sběr, identifikaci druhů, jejich kultivaci a skenování vzorků pomocí elektronového mikroskopu. U většiny druhů mechovek vyžaduje jejich správný sběr pro následnou kultivaci také přesun jejich původního substrátu.

3.2 Kultivace mechovek *in situ*

Mechovky kultivovala na umělých substrátech v podmínkách *in situ* Wöss (2000), která docílila růstu kolonií na dřevěných a plexisklových panelech zavěšených vertikálně pod plujícím vorem. Mukai et al. (1987) studoval tři druhy rodu *Plumatella* na umělých panelech v jejich přirozeném prostředí. Tento autor také pozoroval kolonie druhů *Gelatinella toanensis*, *Asajirella gelatinosa* a *Pectinatella magnifica* v přirozeném prostředí. Mukai (1998) choval dva druhy sladkovodních mechovek (*Pectinatella magnifica* a *Asajirella gelatinosa*) na umělém podkladu (plastové panely) v přírodním prostředí. U obou druhů lze obecně říci, že sdružené kolonie nejdříve rostou do velikosti a poté do šířky gelu. U obou druhů byl pozorován trojrozměrný růst spojený se zvýšenou sekrecí ektocystů. Ektocysty druhu *Asajirella gelatinosa* jsou poměrně měkké a slizké, zatímco u druhu *Pectinatella magnifica* jsou poměrně pevné a tuhé. Na základě měření hmotnosti, byla zaznamenána poměrně dlouhá iniciační doba, během níž byl růst druhu *Pectinatella magnifica* velmi pomalý. Poté následovala perioda zrychleného růstu. Explozivní růst za příznivých podmínek má za následek velké zvýšení biomasy. Kolonie *Pectinatella magnifica* byly schopny narůst z méně než 100 g na více než 2000 g za 12 dní (to odpovídá SGR zhruba 20 % den⁻¹) a průměrná šířka některých kolonií se během 18 dnů zvýšila zhruba z 5 cm na 21 cm (Mukai, 1998). Růstem kolonií druhu *Pectinatella magnifica* v přirozeném prostředí se zabývali také Wilcox (1906) a Joo et al. (1992).

3.3 Kultivace mechovek *ex situ*

Kultivace mechovek v laboratoři je jen zřídka snadná a u rodů *Cristatella* a *Pectinatella* jí nebylo nikdy dosaženo na více než několik dní (Wood, 2005). Sladkovodní mechovky mohou být kultivovány v laboratorních podmínkách na obrácených Petriho miskách umístěných v malém akváriu (Wood, 1971). Drobní vodní bezobratlí živočichové mohou být chováni v laboratorních podmínkách za přítomnosti ryb, jmenovitě druhu *Carassius auratus*. Ryby mají velmi příznivý vliv

na společenstva bezobratlých jak svou aktivitou (prudké pohyby udržují organické částičky v suspenzi), tak vylučováním velkého množství amoniaku a dalších látek přispívajících k rozvoji kolonií bakterií a řas. Přenesení kolonií *Pectinatella magnifica* z přirozeného prostředí a jejich kultivace v přítomnosti ryb druhu *Carassius auratus* je popsána v komentáři 4. Jedna metoda je kultivace na Petriho miskách (pro relativně velké druhy bezobratlých) a druhá je kultivace na podložních mikroskopovacích sklíčkách (pro relativně drobné bezobratlé) (Wood, 1996). Bylo zjištěno, že rozpuštěný organický uhlík vyprodukovaný chovanými rybami druhu *Macropodus opercularis* v akváriu společně s mechovkami, postačuje pro výživu mechovek třídy Phylactolaemata alespoň po kratší časový úsek (Scholz, 2008).

Kultivaci mechovek v laboratorních podmínkách zmínili ve svých pracích také Brooks (1929) a Joo et al. (1992). Kumar et al. (2013) vytvořili optimální medium pro laboratorní kultivaci druhu *Fredericella sultana* pro *in vivo* experimenty. Mukai et al. (1987) studoval také tři druhy mechovek rodu *Plumatella*, dále druh *Hyalinella punctata* a *Asajirella gelatinosa*. Metodiku pro kultivaci mechovek v laboratorních podmínkách se v nedávné době nepodařilo vypracovat a ověřit ani autorům Brumovska et al. (2017). Pro experiment byl použit druh *Plumatella emarginata*. Mechovky byly kultivovány v akváriích na Petriho miskách. Čtrnáct dní po umístění kolonií do akvárií se 70 % přichytilo k podkladu, nicméně kolonie však nebyly schopny dále růst a žily měsíc. Ze statoblastů druhu *Pectinatella magnifica* se v laboratorních podmínkách úspěšně vylíhli zooidi, kteří žili po dobu osmi týdnů a byly u nich pozorovány další životní projevy (komentář 3).

V experimentech, kde byly *Pectinatella magnifica* nabízené různé kultivační substráty, jasně dominoval výběr přirozeně se v přírodě vyskytujících materiálů (Hubschman, 1970). Williams (1921) pozoroval, že larvy po přenesení do laboratoře začaly volně plavat a poté se přichytily ke stěně nádoby, do které byly umístěny. Larvy neměly k dispozici jiný dostupný materiál než sklo.

Komentář 3. Kultivace *Pectinatella magnifica* ze statoblastů

Ježková, E., Rajchard, J., Zágöršek, K. (2018). Experimental cultivation of the invasive freshwater bryozoan *Pectinatella magnifica*. *Biologia*, 73(6): 615-619.

Cíl: Cílem experimentu byla kultivace kolonií *Pectinatella magnifica* ze statoblastů.

Metodika: 500 statoblastů *Pectinatella magnifica* (nasbírány v srpnu 2014, rybník Staňkov, uchovávány tři měsíce při teplotě 4 °C ve vodě z lokality); pět akvárií (V = 100 l, V = 80 l, V = 55 l a 2 × V = 30 l; různý zdroj vody příp. bez vzduchování (Tab. 2) do každého akvária napipetováno 100 statoblastů pod obrácené Petriho misky, trvání pokusu 9 týdnů

Tabulka 2: Podmínky v jednotlivých akváriích

akvárium	V (l)	voda	vzduchování	přítomnost ryb
1	100	z vodovodu	ano	rájovec dlouhoploutvý (<i>Macropodus opercularis</i>) 20 jedinců (TL = 2–4 cm), Krmeno denně (Betta © Dajana)
2	80	z lokality: tři měsíce odstátá		ne
3	55	z lokality: čerstvá		
4	30			
5	30	z vodovodu	ne	

Po vylíhnutí prvních zooidů byla na dno každého akvária umístěna jako přírodní podkladový substrát větvička z lokality (*Salix* spp.) o délce cca 15 cm, krmeno: několik kapek média s čistými kulturami řas rodu *Chlorella* (dodáno Botanický ústav AVČR – pracoviště Třeboň); laboratorní místnost temperovaná na 23 °C, týdně měřeny fyzikálně-chemické parametry vody (teplota, koncentrace rozpuštěného kyslíku, vodivost a pH).

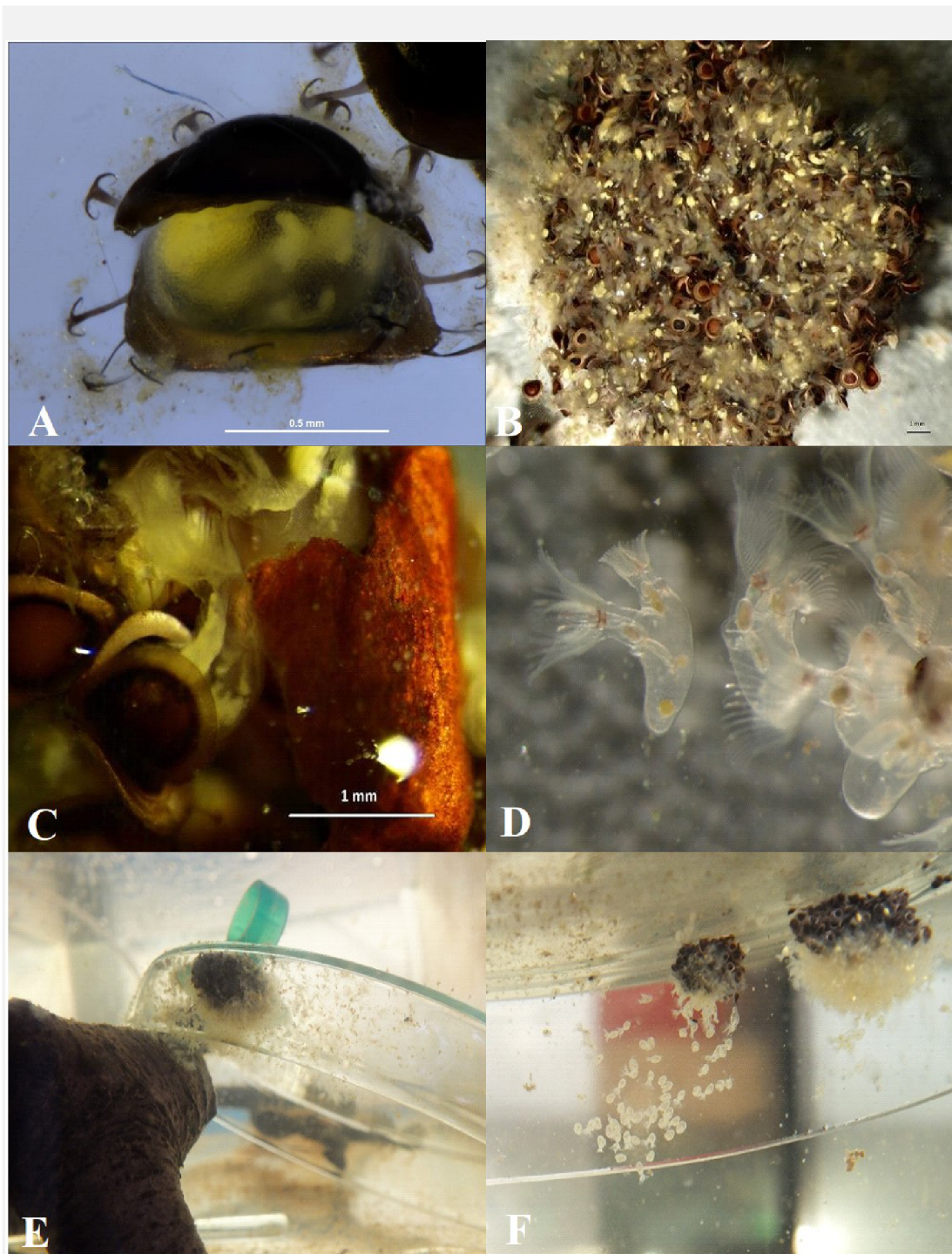
Výsledky: Z většiny (tj. 80 %) statoblastů se během pěti až osmi dnů v závislosti na teplotě vody (za pět dnů při T vody > 22 °C za osm dnů T vody < 22 °C) vylíhli zooidi. U vylíhlých zooidů bylo pozorováno jejich pučení (na každém narostli až tři polypidi), příjem potravy, pohyb po povrchu i vypouštění fekálních pelet. Kolonie vylíhnutých zooidů se ochotně přesunovaly na přírodní materiál – větvičku z lokality. Zooidi žili po dobu osm týdnů. Ryby se živily koloniemi čerstvě vylíhlých zooidů, všechny byly zkonsumovány ihned po vylíhnutí. Přítomnost vzduchování ani zdroj vody neměly na průběh líhnutí vliv. Parametry vodního prostředí v jednotlivých akváriích jsou uvedeny v tabulce 3.

Tabulka 3. Fyzikálně chemické parametry vody v akváriích změřené v průběhu experimentu. průměrné hodnoty \pm SD.

Akvárium	1	2	3	4	5
t (°C)	22.0 \pm 0.6	21.8 \pm 0.4	21.2 \pm 0.4	21.2 \pm 0.4	22.7 \pm 2.7
O ₂ (mg/l)	7.2 \pm 0.9	9.0 \pm 0.4	9.2 \pm 0.4	9.0 \pm 0.7	7.2 \pm 0.7
pH	6.6 \pm 1.0	7.6 \pm 0.1	7.5 \pm 0.2	7.6 \pm 0.3	7.2 \pm 0.1
Ω (μ S/cm)	310.0 \pm 59.7	136.8 \pm 22.2	172.0 \pm 40.5	178.9 \pm 44.7	151.7 \pm 22.4

Závěr

Zooidi *Pectinatella magnifica* se za 5-8 dnů v závislosti na teplotě vody úspěšně vylíhli ze statoblastů a žili po dobu osmi týdnů (obr. 24).



Obr.24: Fotodokumentace k experimentální kultivaci druhu *Pectinatella magnifica*: A – líhnutí zooidů ze statoblastu, během procesu dojde k oddělení dorzálního a ventrálního periblastu, B – čerstvě vylíhlé mladé kolonie, C – čerstvě vylíhlý zooid, D – pučení zooidů, E – přesun mladých kolonií z původního nepřirozeného podkladu (Petriho miska) na přirozený podklad (dřevo), F – pohyb mladých kolonií po povrchu Petriho misky

Komentář 4. Přenesení kolonií *Pectinatella magnifica* z přirozeného prostředí a jejich kultivace v přítomnosti ryb

Ježková, E., Rajchard, J., Zágoršek, K., 2018. Experimental cultivation of the invasive freshwater bryozoan *Pectinatella magnifica*. *Biologia*, 73(6): 615-619.

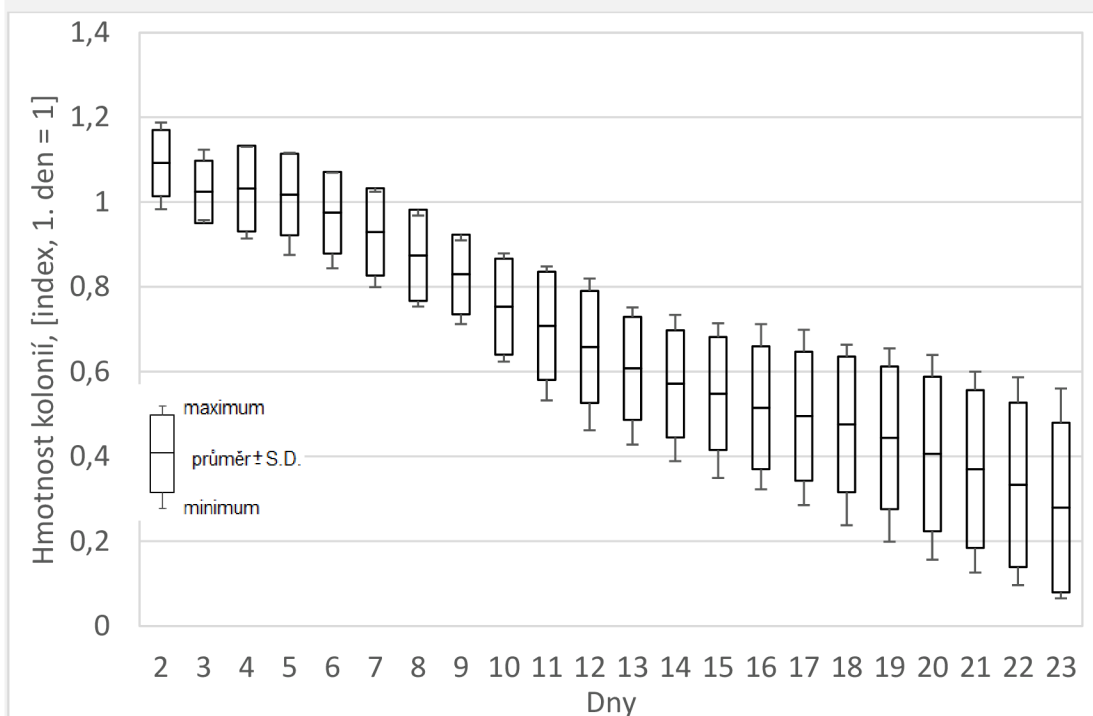
Cíl: Cílem experimentu bylo přenesení kolonií *Pectinatella magnifica* z přirozeného prostředí a jejich kultivace v přítomnosti ryb.

Metodika: Pět sdružených kolonií *Pectinatella magnifica* (nasbírány v červenci 2015, rybník Staňkov), mladé kolonie (pevná matrix) (obr. 25); speciálně zkonstruovaný akvarijní kultivační systém (obr. 27): tři velké nádrže ($V = 400$ l) a pět malých nádrží ($V = 30$ l) spojeny systémem trubek s kontinuálním prouděním vody ($25 \text{ cm}^3 \text{ s}^{-1}$); v každé malé nádrži jedna kolonie; prostřední velká nádrž: 15 jedinců karase stříbřitého (*Carassius auratus*) SL = 10 - 15 cm, výkaly ryb sloužily jako živiny pro *Pectinatella magnifica*, ryby krmeny denně (Pond extra bits Dajana®); teplota vzduchu: 23°C ; osvětlení (bílé) v režimu 12 h: 12 h; denně měřeny fyzikálně-chemické parametry vody (teplota, koncentrace rozpuštěného kyslíku, vodivost a pH; viz Tab. 4); denně hmotnost kolonií.



Obr.25: Kolonie *Pectinatella magnifica* na začátku pokusu

Výsledky:



Obr.26: Vývoj hmotnosti kolonií (%) během pokusu. Hmotnost kolonií 1. den pokusu: kolonie 1: 186,4 g; kolonie 2: 59,1 g; kolonie 3: 24,5 g; kolonie 4: 41,2 g; kolonie 5: 45,5 g.

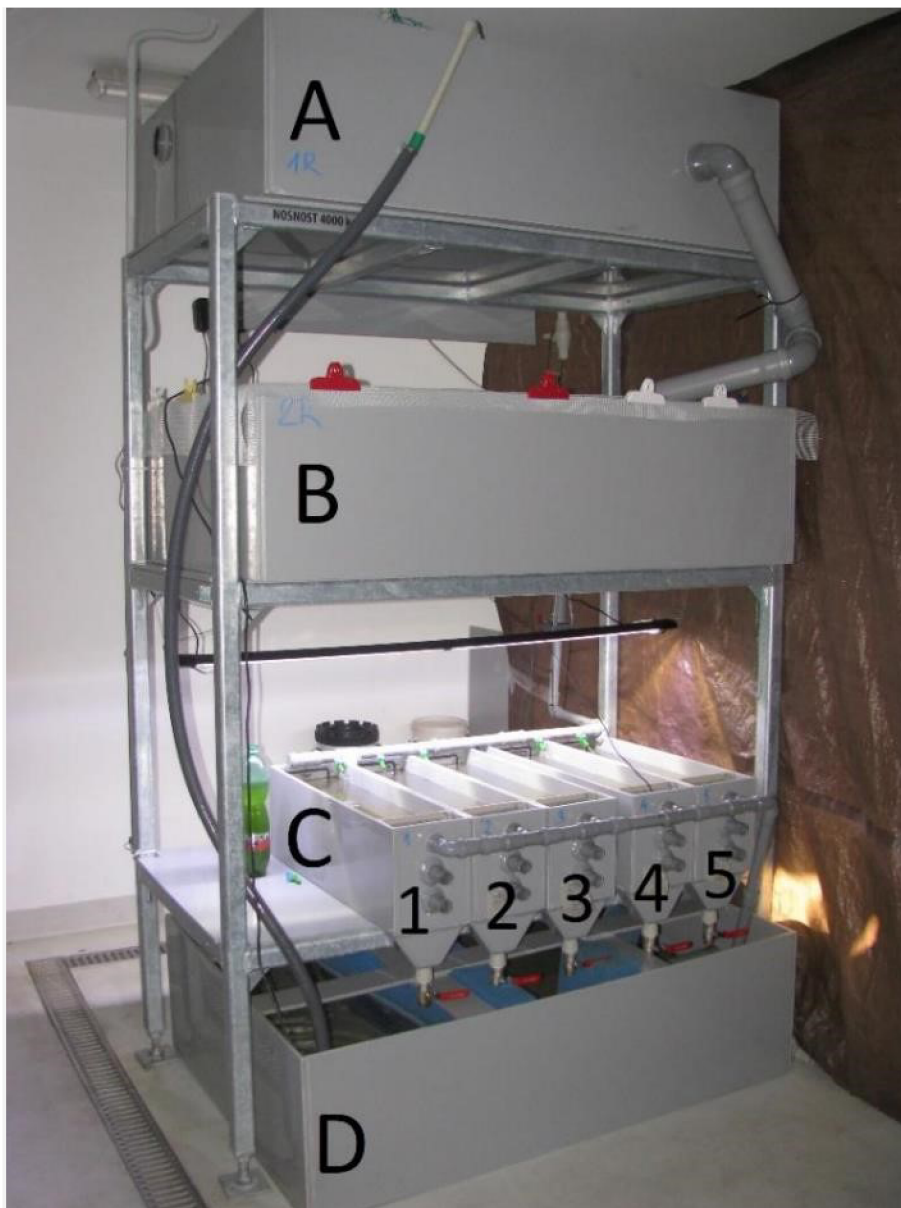
Hmotnost kolonií narostla do druhého dne a do 5. dne byla větší, než 1. den. Následně hmotnost kolonií klesala až do konce pokusu (obr. 26). Kolonie přežily v laboratorních podmínkách celkem $24,8 \pm 2,7$ dní. Kolonie byly považovány za uhynulé, když 90 % zooidů přestalo přijímat potravu (v trávicím traktu nebyla potrava, zooidi byli průhlední). Žádná statisticky významná závislost mezi měřenými parametry vodního prostředí a délkou života kolonií nebyla prokázána.

Tabulka 4: Průměrné hodnoty parametrů vody (\pm S.D.) změřené v akváriích v průběhu v průběhu experimentální kultivace v laboratorních podmínkách.

Akvárium	1	2	3	4	5
t (°C)	$22,8 \pm 0,3$	$22,9 \pm 0,4$	$22,9 \pm 0,4$	$22,8 \pm 0,3$	$22,8 \pm 0,4$
O ₂ (mg/L)	$7,5 \pm 0,9$	$7,5 \pm 0,9$	$7,5 \pm 0,9$	$7,5 \pm 0,9$	$7,4 \pm 0,9$
pH	$7,7 \pm 0,3$	$7,7 \pm 0,3$	$7,7 \pm 0,3$	$7,7 \pm 0,3$	$7,7 \pm 0,3$
Ω (μ S/cm)	$163,8 \pm 16,6$	$162,8 \pm 16,3$	$162,6 \pm 16,3$	$162,6 \pm 16,3$	$162,6 \pm 16,4$

Závěr:

Bylo dosaženo úspěšného přenesení kolonií *Pectinatella magnifica* z jejich přirozeného prostředí do speciálně konstruovaného akvariijního systému.



Obr. 27: Akvariální kultivační systém, který pro účely pokusu kultivace kolonií *Pectinatella magnifica* přenesených z přirozeného prostředí navrhli Rajchard, Ježková a Drozd. Nádrže spojeny systémem trubek s kontinuálním prouděním vody ($25 \text{ cm}^3 \text{ s}^{-1}$). Provedeno v laboratoři Fakulty rybářství a ochrany vod Jihočeské univerzity v Českých Budějovicích, červenec 2015.

A – zásobní nádrž: $V = 400 \text{ l}$;

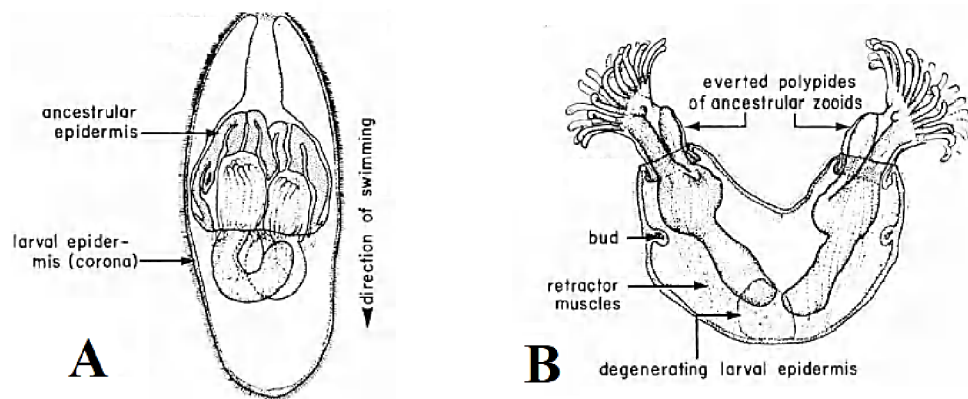
B – nádrž s rybami: $V = 400 \text{ l}$, 15 jedinců karase stříbřitého (*Carassius auratus*);

C – nádrže 1–5: $V = 30 \text{ l}$, v každé nádrži jedna kolonie *Pectinatella magnifica*;

D – filtrační nádrž s bioakvacitem (biomolitan) a čerpadlem: $V = 400 \text{ l}$

3.4 Pohlavní rozmnožování

U třídy Phylactolaemata jsou silně potlačeny larvální struktury a jedinci velmi rychle získávají vzhled dospělého (obr. 28). Než se larva uvolní z rodičovské kolonie, dochází nejen k tvorbě rudimentů prvních zooidů, ale také k jejich předčasné diferenciaci na funkční zooidy a k proliferaci sekundárních pupenů, tj. součástí larvy je jeden nebo více plně vyvinutých polypidů uzavřených v obrveném plášti (Woollacott et Zimmer, 1977). Larvy druhu *Pectinatella* a *Cristatella* jsou jediné, které v sobě nesou čtyři primární polypidy (Williams, 1921; Schwaha et Wanniger, 2015). Larva může plavat od několika minut až po více než 24 h. Během jedné hodiny od přisednutí se plášť larvy stáhne a zooidi vysunou lophophory. Larvy metamorfují v primární zooidy, tzv. ancestruly. Primární zooid se dále rozmnožuje pučením a vytváří kolonie určitého tvaru. U třídy Phylactolaemata mají primární zooidi válcovitý (cylindrický) tvar a pučením vzniká postupně rozvětvená kolonie. U více vývojově vyvinutých zástupců třídy Phylactolaemata jsou kolonie kompaktní a jednotlivé zooidy lze rozpoznat jen s obtížemi. Noví polypidi, kteří vznikají vrůstáním povrchové buněčné vrstvy nebo epitelu, zůstávají suspendováni v koloniálním coelomu neboli v tělesné dutině (Korábek, 2009).



Obr. 28: Dvě různá vývojová stadia druhu *Plumatella fungosa* (Phylactolaemata). A: Volně plovoucí larva. Ve skutečnosti se jedná o plně diferencovanou nepřisedlou ancestrulu (=primární zooid). B: Mladá kolonie/ancestrula. Na přisedlém konci je řasinkový epitel (korona) „larvy“ vchlípen a prochází histolýzou (=rozkladem tkáně) (Woollacott et Zimmer, 1977, upraveno Ježková).

Plovoucí larvy se ve vodě objeví v létě, ačkoliv statoblasty jsou ještě v dormantním stádiu. Larvy metamorfují v mladé kolonie s několika polypidy. Tyto kolonie se nazývají tzv. embryonální kolonie („embryo-colonies“), neboť pocházejí z embryí vzniklých pohlavním rozmnožováním. Embryonální kolonie, stejně jako kolonie vzniklé ze statoblastů, vyrostou rovněž do velké koloniální hmoty a na podzim

se v nich vytvoří statoblasty (Oda, 1990). Nepříznivé podmínky urychlují vypouštění larev z kolonií. Ze dvou kolonií nalezených na stejné větvi, vypouštěla kolonie částečně vyčnívající z vody (kvůli jihozápadnímu větru) mnohem více larev. Výsledkem podnětu změněného prostředí (přenesení kolonie do laboratoře) je vypouštění stovek larev z kolonií (Williams, 1921).

Ačkoliv o pohlavním rozmnožování mořských mechovek toho bylo napsáno mnoho (např. Ostrovsky et al., 2008; Ostrovsky, 2013), o sladkovodních mechovkách, konkrétně druhu *Pectinatella magnifica*, je známo velmi málo.

Následující fotodokumentace a videodokumentace zachycující pohlavní rozmnožování druhu *Pectinatella magnifica* (viz Komentář 5) je proto zcela unikátní, neboť doposud nebylo takto podrobně popsáno a zdokumentováno.



<https://www.youtube.com/playlist?list=PLs2w4Av2oO3bKAUAWO5Yks6KKsI5loUXN>

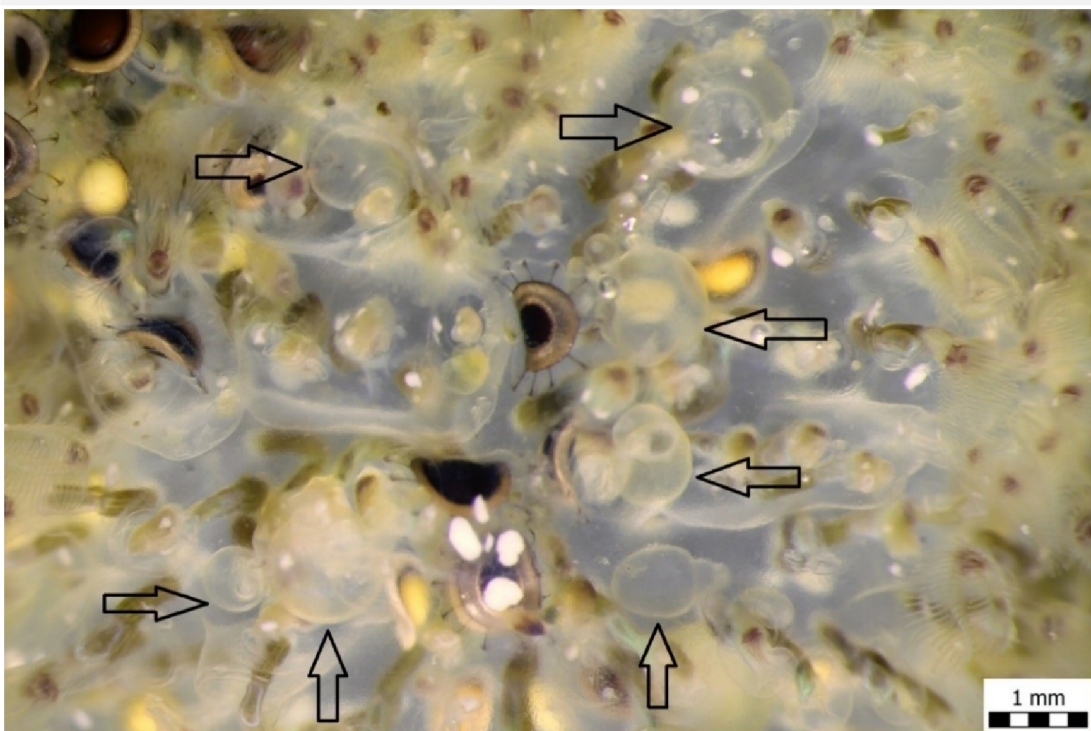
Komentář 5. Prokázání pohlavního rozmnožování nálezem larev druhu *Pectinatella magnifica* v České republice

Cíl: Během pravidelných kontrolních návštěv lokalit v sezoně roku 2017 byly ve vodních nádržích odebírány a zkoumány vzorky kolonií *Pectinatella magnifica* s cílem zjistit, zda ve zdejších podmínkách u tohoto druhu probíhá pohlavní rozmnožování.

Metodika: Sběr kolonií probíhal průběžně, náhodně na všech sledovaných lokalitách po celou dobu vegetační sezóny 2017. Kolonie byly vždy po přenesení do laboratoře a prozkoumání uchovávány v nádrži se vzduchováním ve vodě z lokality odběru. Po mechanickém podráždění kolonie pomocí ruky bylo pod binokulární lupou (Olympus SZX 7) sledováno vypouštění larev.

Výsledky a závěry:

- 1) Desítky larev byly pozorovány v koloniích odebraných v datech 15.6., 19.7., 26.7. a 6.9.2017 ve vodních nádržích Nový Kanclíř, Nový Lipnický a Lipno.
- 2) Po vyjmutí kolonie z vody zooidi zatahovali lophophory a povrch kolonie byl pak viditelně hladký. Vizuálně v nich bylo možné rozpoznat jednotlivé rosety a uvnitř nich statoblasty. Při důkladnějším pozorování kolonie bylo možné po určitém tréninku pouhým okem, rovněž morfologicky rozlišit uvnitř těl zooidů jednotlivé larvy. Larvy jsou válcovitého, či kulovitého tvaru, průhledné, velikostně podobné zhruba milimetrovým statoblastům (obr. 29).

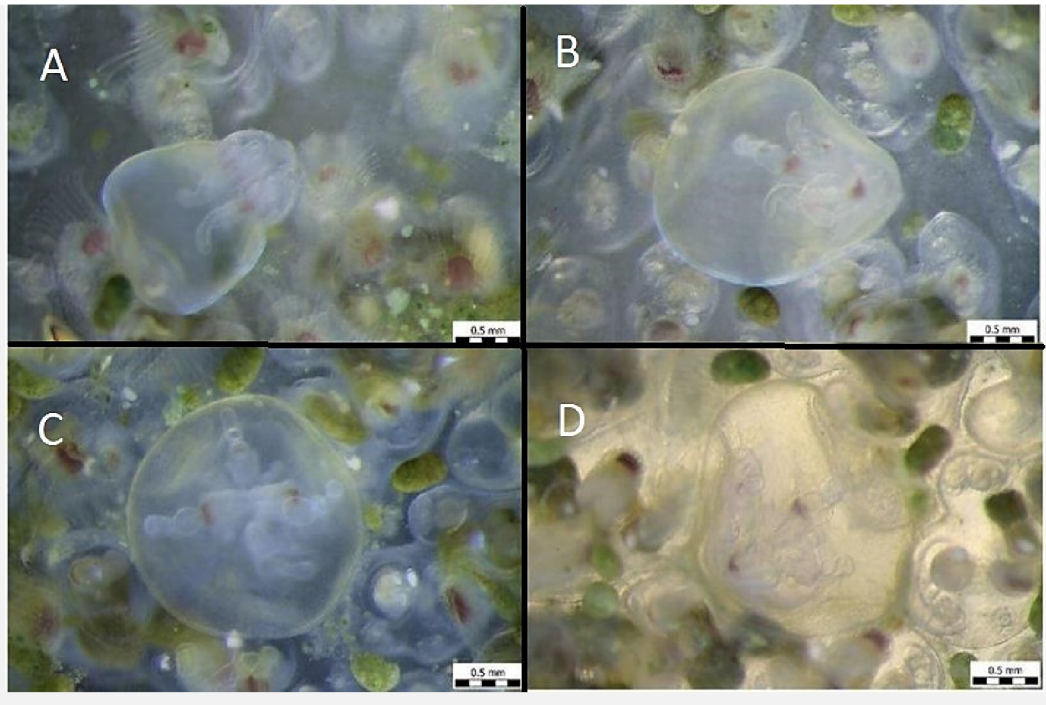


Obr. 29: Asexuální (statoblasty) a sexuální (larvy) rozmnožování druhu *Pectinatella magnifica* v jedné detailní fotografii. Šipky ukazují na jednotlivé larvy uvnitř kolonie.

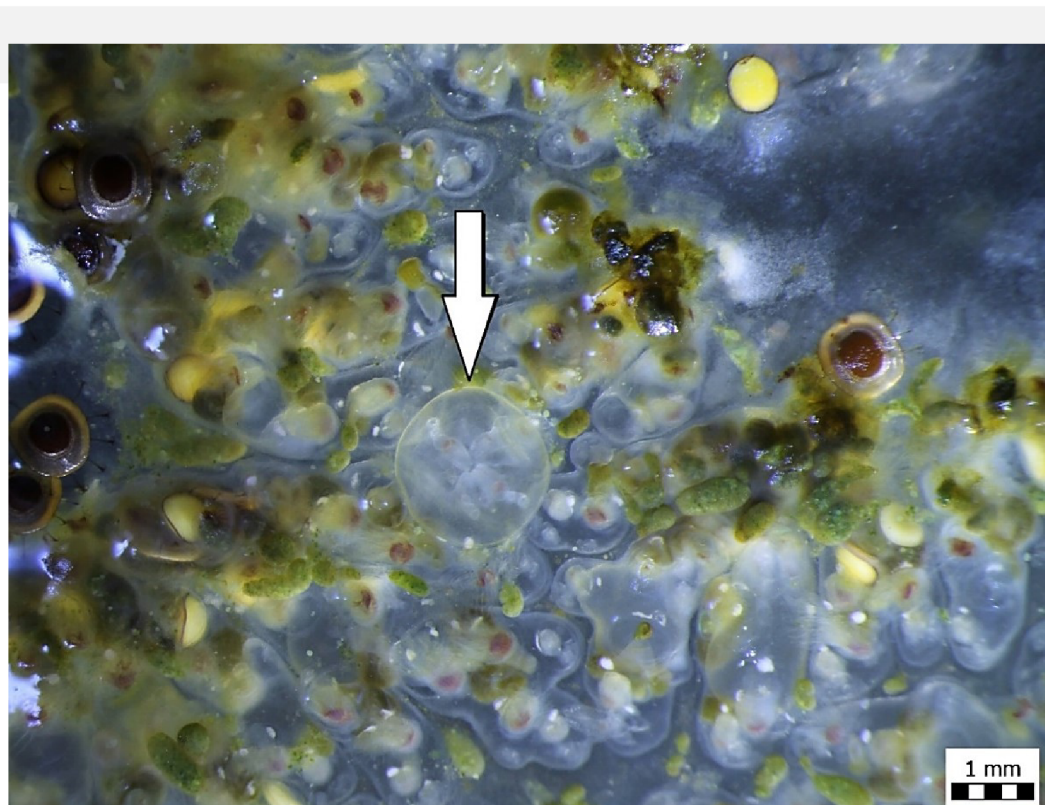
- 3) Larvy by se měly vyskytovat pouze v koloniích v brzkém létě (červen-červenec) (Wood, *pers. comm.* 2017b; Schwaha, *pers. comm.* 2017). Nicméně larvy byly zjištěny v koloniích *Pectinatella magnifica* v nádrži Nový Kanclíř již dne 15.6. 2017. Larvy uvnitř roset byly zjištěny i 6. 9. 2017 v rybníce Nový Lipnický při objevu nově vytvořených kolonií. V našich podmínkách byly tedy larvy produkovány již na počátku sezony (červen), během vrcholu sezony (červenec-srpen), a dokonce i na jejím konci (září).
- 4) Po uplynutí několika hodin byly v rosetách přítomny desítky nových larev oproti několika larvám pozorovaným ihned po přenesení do laboratoře. Lze tedy usuzovat, že v případě zjevně nevyhovujících podmínek se *Pectinatella magnifica*

snaží maximalizovat sexuální reprodukci. Kupodivu uvolňování statoblastů, které je v přírodních podmínkách po doteku kolonie obvyklé, nebylo v těchto podmínkách pozorováno.

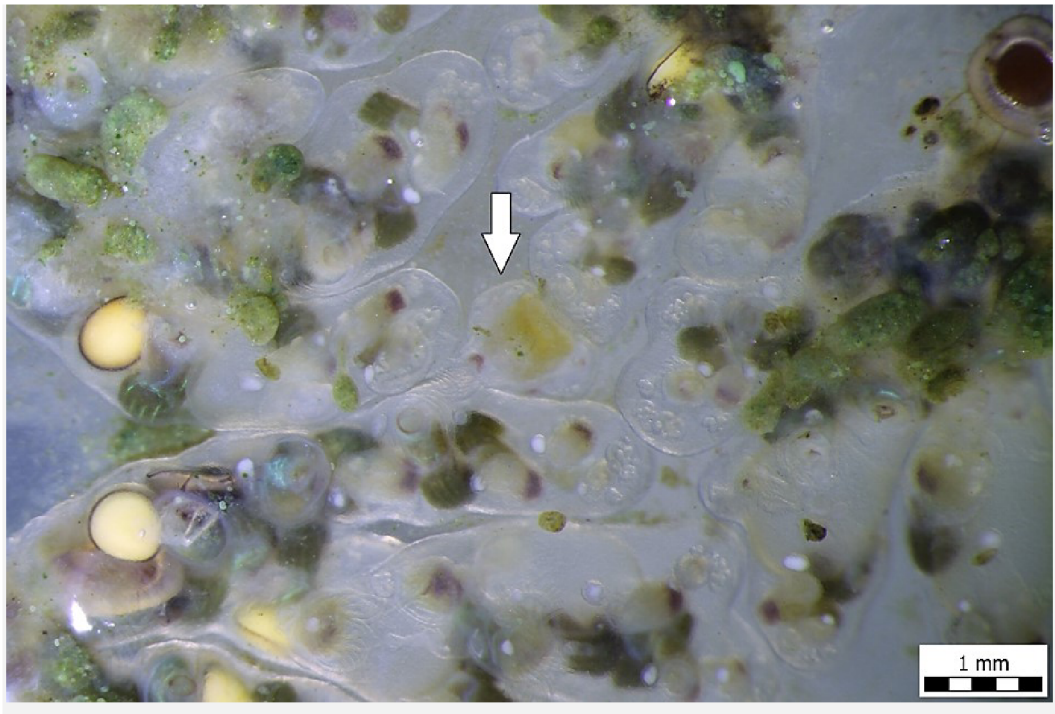
- 5) Bylo identifikováno několik různých stádií larev, kulovitých až oválných útvarů, kde nejprve nejsou vidět polypidi, až po čtyři zřetelně rozpoznatelné polypidy (obr. 34).
- 6) Larvy byly v laboratorních podmínkách (21 °C) schopny se po vyloučení rodičovskou kolonií: a) pohybovat po Petriho misce a do 60 min se přeměnit/vyvinout z 1. stadia do posledního stadia s jasně zřetelnými lophophory; b) do 10 min přisednout k Petriho misce, vysunout čtyři lophophory (obr. 33) a začít přijímat potravu; nejrychlejší vysunutí dvou lophophorů po přisednutí larvy bylo pozorováno během 30 s; c) při mechanickém podráždění kolonie vypouštět okamžitě larvy bez ohledu, v jakém stadiu vývoje se larvy nachází.
- 7) Po přenesení části kolonie (odběr dne 12.7. 2017, nádrž Nový Lipnický) do laboratoře na Petriho misku byly larvy kolonií vyloučeny a aktivně se pohybovaly mimo kolonii. V časovém rozpětí 15:00-18:30 h (210 min) se aktivně pohybující larva snažila vmezeřit a usadit zpátky mezi rosety rodičovské kolonie (obr. 30). Nejdříve se jí to nedařilo, ale následně se vytvořilo mezi rosetami místo a larva se tam vmezeřila, následně metamorfovala a stala se znovu součástí kolonie (obr. 31). Ten samý den, v 19:30 byl jeden polypid již zřetelně vysunutý ven (obr. 32). Poté se vysunuli z přisedlé kolonie i ostatní polypidi. Za dalších 10 h pozorování již byla přisedlá larva natolik metamorfovaná a plně součástí kolonie, že již nebyla mezi ostatními rosetami rozeznatelná. Larvy při tomto pozorování neměly možnost přisednout a metamorfovat do jiné kolonie, využily proto rodičovskou kolonii. Zásadním zjištěním tedy je, že tímto způsobem mohou larvy přisednout a metamorfovat i do jiných kolonií, což usnadňuje případné křížení mezi různými jedinci.
- 8) Přeměněné kolonie nebyly dokrmovány, proto nejdříve zpomalovaly svou aktivitu a do pěti dnů uhynuly.



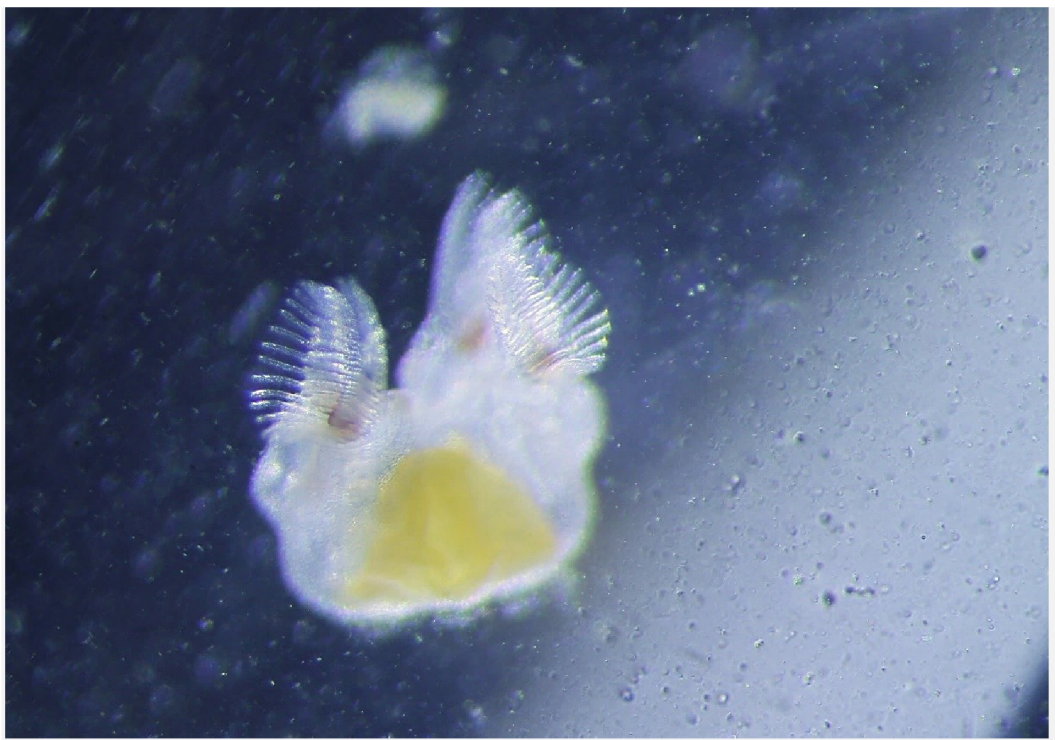
Obr. 30: Unikátní pozorování přisednutí larvy druhu *Pectinatella magnifica* do kolonie, z níž byla larva vypuzena (A-D)



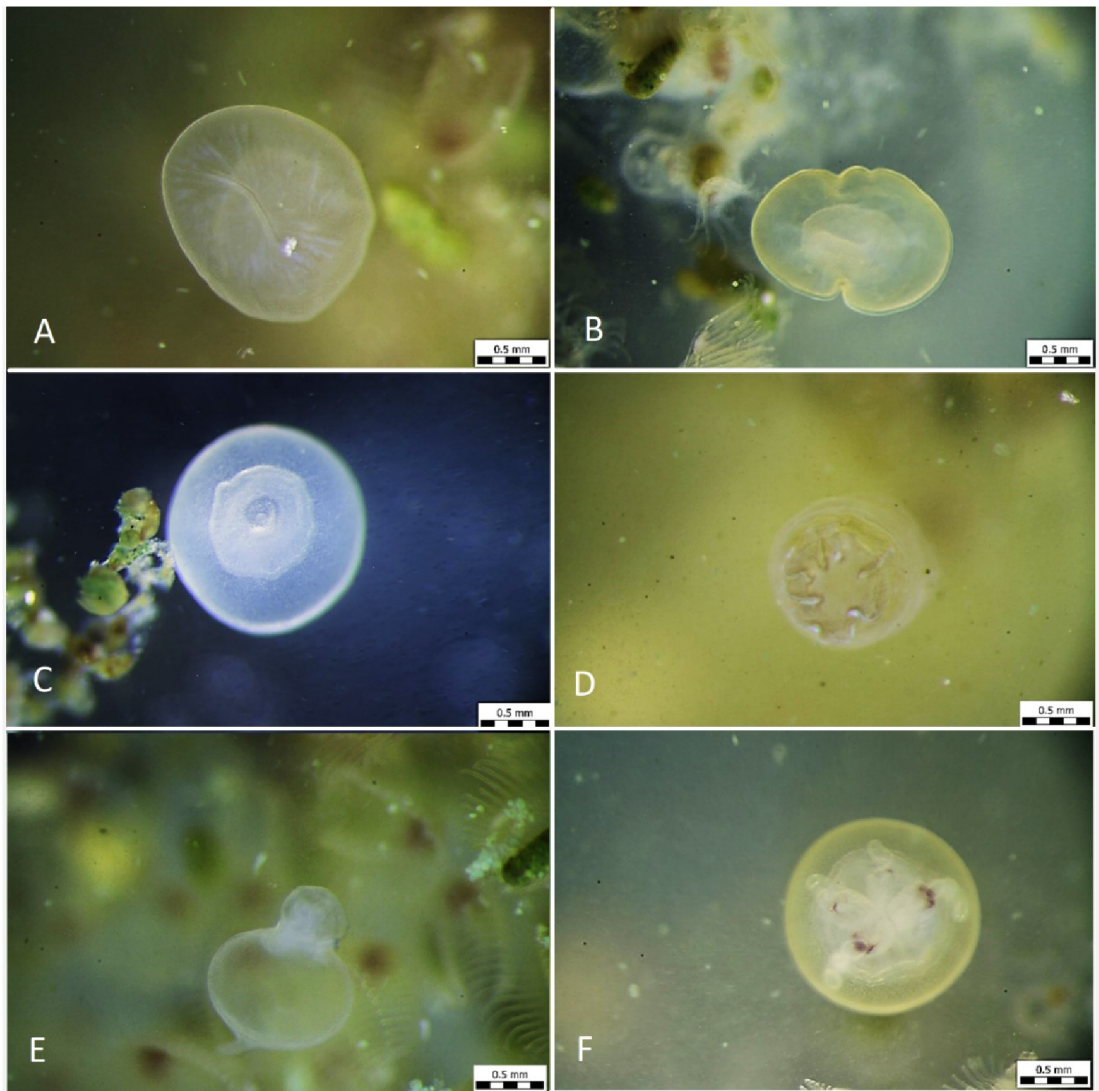
Obr.31: Larva přisedlá zpět do své rodičovské kolonie se čtyřmi jasně zřetelnými polypidy



Obr.32: Metamorfovaná larva s vysunutým lophophorem, která přisedla zpět do své rodičovské kolonie, vzniká z ní nová roseta



Obr. 33: Přisedlá metamorfovaná mladá kolonie



Obr.34: Stádia larev druhu *Pectinatella magnifica* (A-F). Larva na obr. F je již plně vyvinuta, jsou v ní jasně zřetelní čtyři polypidi, kteří jsou po přisednutí k substrátu vysunuti a mladá kolonie může začít přijímat potravu.

4. Nároky druhu na abiotické faktory prostředí

Abiotické faktory, tj. fyzikální a chemické faktory prostředí, mohou výrazně ovlivnit životní cyklus mechovek, jejich růst a přežití. Druh *Pectinatella magnifica* se vyskytuje ve stojatých vodách a lentických úsecích tekoucích vod, ale byl také zaznamenán v lotických ekosystémech s průměrnou rychlostí vody až $15,5 \text{ cm s}^{-1}$ (Hyunbin et al., 2014). Tento druh je považován za termofilní (Brown, 1933), většina kolonií se rozpadá při $12 \text{ }^\circ\text{C}$ (Bushnell, 1974) s teplotním optimem překračujícím $20 \text{ }^\circ\text{C}$ (Everitt, 1975; Ricciardi et Lewis, 1991). Fyzikální a chemické parametry vodního prostředí s výskytem *Pectinatella magnifica* se v odborné literatuře značně liší i v jednotlivých oblastech výskytu (Tab. 5), podrobnější výsledky týkající se vodních nádrží na Třeboňsku jsou shrnuty v komentáři 6. Většina autorů uvádí preferenci druhu ke slabě alkalické vodě s pH 8, nicméně na Třeboňsku a ve Finsku byl zaznamenán výskyt v kyselejších vodách i s hodnotami v rozmezí pH 6,0-6,6. V Kanadě a na Třeboňsku byly ve vodách s výskytem druhu zaznamenány i hodnoty pH 9,5, což může také souviset s přirozenou denní variabilitou tohoto parametru. Koncentrace chlorofylu-a se pohybují od $<1 \text{ } \mu\text{g.l}^{-1}$ po $272 \text{ } \mu\text{g.l}^{-1}$, celkového fosforu od $5 \text{ } \mu\text{g.l}^{-1}$ v čistých pískovnách po $1,18 \text{ mg.l}^{-1}$ a celkového dusíku od $0,1-12,3 \text{ mg.l}^{-1}$. Na základě těchto hodnot by bylo možno usuzovat, že druh *Pectinatella magnifica* má širokou toleranci ke kvalitě vody (Choi et al, 2015) a že je tolerantní vůči znečištění vody (Smith, 1985). Kang et An (2015) zmiňují tento druh jako indikátor eutrofní vody. Bylo ale prokázáno, že kvalita vody, stejně tak jako koncentrace chlorofylu-a a kyslíku, hrají důležitou roli v rozšíření tohoto druhu (Starunova et al., 2021). Například Cooper a Buris (1984) popisují *Pectinatella magnifica* jako ekologicky citlivý druh. Nabízí se také hypotéza, že tolerance druhu *Pectinatella magnifica* vůči znečištění vody se během sezónního vývoje nepatrně zvyšuje a silně znečištěná voda pouze inhibuje růst kolonií. Potvrzením této hypotézy se dosud nikdo nezabýval. Pomoci by mohla celosezónní studie *in-situ* se současným měřením parametrů vody a rozměrů označených kolonií v různých vodních útvarech bez jejich poškození, tzn. pod vodní hladinou. Vztah mezi výskytem *Pectinatella magnifica* a parametry vodního prostředí na Třeboňsku je popsán v komentáři 6.

Tabulka 5: Parametry vody s výskytem *Pectinatella magnifica* podle různých autorů (řazení chronologicky).

zdroj		Everitt, 1975	Ricciardi et Reiswig, 1994	Rodriguez et Vergon, 2002		Šetlíková et al., 2013	
stát		USA	Kanada	Francie		Česká republika	
parametr	jednotky	min.-max.	min.-max.	průměr ±SD	min.-max.	průměr ±SD	min.- max.
teplota	°C	22-32	9-26	N/A	10,3-24	22,4±2,7	16,6- 26,5
vodivost	μS.cm ⁻¹	82-330	N/A	N/A	295-530	N/A	N/A
pH	-	6,8-7,1	6,8-9,4	N/A	7,7-8,9	N/A	6-9,5
celkový dusík	mg.l ⁻¹	N/A	N/A	1,723 ¹	N/A	pískovny 1,6±0,38 rybníky 2,5±0,64	N/A
celkový fosfor	mg.l ⁻¹	N/A	N/A	N/A	0,04-0,38	pískovny 0,005±0,01 1 rybníky 0,064±0,06 7	N/A
chlorofyl- a	μg.l ⁻¹	N/A	N/A	N/A	0,77-43,5	N/A	N/A

zdroj		Hyunbin et al., 2014		Šinko, 2016		Vuorio et al., 2018		Musil et al., 2018
stát		Jižní Korea		Česká republika		Finsko		Česká republika
parametr	jednotky	průměr ±SD	min.- max.	průměr ±SD	min.- max.	průměr ±SD	min.- max.	průměr ±SD
teplota	°C	28,1 ±2,4	27,7- 28,6	N/A	N/A	N/A	<15, nejčastěji 21-26	N/A
vodivost	μS.cm ⁻¹	320,3 ±44,2	309- 354	133 ±41	54- 250	8,5 ±4,8 ²	3,4-17,1	123 ±35
pH	-	7,4 ±0,8	6,83- 8,9	7,8 ±0,8	6,2- 10,3	N/A	6,3-8,9	7,75 ±0,7
celkový dusík	mg.l ⁻¹	2,13 ±0,24	2,051- 2,338	2,02 ±1,86	0,1- 12,31	0,591 ±0,161 ²	0,315- 0,861	1,476 ±0,825
celkový fosfor	mg.l ⁻¹	0,14 ±0,06	0,132- 0,205	0,19 ±0,19	0,04- 1,18	0,028 ±0,014 ²	0,012- 0,058	0,163 ±0,142
chl-a	μg.l ⁻¹	1,32 ±0,37	1,29- 1,42	41 ±56	1- 272	16 ±10,3 ₂	5,5-36	54 ±61

SD Směrodatná odchylka

¹ Vypočteno stechiometricky z průměrných hodnot koncentrace amonných, dusitanových a dusičnanových iontů (stechiometrický poměr dusíku v iontech: 0,7778; 0,3043; 0,2258)

² Směrodatná odchylka dopočtena z průměrných hodnot naměřených na jednotlivých lokalitách.

Komentář 6. Vymezení abiotických a biotických podmínek druhu *Pectinatella magnifica*

Musil, M., Rajchard, J., Novotná, K., Balounová, Z., **Ježková, E.** (2018). The relationship between occurrence of invasive bryozoan *Pectinatella magnifica* (Leidy 1851) and parameters of the aquatic environment in the Biosphere Reserve Třeboňsko (Czech Republic). *Wetlands Ecology and Management*, 26: 977-983.

Cíl: Cílem studie bylo porovnat fyzikální, hydrochemické a hydrobiologické parametry vodních útvarů v lokalitách s různou úrovní hustoty výskytu invazivní mechovky *Pectinatella magnifica*.

Metodika: 20 lokalit na Třeboňsku v letech 2012–2014 (květen–září, dvakrát měsíčně); výskyt *Pectinatella magnifica* (ano/ne); charakter nádrže: pískovna, produkční rybník, rekreační rybník a ostatní nádrže; hloubka a plocha nádrže; průhlednost vody (Secchiho deska a zákal); chemismus vody: pH, CODMn, BOD, nasycení kyslíkem, vodivost, $\text{NH}_4^+\text{-N}$, $\text{NO}_3^-\text{-N}$, TN, $\text{PO}_4^{3-}\text{-P}$, $\text{NO}_3^-\text{-N}$; společenstva: fytoplanktonu (chl-a) a zooplanktonu (abundance a biomasa); mnohorozměrná analýza dat (RDA)

Výsledky: Kontrolní lokality (lokality s nepřítomností *Pectinatella magnifica*) se ve většině měřených parametrů signifikantně lišily od lokalit s výskytem *Pectinatella magnifica*, která má tendenci tvořit kolonie v lokalitách vykazujících nadprůměrné hydrochemické a biologické parametry v regionu Třeboňska: vyvážený režim kyslíku a pH, nízká koncentrace suspendovaných látek (hloubka změřená Secchiho deskou nad 1 m) a formy dusíku (průměrný TN $1,5 \pm 0,8 \text{ mg L}^{-1}$), průměrná koncentrace chlorofylu-a $54 \pm 61 \mu\text{g L}^{-1}$ a průměrná abundance zooplanktonu $117 \pm 253 \text{ ind. L}^{-1}$ ($\pm \text{S.D.}$) a biomasa (FW) 2 mg L^{-1} .

Závěr:

Místa s výskytem *Pectinatella magnifica* jsou často mezotrofní zaplavené pískovny a rybníky s ochranným statutem (např. národní přírodní památka), rybníky pro rekreační využití a rybníky s nízkou intenzitou rybářského využití (bez tvorby masivních vodních květů sinic, kolísání kyslíkového režimu atd.), zatímco lokality bez přítomnosti tohoto invazivního druhu mechovky jsou převážně striktně eutrofické-hypertrofické, rybníky s polo-intenzivním chovem kapra.

5. Výskyt, způsob a historie šíření

5.1 Invaze nepůvodních organismů a *Pectinatella magnifica*

Invazní nepůvodní druhy jsou celosvětovým problémem, který má významné rostoucí negativní dopady na životní prostředí (Wilson, 1992), biodiverzitu, i zdraví člověka (Early et al., 2016). Invazní druhy mohou totiž způsobit nenapravitelné ztráty biodiverzity, ale mohou i usnadnit šíření cizích parazitů a nemocí (Afanasyev et Lietytska, 2021) a mají tak značný vliv na fungování ekosystému (Mack et al., 2000). Biologické invaze ve vodních útvarech jsou považovány za tzv. „biologické znečištění“ a negativní dopady biologických invazí mohou být srovnatelné s účinky havarijního znečištění vody závadnými chemickými látkami (Afanasyev et Lietytska, 2021).

Biologické invaze způsobují každý rok přímé ekonomické ztráty vyčíslitelné v miliardách dolarů. Ekonomické škody u vodních invazních druhů byly poprvé komplexně kvantifikovány u tří hlavních průplavních systémů: evropských vnitrozemských kanálů (33,6 milionu dolarů), Suezského průplavu (8,6 milionu dolarů) a Panamského průplavu (náklady nebyly hlášeny). Z ohromujícího počtu druhů, které se těmito systémy rozšířily, byly finanční náklady specifikovány jen u pěti invazních druhů, a to v evropských vodách u druhů perloočka *Cercopagis pengoi* a slávička mnohotvárná *Dreissena polymorpha*, u Suezského průplavu u druhů čtverzubec stříbropásý *Lagocephalus sceleratus*, perutýn ďábelský *Pterois miles* a medúza *Rhopilema nomadica* (Balzani et al., 2022). Některé nepůvodní druhy vytlačují druhy původní z důvodu absence jejich přirozených nepřátel a parazitů, kteří by v původních stanovištích redukovali růst jejich populací (Torchin et Mitchell, 2004). Ekologickou integritu vodních ekosystémů, zvláště v souvislosti s intenzivní lodní dopravou (Pienimäki et Leppäkoski, 2004), narušují některé nepůvodní druhy, zvláště v případě dobré adaptace na globální změny klimatu, obohacování vod o živiny a jiné environmentální změny (Facon et al., 2006).

Pro ochranu životního prostředí před negativními dopady biologických invazí je důležitý následující postup:

- 1) Monitoring invazních druhů pro získání dat o jejich rozšíření a biologii v novém prostředí a taktéž kvůli potencionálním interakcím s původními druhy organismů (Balounová et al., 2011);

- 2) Studium ekologie invazivních druhů v místě jejich původu a v místě jejich invaze, zjištění intenzity invaze a způsobů šíření druhů, synergických a antagonických vlivů a překážek v šíření;
- 3) Identifikace a kvantifikace rizik výskytu a dalšího šíření invazivních druhů včetně doprovodných jevů, a to v oblasti hospodářství, životního prostředí a ochrany přírody a krajiny;
- 4) Návrh a zavedení odpovídajících opatření, jež umožní předcházet nebo minimalizovat škody napáchané invazními druhy (Mehta et al., 2007).

Za nejdůležitější donorové oblasti biologických invazí se považuje v rámci Evropy Ponto-Kaspická pánev, a dále Severní Amerika a Jihovýchodní Asie (Devin et al., 2005). Zásadní roli v šíření vodních nepůvodních druhů organismů po celém světě hraje lodní doprava, a to zejména transport balastní vody. V rámci 14 evropských studií týkajících se lodní dopravy bylo v balastní vodě identifikováno celkem 990 taxonů. Nalezené druhy zahrnovaly bakterie, houby, prvoky, řasy, různá životní stadia bezobratlých a ryby do velikosti těla až 15 cm. Většinu nalezených druhů tvořili korýši, měkkýši, mnohoštětinatci a řasy (Gollasch et al., 2002).

Je známo, že několik druhů mořských mechovek, jako např. *Bugula neritina*, *Bugula simplex*, *Bugula stolonifera* a *Watersipora subtorquata* bylo zavlečeno mimo svůj původní areál rozšíření (Ryland et al., 2011). O jediné sladkovodní mechovce, a to právě *Pectinatella magnifica*, je s určitostí známo antropogenní šíření daleko za hranice jejího přirozeného výskytu (Wood, 2014). Na základě dostupných dat, zeměpisného rozšíření a potenciačního rizika *Pectinatella magnifica* na biodiverzitu a ekosystémové funkce (Vuorio et al., 2018) je možné definovat tento druh jako vysoce invazivní nejen v České republice (Balounová et al., 2013b), ale i v dalších zemích jako Maďarsko (Szekeres et al., 2013), Jižní Korea (Seo, 1998) a Finsko (Vuorio et al., 2018).

Invaze druhu *Pectinatella magnifica* způsobila vážné hospodářské dopady na různá průmyslová odvětví po celém světě, jako je rybolov a akvakultura, výroba elektřiny, zavlažování a systémy zásobování vodou. Byly hlášeny škody na rybářských zařízeních, přístavištích a molech, stejně jako problémy s vodními elektrárnami, zavlažovacími systémy a zařízeními akvakultury v důsledku ucpání sacích košů a vodovodních potrubí (Wood, 2001; Nakano et Strayer, 2014; Choi et al., 2015, Wang et al., 2017). Pokud jde o přímý dopad na člověka, po poklesu vodní hladiny může rozklad velkých kolonií na suchu způsobovat nepříjemný zápach (Wood, 2001).

V největším sladkovodním čínském jezeře Poyang a dalších tanních jezerech Zuohai Lake, Zhudong Lake, Dianbai Pond a Dingzha Pond byly zaznamenány vážnější problémy s *Pectinatella magnifica*. Tisíce kolonií byly přichyceny ke klecovým chovům ryb, což může snížit intersticiální proudění vody s následnými účinky na rozpuštěný kyslík a chemii vody, což má nepříznivé dopady na akvakulturu a ekosystém (Wang et al., 2017). Masový výskyt *Pectinatella magnifica* způsobuje zvýšení průhlednosti vody v počátečním období kolonizace v důsledku filtrace velkého množství autotrofních a heterotrofních organismů v důsledku krmení jednotlivých zooidů (Hartikainen et al., 2009; Wood, 2001).

V chovech slávek u jezera Poyanghu (Čína) měla *Pectinatella magnifica* letální nebo subletální účinek na některé druhy mlžů (Wang et al., 2017). Velké množství kolonií invazní *Pectinatella magnifica* přichycených ke klecím slávek vedly k poklesu produkce, a dokonce k rozsáhlému úhynu mlže *Cristaria plicata* z důvodu silné konkurence o potravu a prostor, vytváření hypoxického prostředí a nedostatku kyslíku. V přítoku řeky Sv. Vavřince bylo hlášeno, že masivní kolonie *Pectinatella magnifica* přerůstají a zabíjejí slávičky mnohotvárné *Dreissena polymorpha* na skalnatých substrátech, pravděpodobně tím, že brání příjmu potravy a výměně plynů (Riccardi et Reiswig, 1994).

Potenciální ekologické riziko šíření je obdobné jako u jiných nepůvodních invazních druhů, a tím je vstup do potravních řetězců, konkurence, či případná produkce biologicky aktivních látek do životního prostředí. Tyto látky mohou být pro jiné organismy toxické nebo alergizující. Přihlédnout lze také ke skutečnosti, že se z rozpuštěných látek vlivem metabolismu vytváří pevné mikročástice, které mohou kontaminovat sedimenty (Tazaki et al., 2018). Proto je třeba předběžné opatrnosti a dalšího zkoumání tohoto živočicha (Balounová et Rajchard, 2014). Autoři Schwaha et Bauder (2021) rovněž uvádí, že vliv *Pectinatella magnifica* na sladkovodní ekosystémy a vodní společenstva zůstává málo známý.

5.2 Způsob šíření

Jedním ze způsobů šíření je plavání statoblastů na hladině a jejich šíření vodním proudem (Rodriguez a Vergon, 2002). Statoblasty mnohdy vytváří shluk (Obr. 35), v němž jsou vzájemně přichyceny háčky (Ruppert et al., 2004).



Obr. 35: Shluk statoblastů nalezených plovoucích na hladině pískovny Veselí (16.července 2022)

Díky háčkům se statoblasty snadno zachytí na nohách (a peří) ptáků (Okamura et al., 2019) a savců je umožněno šíření tohoto přisedlého živočicha proti proudu řek (Hejsková, 1950; Oda, 1974). Statoblasty byly také nalezeny v trávicím ústrojí ryb. Přítomnost statoblastů byla potvrzena v žaludku těchto druhů ryb: *Micropterus salmoides*, *Pomoxis annularis*, *Lepomis pallidus* a *Dorosoma cepedianum* (Osburn, 1921) a *Ictiobus cyprinellus* (Adámek et al., 2003). Statoblasty *Pectinatella magnifica* byly objeveny rovněž při jejich vylučování ulovenou rybou druhu *Neogobius melanostomus* (komentář 7). Brown (1933) zkoumal vliv trávicích enzymů obratlovců na životnost statoblastů. Do svých experimentů zahrnul dva druhy ryb (*Esox vermiculatus* a *Helioperca incisor*), dva druhy obojživelníků (*Rana pipiens* a *Ambystoma maculatum*), tři druhy plazů (*Chelydra serpentina*, *Sternotherus odoratus* a *Emys blandingii*), jeden ptačí druh (*Anas platyrhynchos*) a jeden savčí druh (*Ondatra zibethica*). Trávicím ústrojím kachny divoké (*Anas platyrhynchos*) prošlo 38 % statoblastů, které byly nepoškozené a schopné líhnutí, u želv to bylo 84 %, u žab

(skokan levhartí *Rana pipeins*) 89 %, a u axolotla skvrnitého (*Ambystoma maculatum*) dokonce 95 % statoblastů. Scherbak et Karaeva (1997) později zjistili, že u ryb je to 87 % statoblastů, které zůstávají po projití trávicím traktem nepoškozeny a schopny líhnutí. Šíření tohoto druhu významně napomáhá, že statoblasty zůstávají dormantní různou dobu (Ruppert et al., 2004).

Komentář 7. Nalezení možnosti šíření druhu *Pectinatella magnifica* pomocí zoochorie na území České republiky

Statoblasty *Pectinatella magnifica* byly objeveny při jejich vylučování ulovenou rybou. na Labi ve Štětí (obr. 36). Nejednalo se o výzkum podle předem stanovené metodiky, ale objev učiněný poté, co byly v lokalitě nalezeny kolonie *Pectinatella magnifica*.



Obr. 36: Statoblasty invazní *Pectinatella magnifica* byly nalezeny po jejich vyloučení u řitního otvoru invazního hlaváče černoústého (*Neogobius melanostomus*); Štětí (21. srpna 2022). Více než deset statoblastů zájmového invazního druhu mechovky, které s největší pravděpodobností prošly trávicím traktem invazního druhu ryby téměř bez viditelného poškození bylo nalezeno při rybářských závodech v Labi, v blízkosti papíren Štětí. Tento nález přispívá k podpoře obou nejvýznamnějších strategií šíření statoblastů *Pectinatella magnifica*, a to jak pomocí ryb (zoochorie), tak i rybářského náčiní (antropochorie).

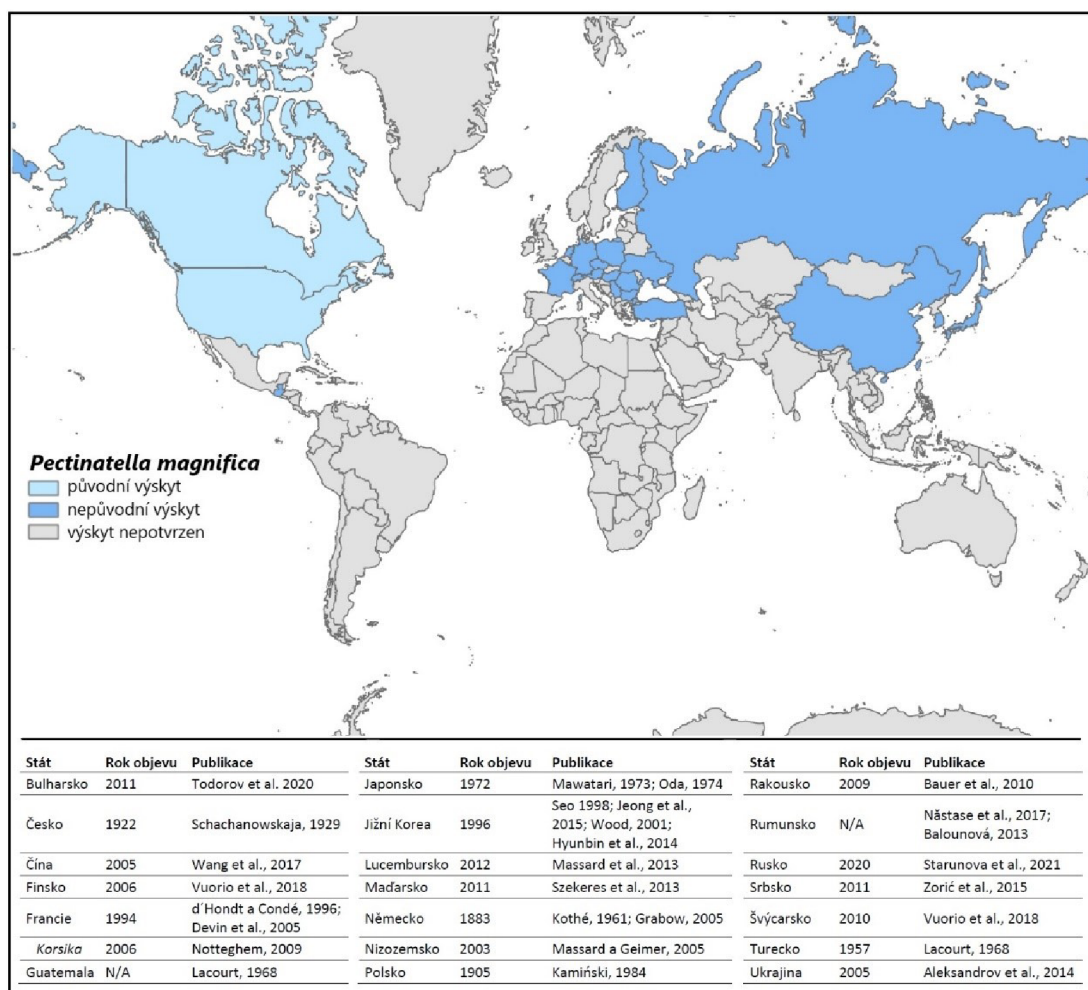
Nejen Wang et al. (2017) považují za nejdůležitější způsob šíření antropochorií. Dle předpokladu k šíření přispěly lodní doprava, výstavba přehrad, spojovací kanály,

exploatace zdrojů jako štěrk či písek, turistika, rekreace, vodní sporty atd. (Lacourt, 1968; Neck et Fullington, 1983; Nehring, 2005; Balounová et al., 2013a). Balounová et al. (2007) poukazují i na možnosti transportu statoblastů během povodní. Dalším způsobem šíření tohoto druhu pomocí člověka může být přenášení statoblastů na rybářském náčiní (Seo, 1998). Analýza pravděpodobných cest a dynamiky šíření druhů v Evropě umožnila vyslovit podloženou domněnku, že výrazné zintenzivnění invaze bylo spojeno s počátkem aktivního používání nových pletených vlasců ze syntetických vláken a kaučukových neoprenových oděvů pro amatérský rybolov, které jsou vhodným substrátem pro zachycení háčků statoblastů. Nejpravděpodobnějším způsobem invaze tohoto druhu do povodí Dněpru je právě přenos statoblastů z delty Dunaje spolu s rybářským vybavením. Všechny nálezy *Pectinatella magnifica* v řece Dněpru byly lokalizovány v úsecích masového amatérského rybolovu (Afanasyev et Lietytska, 2021).

Nottenghem (1999) tvrdí, že je pravděpodobné, že je *Pectinatella magnifica* šířena při introdukci malých ryb do řek a rybníků. Wang et al. (2017) dávají nejpravděpodobnější způsob introdukce *Pectinatella magnifica* do Číny do souvislosti s komerčním dovozem ryb, mlžů a vodních rostlin. Ačkoliv je *Pectinatella magnifica* výlučně sladkovodní organismus, statoblasty byly nalezeny i v brakických vodách (Michelena et al., 2014).

5.3 Šíření druhu mimo areál přirozeného rozšíření

V současné době je výskyt druhu *Pectinatella magnifica* (Obr. 37) zaznamenán nejen v Severní Americe (Wood 2001), ale také v Evropě a Asii (Mawatari, 1973; Hirose, 2017). Transatlantický přenos *Pectinatella magnifica* do Evropy je připisován lodní dopravě (Šetlíková et al., 2005), další šíření bylo buďto samovolné, a to především po proudu řek (Starunova et al., 2021), nebo pomocí jiných živočichů (vodní ptáci, pravděpodobně také ryby) či antropogenně, a to zejména na území jednotlivých povodí. Předpokládá se, že do povodí Dunaje se *Pectinatella magnifica* šířila z povodí Rýna (Schwaha et Bauder, 2021). Její přítomnost byla zaznamenána i v jiných tocích úmoří Černého moře, například v Dněpru na Ukrajině (Afanasyev et Lietytska, 2021). První nález *Pectinatella magnifica* mimo areál původního rozšíření publikoval Kraepelin (1884; 1887), který ji našel na podzim roku 1883 při plavání v řece Billa (přítok Labe) u Hamburku. Masivní postup dalšího šíření druhu v Evropě popsali Balounová et al. (2011) na základě dříve publikovaných údajů.



Obr.37: Areál výskytu druhu *Pectinatella magnifica*.

Na území současné České republiky byl druh popsán již v roce 1922, předtím byl nalezen mimo areál přirozeného rozšíření pouze v Německu a Polsku. Výskyt nebyl v některých státech pravděpodobně dosud popsán z důvodu malého zájmu o tento druh. Amatérské samostatné nálezy v posledních několika letech jsou také známy z Portugalska, Saudské Arábie a Španělska (Inaturalist.ca, 2023). Vzhledem k významným trasám lodní dopravy by bylo vhodné se možným výskytem druhu zabývat například na Slovensku a v Bělorusku. Jediný výskyt druhu na jižní polokouli byl zaznamenán v Guatemale, a to pouze ve formě statoblastů.

N/A – období nálezu se nepodařilo přesně určit

5.4 Historie šíření na území České republiky

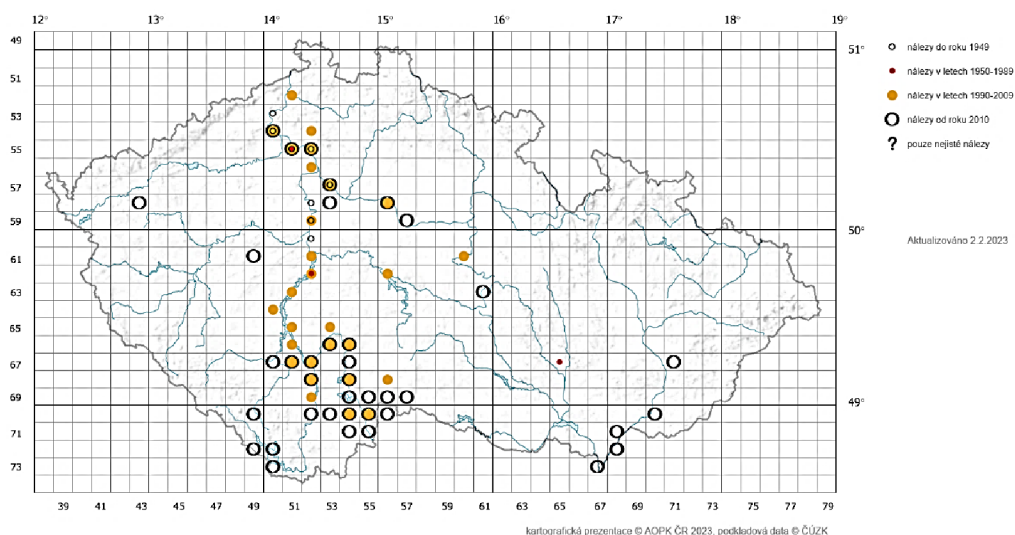
V České republice byla *Pectinatella magnifica* nalézána již na počátku 20. století v řece Labi a Vltavě (Hrabě, 1935). Úplně první nález byl zaznamenán v Labi u Litoměřic roku 1922 (Schachanowskaja, 1929). Její opětovný výskyt ve větším množství tam byl zaznamenán až v letech 1933 a 1934 (Opravilová, 2005). Dále byla *Pectinatella magnifica* zjištěna na Labi v okolí Roudnice (Sekera, 1931; Hejsková 1952), u Lovosic, Liběchova, Sebusína (Hrabě, 1935) a Neratovic

(Hejsková, 1952). Ve Vltavě, konkrétně ve starém rameni u Prahy (u Císařského mlýna), ji poprvé na podzim r. 1928 našla Schachanowskaja. Další nálezy z Vltavy (Bráník a Zbraslav) jsou známy let 1947 a 1948 (Hejsková, 1952). Roku 1951 byla zjištěna i na Kníničské přehradě (nyní Brněnská přehrada/vodní nádrž Brno) u Brna (Hrabě, 1952). V letech 1970-1975 byl hlášen výskyt v přehradní nádrži Slapy (Opravilová, 2005). Poté byla naposledy ve 20. století zaznamenána jednorázově v rybníce Jistebnici (SZ od Tábora) v roce 1995 (Balounová et al., 2007).

Roku 2003 byla tato mechovka objevena v nádrži Cep u Suchdola v Chráněné krajinné oblasti (CHKO) a Přírodní rezervaci (PR) Třeboňsko (Šetlíková et al., 2005). V malém množství byla v následujícím roce zaznamenána rovněž v sousední nádrži Cep II. Od té doby se tento druh šířil především v regionu Třeboňska (Balounová et al., 2013b). Od prvního výskytu r. 2003, který již byl považován za masový, se šířila tak, že lze uvažovat o invazi této mechovky (Balounová et al., 2007). V roce 2014, zde bylo známo již 22 invadovaných lokalit (Balounová et Rajchard, 2014). Do roku 2010 byla *Pectinatella magnifica* zjištěna na pěti štěrkopískovnách: Cep, Vlkovská pískovna, jezera Veselí, Veselí I a Horusice a sedmi rybnících: Nový Lipnický, Svět (+ sádky), Staňkovský, Hejtman, Vydýmač u Hejtmanu a Nový Kanclíř (Šetlíková et al., 2013). V roce 2011 byl tento druh zaznamenán i na produkčním rybníku Ruda. V následujícím roce přibýlo dalších devět lokalit s výskytem: rybníky Mlýnský, Prelátský, Stupský, Zájezek, Podsedek, U Vostudy, Vizír, Starolipnický a výpust ze Starého Jezera. V jižních Čechách byla *Pectinatella magnifica* nalezena rovněž v řece Lužnici, a to roku 1998 ve městě Tábor, následující rok v Dobronicích a roku 2008 v Bechyni a Hvozd'anech (Šinko, 2016). Šíření probíhalo taktéž proti proudu řeky, pozdější výskyt je znám z města Sezimovo Ústí (Šusterová, 2014) a obce Roudná (Šinko, 2016). V roce 2004 se objevila na toku Vltavy na přehradní nádrži Hněvkovice (Šetlíková et al., 2005). *Pectinatella magnifica* byla rovněž zjištěna i v dalších přehradních nádržích Vltavské kaskády: Kořensko (2009), Orlík (2006) a Slapy (2009) (Šinko, 2016). Z roku 2004 je znám i výskyt z vodárenské nádrže Želivka (Šetlíková et al., 2005). Na Labi byla zaznamenána mezi městy Děčín, Kolín a Litoměřicemi (Holec, 2014), na štěrkopískovnách Proboštský rybník, Pišťanské jezero a Sandberg, dále pak na toku Úštěckého potoka (přítoku Labe), na Úštěckém rybníku. (Šinko, 2016). Na řece Ohři byla zjištěna ve městě Bohušovice nad Ohří a na řece Chrudimce mezi nádrží Seč a obcí Dolní Bradlo (Šinko, 2016). Výskyt druhu *Pectinatella*

magnifica v České republice dle Nálezné databáze ochrany přírody (NDOP) je zobrazen na obr. 38. Výsledky průběžného monitorování lokalit výskytu na Třeboňsku v letech 2014–2017 a aktualizace stavu v roce 2022 jsou shrnuty v komentáři 8.

Výskyt druhu *Pectinatella magnifica* podle záznamů v ND OP



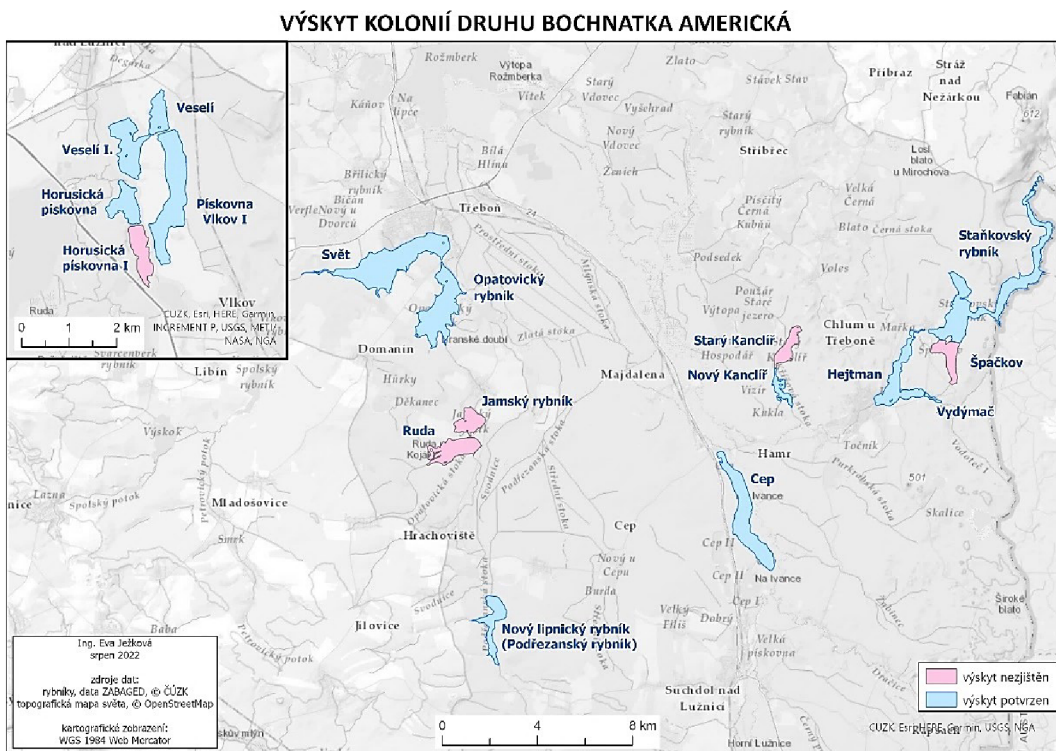
Obr. 38: Výskyt druhu *Pectinatella magnifica* v České republice dle databáze NDOP (Portál AOPK, 2023).

Komentář 8. Průběžné monitorování lokalit výskytu na Třeboňsku 2014–2017 a aktualizace stavu v roce 2022

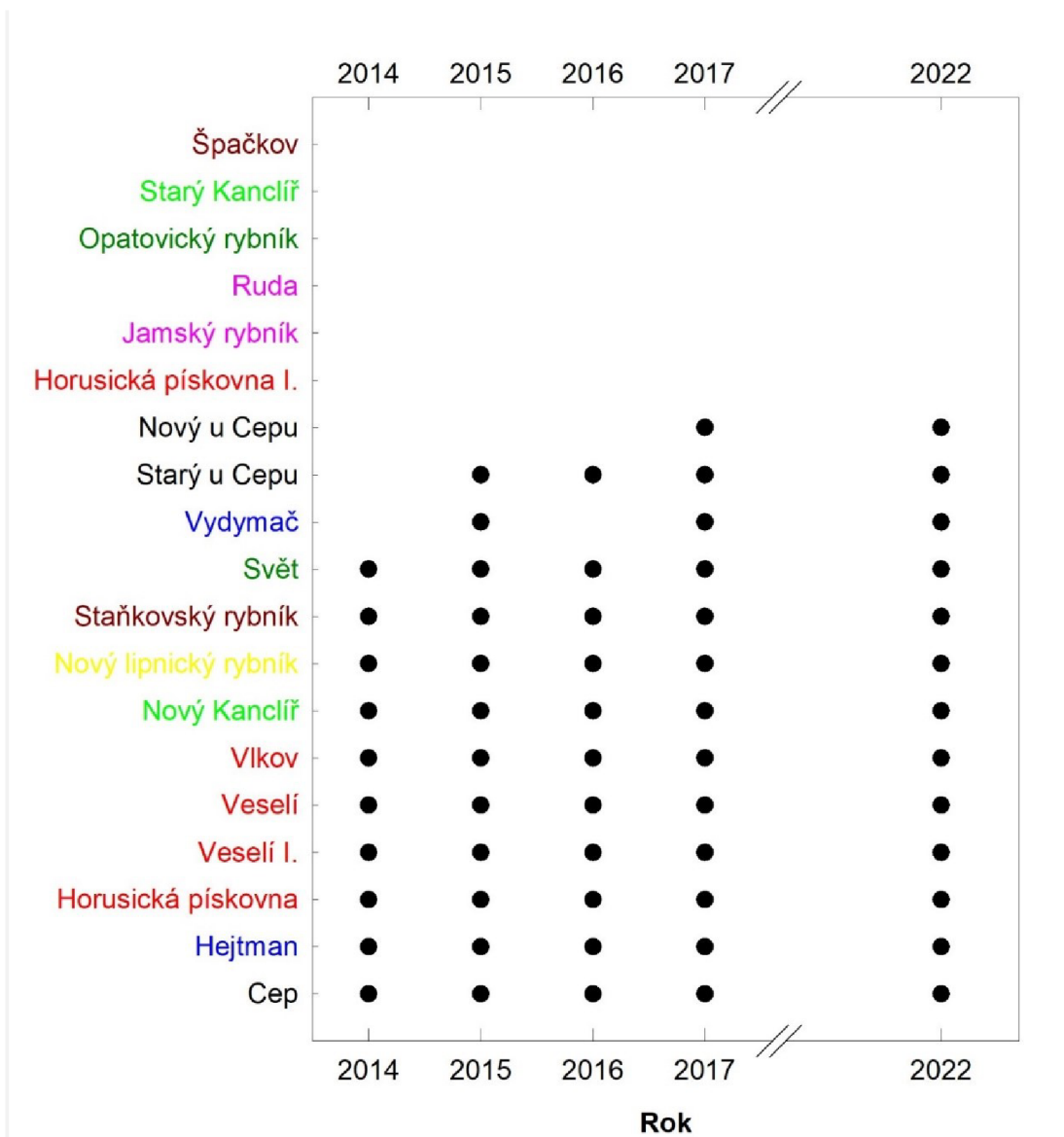
Cíl: V letech 2014-2017 probíhal průběžný monitoring lokalit výskytu na Třeboňsku s potvrzeným a potencionálním výskytem *Pectinatella magnifica* (obr. 39 a 40). Roku 2022 byly prováděny kontrolní návštěvy lokalit. Cílem bylo navázat na disertační práci Ing. Jana Šinka, Ph.D.

Závěr: Na Třeboňsku se *Pectinatella magnifica* vyskytovala v 10 vodních nádržích ve všech sledovaných letech (Cep, Hejtman, Horusická pískovna, Nový Kanclíř, Nový lipnický rybník, Staňkovský rybník, Svět, Veselí, Veselí I., Vlkov). V šesti nádržích (Horusická pískovna I., Jamský rybník, Ruda, Starý Kanclíř, Špačkov a Opatovický rybník) zjištěna nebyla. V nádrži Vydýmač byl výskyt zaznamenán poprvé v roce 2008 a definován jako nepravidelný (Šinko, 2016), což potvrzuje zjištěný výskyt v letech 2015, 2017, 2022. V rybníce Ruda, který je napájen Opatovickou stokou, nebyl výskyt

Pectinatella magnifica ve sledovaných letech zaznamenán, přestože byl v roce 2011 potvrzen Šinkem (Šinko, 2016). Opatovická stoka napájí rovněž rybník Opatovický a Jamský, kde kolonie *Pectinatella magnifica* nebyly taktéž nalezeny. V rybníce Starý u Cepu byla *Pectinatella magnifica* poprvé nalezena v roce 2015 (rovněž v letech 2016 i 2017) a v rybníce Nový u Cepu v roce 2017. Oba rybníky jsou napájeny Střední stokou.



Obr. 39: Přehled vodních nádrží na Třeboňsku a Veselí, kde byl výskyt druhu *Pectinatella* potvrzen i nezjištěn monitoringem v letech 2014-2017



Obr. 40: Výsledek monitoringu lokalit výskytu kolonií druhu *Pectinatella magnifica* na Třeboňsku s potvrzeným a potencionálním výskytem *Pectinatella magnifica* v letech 2014, 2015, 2016, 2017 a 2022. Stejnými barvami jsou označeny názvy nádrží, které spolu souvisí geograficky. V šesti nádržích druh nebyl za celou dobu monitoringu zjištěn vůbec.

6. Mezidruhové vztahy

6.1 Chemické složení a biologicky aktivní látky

Kolonie *Pectinatella magnifica* obsahují pouze 0,4 % až 2,2 % sušiny (Pazourek et al., 2016), ve které jsou obsaženy proteiny (albumin a ovalbumin), chitin, soli vápníku a chlorid sodný (Morse, 1930). V koloniích byl zjištěn také glykosphingolipid obsahující oligosacharidickou strukturu $\text{ClcNac}\beta\text{1-4Glc}\beta$, která byla nalezena rovněž v mnohonožkách a vajíčkách ježovky (Itonori et Sugita, 2005). V lyofilizovaných koloniích byly taktéž zjištěny deriváty různých mastných kyselin a sterolů (Pazourek et al., 2016). I přesto, že většina kolonie je složená především z vody, produkují mechovky, podobně jako mnohé další druhy mořských bezobratlých, sekundární metabolity. Studium sekundárních metabolitů mechovek má velký potenciál. Do roku 2010 bylo z několika tisíc recentních druhů mechovek zkoumáno z hlediska produkce biologicky aktivních látek pouze 32 mechovek. Z tohoto poměrně malého počtu bylo ovšem nalezeno 200 různých sloučenin od jednoduché struktury až po komplexní makrocyclické sloučeniny (jako např. steroly, terpeny, deriváty mastných kyselin, alkaloidy amakrolidické laktony). Mechovkám slouží tyto látky jako obranný systém nejen proti konkurenčním organismům a predátorům, ale i proti infekcím, či parazitům, nebo jako chemikálie pro vnitrodruhovou a mezidruhovou komunikaci. Jinými slovy produkce těchto látek je součástí životní strategie mechovek (Salmonová et al., 2019). K produkci biologicky aktivních látek u sladkovodních mechovek nebyly donedávna dostupné žádné informační zdroje. V roce 2012 byla popsána antimikrobiální aktivita extraktů z mechovky druhu *Hyalinella punctata*. Druhým druhem sladkovodní mechovky, u které byla tato problematika studována, je právě *Pectinatella magnifica*. Byly provedeny a vyhodnoceny biologické testy (pomocí buněčné kultury myších fibroblastů), které pouze prokázaly biologickou aktivitu přítomných látek, ze kterých však nelze přímo určit které biologicky aktivní látky kolonie *Pectinatella magnifica* produkují (Šusterová, 2014; Balounová et al., 2015). Extrakty z mechovek druhů *Hyalinella punctata* a *Pectinatella magnifica* dále vykazaly antimikrobiální a antifungální aktivitu. Doposud však nebyla izolována a charakterizována žádná konkrétní chemická sloučenina. Extrakty z *Pectinatella magnifica* navíc vykazovaly mírnou cytotoxickou aktivitu (Kollar et al., 2016). Důležitým sekundárním metabolitem farmakologického významu izolovaným z mořského druhu mechovky *Bugula neritina* je bryostatin. Tento makrocyclický

metabolit je předmětem hlubšího zkoumání klinických studií z důvodu potenciální léčby nádorových onemocnění, HIV a Alzheimerovy choroby (Salmonová et al., 2019).

6.2 Interakce s jinými organismy

Bylo zjištěno, že vedle fytoplanktonu se v koloniích *Pectinatella magnifica* vyskytují i bakterie (obr. 41), zejména dva druhy *Aeromonas veronii* a *Aquitalea magnusonii*. Více druhů bakterií bylo zjištěno ve vnější vrstvě kolonie se zooidy než v matrix. Shodně však převládaly aerobní druhy bakterií (Vlková et al., 2015). Extrakty vylouhované z druhu *Pectinatella magnifica* pomocí organických rozpouštědel vykazovaly dobrou odolnost proti tvorbě biofilmu z některých kmenů bakterií (Pejin et al., 2015).



Obr. 41: Asociace kolonií druhu *Pectinatella magnifica* s řasami a cyanobakteriemi (foto Rajchard, 2014)

Sladkovodní mechovky mohou hostit parazitické skupiny Microsporidia a Myxozoa (Canning et al., 2002; Desser et al., 2004). Endoparazit rybmorka *Tetracapsuloides bryosalmonae* je příčinou závažného proliferativního onemocnění ledvin (PKD), jež způsobuje vysokou úmrtnost ryb a významné ekonomické ztráty lososovitých ryb na farmách a rovněž snížení populací volně žijících ryb v Evropě a Severní Americe (Sterud et al., 2007; Vuorio et al., 2018). Jako hostitelé tohoto druhu rybmorky v rozmanitých stanovištích bylo identifikováno 11 druhů mechovek z třídy Phylactolaemata, konkrétně rody *Fredericella*, *Plumatella*, *Lophopodella* a *Pectinatella* (Okamura et Wood, 2002). K většině přenosu rybmorek může dojít jak mezi zooidy v kolonii mechovek, tak byl prokázán i přenos prostřednictvím statoblastů (Hill et Okamura, 2007). Problematika eliminace mechovek jako původce onemocnění PKD v rybochovných zařízeních nebyla v České republice vůbec řešena, proto byla

vydána v roce 2017 Agronomickou fakultou Mendelovy univerzity v Brně certifiková metodika (R13/2016) s názvem „Metodika eliminace mechovek (Bryozoa) v rybochovných zařízeních“ s cílem zvýšení a zefektivnění produkce lososovitých ryb v ČR. Testovány byly dva modelové druhy mechovek *Plumatella emarginata* a *Cristatella mucedo*, které byly v zahraničních studiích potvrzeny právě jako hostitelské druhy *Tetracapsuloides bryosalmonae* (Anderson et al., 1999). Pro testy byly vybrány tři chemické prostředky – formaldehyd, Persteril a Savo Original. Kolonie druhu *Cristatella mucedo*, odebrané z volných vod, byly výrazně odolnější než kolonie *Plumatella emarginata*, pocházející z modelového recirkulačního zařízení. Z ekonomického hlediska nejvýhodnější varianta (30 Kč/m³) eliminace mechovek je použití přípravku Savo Original. Tento přípravek je nezbytné použít v zařízení, kde v době zásahu nejsou ryby, protože koncentrace (0,1% roztok), potřebná usmrcení mechovek, je letální i pro ryby (Mareš et al., 2017).

Celkově byla pozorována asociace mnoha organismů s koloniemi mechovek, často byly zaznamenány larvy Chironomidae, z dalších pak např. zástupci Platyhelminthes, Annelida (Oligochaeta), Arthropoda (Cladocera), Copepoda (Cyclopidae), či Zygoptera (Dendy et Sublette, 1959; Dendy, 1963). V přírodním prostředí, či v laboratoři byla potvrzena predace druhu *Pectinatella magnifica* larvami vodnářek *Sisyra* sp. (Sisyridae), larvami pakomárů *Orthocladius* sp. (Chironomidae) a rybami druhů *Macropodus opercularis* (Osphronemidae) a *Neogobius melanostomus* (Gobiidae), více viz komentář 9.

6.3 Predace

Komentář 9: Nalezení predátorů druhu *Pectinatella magnifica*

Během podrobnějšího pozorování kolonií sladkovodních mechovek na Třeboňsku během sezony roku 2017 byla zaznamenána predace několika organismy, a to např:

1) Vodnářka = *Sisyra* sp. (čeleď Sisyridae, řád Neuroptera)

Larvy vodnářek jsou obligátní parazité sladkovodních hub a mechovek. Mají dlouhé čelisti, jimiž je nabodávají. Opakovaně byl tento jev pozorován a potvrzen na koloniích *Pectinatella magnifica*, které byly přeneseny do laboratoře a sledovány pod binolupou (Obr. 42–44). Je známo, že vodnářkovití jsou starobylá čeleď z řádu síťokřídlých, jejichž larvy jsou vázány na houbovce a mechovky, žijí uvnitř jejich těl či kolonií a pravděpodobně na nich parazitují. Mají k tomu specificky upravené ústní

ústrojí. Z pozorování autorů Koláře a Špačka (2021) vyplývá vazba především na houbovce a zjištění, že vazba na mechovky je v ČR vzácná.



Obr. 42: Larva vodnářky (*Sisyra* sp.; Sisyridae) nabodávající kolonie *Pectinatella magnifica*



Obr. 43: Larva vodnářky (*Sisyra* sp.; Sisyridae).



Obr. 44: Larva vodnářky (*Sisyra* sp.; Sisyridae).

2) Pakomáři (Chironomidae)

Asociace larev pakomárů byly pozorovány s koloniemi *Pectinatella magnifica* po celou dobu studia kolonií. Larvy pakomárů rodu *Orthocladius* přenesené do laboratoře spolu s koloniemi *Pectinatella magnifica* byly pozorovány při predaci zooidů (obr. 45). V koloniích byly rovněž zaznamenány larvy pakomárů žijící přímo v matrix.



Obr. 45: Pakomár rodu *Orthocladius* (Chironomidae).

3) Ryby

V laboratorních podmínkách ryby druhu *Macropodus opercularis*, původem z Asie predovaly druh *Pectinatella magnifica* během dvou pokusů. V pokusu, kde byla sledována líhnivost statoblastů v akváriu s rybami, byla zaznamenána okamžitá predace zooidů po jejich vylihnutí ze statoblastů. V pilotním pokusu vlivu kolonií na chemismus vody predovaly ryby kolonie přítomné v nádobě (není prezentováno). Invazní ryby druhu *Neogobius melanostomus* (obr. 11) predují druh *Pectinatella magnifica* v našich vodách. Statoblasty tohoto invazního druhu byly nalezeny u řitního otvoru ryby, pravděpodobně prošly trávicím traktem, a jelikož je tento druh ryby velmi dravý, lze předpokládat, že statoblasty byly pozřeny při predaci kolonií, které byly v řece rovněž nalezeny.

6.4 Interakce s jinými druhy mechovek

Úspěšné naturalizované invazní druhy jsou schopny nekontrolovaného rozmnožování, způsobují biologické překážky, vytlačují původní druhy, narušují „normální“ strukturu biotických společenstev s nepředvídatelnými a nevratnými následky. Jedním z těchto druhů je i severoamerický druh mechovky *Pectinatella magnifica* (Afanasyev et Lietytska, 2021). Nepohlavní šíření kolonií mechovek obvykle vede ke kontaktu a smíšenému růstu se sousedními přidruženými organismy, jako jsou jiné mechovky a houbovce. Konkurence o prostor je zřejmě běžná, ale význam a rozsah kompetice byly málo prozkoumány (Bushnell, 1966; Wöss, 1996). Na základě početnosti statoblastů byla proto zjišťována konkurence mezi *Pectinatella magnifica* a jinými druhy mechovek v nádržích na Třeboňsku (komentář 10).

Mukai (1998) hodnotil výsledek kompetice malých „transplantovaných“ kolonií *Pectinatella magnifica* a *Asajirella gelatinosa* přenesených na povrchy s koloniemi druhu *Plumatella* v přirozeném prostředí. Pozoroval přerůstání, po kterém následovalo odumírání zarostlých částí kolonií *Plumatella*. Tato mezidruhová kompetice byla zaznamenána i na Třeboňsku (komentář 11). V dalších „transplantačních“ studiích *Asajirella gelatinosa* obklopila a přerostla periferní části *Pectinatella magnifica*, zatímco v jiných případech se *Asajirella gelatinosa* vzdálila od rostoucích okrajů *Pectinatella magnifica*. Únik před konkurencí může být jednou z výhod pohybu v gelových koloniích (Mukai, 1998).

Komentář 10. Početnost statoblastů *Pectinatella magnifica* a jiných druhů mechovek na Třeboňsku

Cíl: Na základě početnosti statoblastů popsat konkurenci mezi *Pectinatella magnifica* a jinými druhy mechovek.

Metodika: V průběhu vegetační sezony 2017 byla zhruba v týdenním intervalu (6.6., 15.6., 22.6., 28.6., 4.7., 12.7., 20.7., 26.7., 2.8., 9.8., 15.8., 23.8., 30.8. a 6.9.) stanovena semi-kvantitativně početnost statoblastů (nejso, méně jak 10 statoblastů, desítky statoblastů a stovky statoblastů) *Pectinatella magnifica* a dalších druhů mechovek. Byl prováděn tah planktonní sítě o délce tahu 1 m a pěti opakování v pobřežní linii rybníka do 1 m hloubky. Statoblasty byly převedeny do vzorkovnic a uchovány pro transport ve vodě z lokality. Vzorkování probíhalo na několika nádržích: Cep, Hejtman, Nový Kanclíř, Nový lipnický, Staňkovský, Starý Kanclíř, Špačkov, Veselí, Veselí I. a Vlkov. Několik dalších nádrží (Jamský, Horusický, Opatovický, Svět a Ruda) bylo vzorkováno třikrát až pětkrát za vegetační sezonu (6.6., 22.6., 4.7., 2.8. a 6.9.). K porovnání počtu pozorování, kdy dle početnosti statoblastů *Pectinatella magnifica* převažovala nad početností statoblastů jiných druhů mechovek, s počtem pozorování, kdy počty statoblastů *Pectinatella magnifica* byly s početností statoblastů jiných druhů mechovek srovnatelné, či nižší, byl použit v každé nádrži chí-kvadrát test. K testování rozdílu v početnosti statoblastů *Pectinatella magnifica* a dalších druhů mechovek byly semi-kvantitativním datům o výskytu přiřazeny numerické hodnoty (nejso: 0, <10: 1, desítky: 10, stovky: 100). Data byla zlogaritmována ($\log x + 2$) a testován byl jejich rozdíl, což umožnilo testovat logaritmus poměru početnosti *P. m* a početnosti ostatních druhů mechovek, i když byly v datech původně nuly. Kruskal-Wallisův test byl použit pro testování zvláště vlivu data sběru a nádrže na rozdíly v početnosti *Pectinatella magnifica* a jiných druhů mechovek. Testovány byly jednak nádrže vzorkované 10-14krát za sezónu (viz výše) a pak též i všechny nádrže s použitím čtyř odběrů za sezónu (začátek sezóny: většinou 6.6., 4.7., 2.8. a 6.9.). Všechny statistické testy byly provedeny v programu Statistica 13.2.

Výsledky: Počet pozorování, kdy *Pectinatella magnifica* dominovala nad ostatními mechovkami, se statisticky průkazně lišil (převažoval) ve Veselí I. ($\chi^2=6,116$; $sv=2$; $p=0,047$) nad ostatními variantami (tj. početnost statoblastů *Pectinatella magnifica* srovnatelná s početností statoblastů jiných druhů mechovek či naopak početnost

statoblastů ostatních druhů mechovek převažoval nad početností statoblastů *Pectinatella magnifica*) (Tab. 6). Počet pozorování všech těchto typů (dominance, srovnatelnost a „nedominance“) byl ve většině nádrží srovnatelný (statisticky průkazně neodlišný od rovnoměrného výskytu všech tří typů pozorování). Jen v rybníce Nový Kanclíř ($\chi^2=6,116$; sv=2; p=0,046) a pískovně Cep ($\chi^2=6,838$; sv=2; p=0,032) statisticky průkazně převažovala pozorování, kdy početnost statoblastů *Pectinatella magnifica*. a jiných druhů mechovek byla srovnatelná (Tab. 6). V rybnících Jamský, Opatovický, Ruda, Svět a Špačkov naopak převažovala pozorování, kdy jiné druhy mechovek dominovaly nad *Pectinatella magnifica*. Pokud bylo determinováno, jiné druhy mechovek patřily k rodu *Plumatella*.

Tabulka 6: Absolutní a relativní počty případů dominance, srovnatelné početnosti či naopak menší početnosti statoblastů *Pectinatella magnifica* (*P. m.*) v jednotlivých nádržích v průběhu vegetační sezóny 2017.

nádrž	Absolutní počty případů			Celkem	Relativní počty případů		
	<i>P. m.</i> > jiné	<i>P. m.</i> =jiné	<i>P. m.</i> < jiné		<i>P. m.</i> > jiné	<i>P. m.</i> =jiné	<i>P. m.</i> < jiné
Cep	1	11	1	13	8	85	8
Hejtman	7	6	0	13	54	46	0
Horusická pískovna	1	4	0	5	20	80	0
Jamský	0	0	4	4	0	0	100
Nový Kanclíř	0	9	5	14	0	64	36
Nový lipnický	10	3	1	14	71	21	7
Opatovický rybník	0	1	2	3	0	33	67
Ruda	0	0	4	4	0	0	100
Staňkovský rybník	6	8	0	14	43	57	0
Starý Kanclíř	1	5	7	13	8	38	54
Svět	0	0	4	4	0	0	100
Špačkov	0	0	10	10	0	0	100
Veselí	6	6	2	14	43	43	14
Veselí I.	9	5	0	14	64	36	0
Vlkov	5	6	2	13	38	46	15

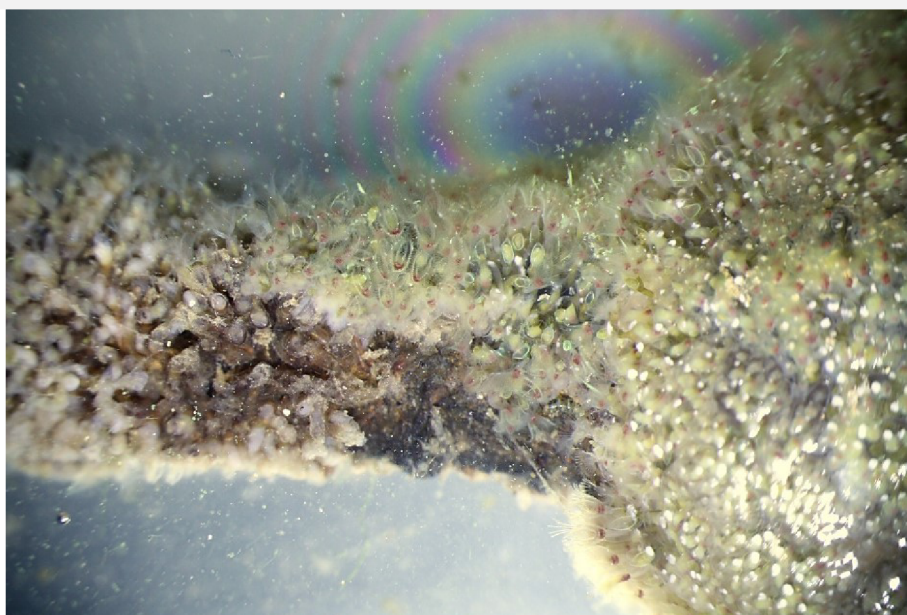
V souladu s výše uvedeným byly i rozdíly v početnosti statoblastů *Pectinatella magnifica* a jiných druhů mechovek v rámci sezóny srovnatelné (nádrže vzorkované 10 až 14-krát za sezónu: H(12, N=127)=13,202; p=0,512; všechny nádrže s použitím čtyř odběrů za sezónu: H(3, N=59)=0,786; p=0,853), ale lišily se mezi nádržemi (nádrže odebírané 10 až 14-krát za sezónu: H(9, N=127)=58,988; p<0,0001; všechny nádrže s použitím čtyř odběrů za sezónu: H(14, N=59)=42,368; p=0,001).

Závěr: Na základě početnosti statoblastů lze usuzovat, že *Pectinatella magnifica* ve vztahu k ostatním druhům mechovek ve většině sledovaných nádrží na Třeboňsku

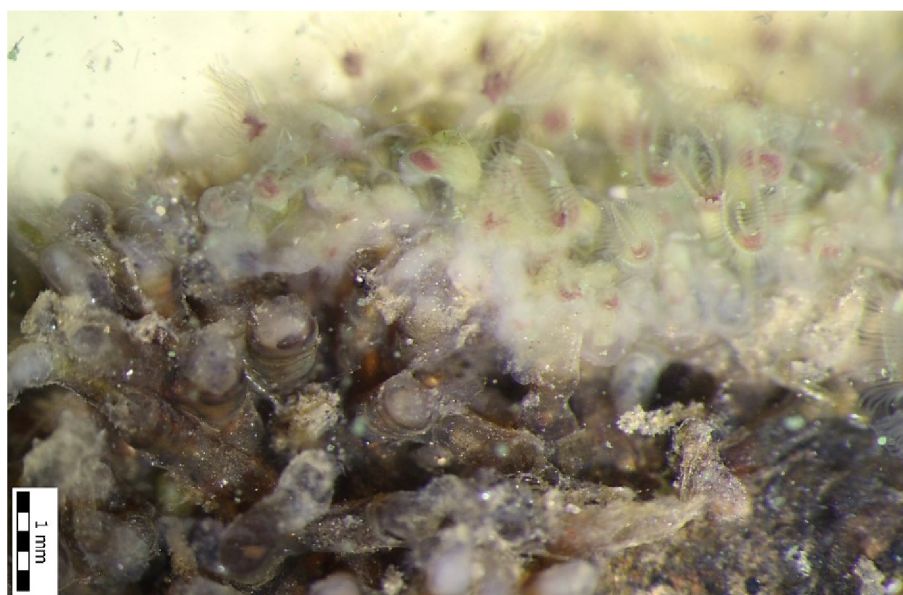
zatím nevykazuje jednoznačný invazní charakter, a to ani v pískovnách. V rybnících se zdá, že naopak stále převažují jiné druhy mechovek.

Komentář 11. Pozorování obsazování habitatu druhem *Pectinatella magnifica*

Během intenzivního pozorování prováděného v rozmezí června-října v r. 2017 byla na sledovaných vodních nádržích zjištěna kompetice o habitat mezi *Pectinatella magnifica* a původními druhy sladkovodních mechovek. Bylo opakovaně pozorováno, jak *Pectinatella magnifica* „přerůstá“ a pokrývá svými koloniemi kolonie ostatních druhů mechovek (obr. 46 a 47).



Obr.46: Kompetice o habitat mezi *Pectinatella magnifica* (vpravo) a dalším druhem sladkovodní mechovky (*Plumatella fungosa*)



Obr. 47: *Pectinatella magnifica* svou kolonií porůstá kolonii jiného druhu sladkovodní mechovky (*Plumatella fungosa*).

7. Závěr

Průběžným monitorováním lokalit na Třeboňsku v letech 2014–2017 a aktualizovaného stavu v roce 2022 byl výskyt druhu *Pectinatella magnifica* potvrzen v 10 vodních nádržích ve všech sledovaných letech (Cep, Hejtman, Horusická pískovna, Nový Kanclíř, Nový lipnický rybník, Staňkovský rybník, Svět, Veselí, Veselí I. a Vlkov). V šesti nádržích (Horusická pískovna I., Jamský rybník, Ruda, Starý Kanclíř, Špačkov a Opatovický rybník) výskyt *Pectinatella magnifica* zjištěn nebyl.

Na základě početnosti statoblastů ve vegetační sezoně roku 2017 lze usuzovat, že *Pectinatella magnifica* ve vztahu k ostatním druhům mechovek ve většině sledovaných nádrží na Třeboňsku zatím nevykazuje jednoznačný invazní charakter, a to ani v pískovnách. Je vysoce pravděpodobné, že v rybnících stále převažují jiné druhy mechovek.

Nejvhodnějším prostředím pro druh *Pectinatella magnifica* jsou často mezotrofní zaplavené pískovny a rybníky s ochranným statutem (např. národní přírodní památka), rybníky pro rekreační využití a rybníky s nízkou intenzitou rybářského využití (bez tvorby masivních vodních květů sinic, kolísání kyslíkového režimu atd.), zatímco lokality bez přítomnosti tohoto invazního druhu mechovky jsou převážně striktně eutrofické-hypertrofické, rybníky s polo-intenzivním chovem kapra.

Experimentální kultivace druhu *Pectinatella magnifica* ze statoblastů ukázala, že u 80 % statoblastů se během pěti až osmi dnů v závislosti na teplotě vody vylíhli zooidi a žili po dobu osm týdnů. Na každém vylíhlém zooidu se vytvořily až tři polypidi. Při experimentální kultivaci byl také pozorován příjem potravy, pohyb po povrchu i vypouštění fekálních pelet.

Podarilo se úspěšně přenést kolonie *Pectinatella magnifica* z jejich přirozeného prostředí do speciálně konstruovaného akvariijního systému v laboratoři.

Získaná fotodokumentace a videodokumentace zachycuje detaily sexuálního rozmnožování tohoto druhu a potvrzuje, že k němu v České republice dochází. V podmínkách jihočeských vodních ekosystémů byly larvy produkovány již na počátku sezóny (červen), během vrcholu sezóny (červenec–srpen), a dokonce i na jejím konci (září), ačkoliv by se měly dle předchozích informací vyskytovat

v koloniích pouze v brzkém létě. Pozorování naznačila, že v případě zjevně nevyhovujících podmínek *Pectinatella magnifica* maximalizuje svou sexuální reprodukci. Bylo identifikováno několik různých stádií larev, kulovitých až oválných útvarů, kde nejprve nejsou vidět polypidi, až po čtyři zřetelně rozpoznatelné polypidy. Larvy se v laboratorních podmínkách (21 °C) po vyloučení rodičovskou kolonií pohybovaly po Petriho misce a do 60 min se přeměnily z 1. stadia do posledního stadia s jasně zřetelnými lophophory a do 10 min přisedly na Petriho misku, vysunuly čtyři lophophory a přijímaly potravu. Při mechanickém podráždění kolonie vypouštěly okamžitě larvy bez ohledu na stadium vývoje larev. Zásadním zjištěním také je, že larvy mohou přisednout a metamorfovat do svých mateřských nebo jiných kolonií a křížit se mezi sebou.

Podle velikosti, zbarvení a morfologie statoblastů bylo stanoveno šest stádií zralosti statoblastů druhu *Pectinatella magnifica* – klasifikační stupnice zralosti statoblastů. Bylo zjištěno, že háčky vyrůstají až u 3. kategorie statoblastů. Zařazování statoblastů do klasifikační řady zralosti statoblastů bude mít praktický přínos, až bude exaktně určeno, ve kterém stupni zralosti je statoblast již dostatečně zralý, aby se z něj po uvolnění z mateřské kolonie vylíhl zooid a vytvořil kolonii novou.

V přírodním prostředí nebo v laboratoři byla potvrzena predace druhu *Pectinatella magnifica* následujícími organismy: larvy vodnářek *Sisyra* sp. (čeleď Sisyridae, řád Neuroptera), larvy pakomárů *Orthocladus* sp. (čeleď Chironomidae, řád Diptera) a ryby druhů *Macropodus opercularis* (čeleď Osphronemidae, řád Anabantiformes) a *Neogobius melanostomus* (čeleď Gobiidae, řád Gobiiformes).

Během výzkumu byla pozorována prostorová kompetice o habitat mezi druhem *Pectinatella magnifica* a původními druhy sladkovodních mechovek (např. *Plumatella fungosa*).

Použitá literatura

Adámek, Z., Sukop, I., Rendón, P. M., Kouřil J. (2003). Food competition between 2+ tench (*Tinca tinca* L.), common carp (*Cyprinus carpio* L.) and bigmouth buffalo (*Ictiobus cyprinellus* Val.) in pond polyculture. *Journal of Applied Ichthyology*, 19: 165–169.

Afanasyev, S. O., Lietytska, O. M. (2021). The first record of alien bryozoan *Pectinatella magnifica* in the Dnieper river basin and evaluation of its dissemination paths. *Hydrobiological Journal*, 57(2): 26–35.

Anderson, C. L., Canning, E. U., Okamura, B. (1999). Molecular data implicate bryozoans as hosts for PKX (phylum Myxozoa) and identify a clade of bryozoan parasites within the Myxozoa. *Parasitology*, 119(6): 555–561.

Aleksandrov, B., Voloshkevich, O., Kurakin, A., Rybalko, A. and Gontar, V. (2014). The first finding of bryozoan *Pectinatella magnifica* (Lophopodidae) in Lower Danube. *Vestnik zoologii*, 48(4): 307–312.

Balounová, Z., Šmahel, L., Rajchard, J. (2007). Invaze *Pectinatella magnifica* v jihočeských vodách pokračuje. In: Měkotová, J., Štěrbá, O. (Eds.). *Říční krajina 4*. Sborník příspěvků z konference, Olomouc. ISBN 80-244-1495-3.

Balounová, Z., Rajchard, J., Švehla, J., Šmahel, L. (2011). The onset of invasion of bryozoan *Pectinatella magnifica* in South Bohemia (Czech Republic). *Biologia*, 66(6): 1091–1096.

Balounová, Z., Pechoušková, E., Rajchard, J., Joza, V., Šinko, J. (2013a). World-wide distribution of the Bryozoan *Pectinatella magnifica* (Leidy 1851). *European Journal of Environmental Sciences*, 3 (2): 96–100.

Balounová, Z., Havlíčková L., Musil, M., Rajchard, J., Šinko, J. (2013b): Invasion of *Pectinatella magnifica* in Trebonsko Protected Landscape Area and Biosphere Reserve (Czech Republic). In: *Symposium for European Freshwater Sciences*, Münster, 2013, pp. 25.

Balounová, Z., Rajchard, J. (2014). The current expansion of bryozoans *Pectinatella magnifica* in the Biosphere Reserve (BR) Třeboňsko (South Bohemia, Czech republic) – twelve years after the beginning of the invasion, In: Rajchard, J., Marcinová, M.,

Ježková, E. (Eds.), *Invazní akvatické druhy živočichů*, Proceedings of the conference, České Budějovice, ISBN 978-80-263-0863-8.

Balounová, Z., Březina, V., Šusterová K., Rajchard, J. (2015). Primary screening of potentially bio-active substances in the lyophilisate of *Pectinatella magnifica* biomass. *Veterinarni Medicina*, 60(3): 141–146.

Balzani, P., Cuthbert, R. N., Briski, E., Galil, B., Castellanos-Galindo, G.A., Kouba, A., Kourantidou, M., Leung, B., Soto, I., Haubrock, P.J. (2022). Knowledge needs in economic costs of invasive species facilitated by canalisation. *NeoBiota*, 78: 207–223.

Bauer, C., Mildner, J., Šetlíková, I. (2010). Das Moostierchen *Pectinatella magnifica* in Österreich. *Österreichs Fisch*, 63: 262–264.

Brooks, C. M. (1929). Notes on the statoblasts and polypids of *Pectinatella magnifica*. *Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia*, 81: 427–441.

Brown, C. (1933). A limnological study of certain fresh-water Polyzoa with special reference to their statoblasts. *Transactions of the American Microscopical Society*, 52(4): 271–314.

Brumovska, V., Mares, L., Mares, J. (2017). The methodology of bryozoa cultivation in the laboratory conditions. In: Cerkal, R., Březinová Belcredi, N., Prokešová, L., Vacek, P. (Eds.), *Proceedings of International PhD Students Conference*, Brno, pp. 310–313. ISBN 978-80-7509-529-9.

Brusca, R. C., Moore, W., Shuster, S. (2016). *Invertebrates*. Sinauer Associates Incorporated, Sunderland, Massachusetts, ISBN 9781605353753.

Bushnell, J. H. (1966). Environmental relations of Michigan Ectoprocta, and dynamics of natural populations of *Plumatella repens*. *Ecological Monographs*, 36(2): 95–123.

Bushnell, J. H. (1974). Bryozoans (Ectoprocta). In: Hart, C. W., Fuller, L. H. (Eds) *Pollution ecology of freshwater invertebrates*. Academic Press, New York, pp. 157–194.

Callaghan, T. P., Karlson, R. (2002). Summer dormancy as a refuge from mortality in the freshwater bryozoan *Plumatella emarginata*. *Oecologia*, 132: 51-59.

- Canning, E. U., Refard, D. F., Vossbrinck, C. R., Okamura, B., Curry, A. (2002). New diplokaryotic microsporidia (Phyllum Microsporidia) from freshwater bryozoans (Bryozoa, Phylactolaemata). *European Journal of Protistology*, 38: 247–265.
- Carroget, C., Carroget., L., Gruet Y., Baudet J., Dutertre M. (2005). Presence of colonies of the Bryozoan *Pectinatella magnifica* Leidy 1851 in the Loire and the Nantes channel at Brest (Loire-At-lantigude). *Bulletin de la Société des sciences naturelles de l'Quest de la France*, 27: 19–29.
- Cooper, C. M, Buris, J.W. (1984). Bryozoans-possible indicators of environmental quality in Bear Creek, Mississippi. *Journal of Environmental Quality*, 13(1):127–130.
- Curry, M. G., Everitt, B., Vidrine, M. F. (1981). Haptobenthos on shells of living freshwater clams in Louisiana. *Wasmann Journal of Biology (USA)*, 39: 56–62.
- Davenport, C. B. (1900). On the Variation of the Statoblasts of *Pectinatella Magnifica* from Lake Michigan, at Chicago. *The American Naturalist*, 34: 959–968.
- Dendy, J. S., (1963). Observations on Bryozoan Ecology in Farm Ponds. *Limnology and Oceanogy*, 8(4): 478–482.
- Dendy, J. S., Sublette, J. E. (1959). The Chironominidae (=Tendipedidae: Diptera) of Alabama with Descriptions of Six New Species. *Annals of the Entomological Society of America*, 52(5): 506–519.
- Desser, S.S., Koehler, A., Barta, J.R., Kamyab, J., Ringuette, M. (2004). *Trichonosema algonquinensis* n. sp. (Phylum Microsporidia) in *Pectinatella magnifica* (Bryozoa: Phylactolaemata) from Algonquin Park, Ontario, Canada. *Journal of Eukaryotic Microbiology*, 51(4): 389–293.
- Devin, S., Bollache, L., Noël, P. Y., Beisel, J. N. (2005). Patterns of biological invasions in French freshwater systems by non-indigenous macroinvertebrates. *Hydrobiologia*, 551: 137–146.
- d'Hondt, J. L., Condé, B. (1996). Une espèce de Bryozoaires d'eau douce (Phylactolaemates) nouvelle pour la faune française: *Pectinatella magnifica* (Leidy, 1851). *Bulletin mensuel de la Société linnéenne de Lyon*, 65: 322–326.
- Early, R., Bradley, B. A., Dukes, J. S., Lawler, J. J., Olden, J. D., Blumenthal, D. M., Sorte, C. J. (2016). Global threats from invasive alien species in the twenty-first century and national response capacities. *Nature Communications*, 7(1):1–9.

- Everitt, B. (1975). Fresh-Water Ectoprocta: distribution and ecology of five species in southeastern Louisiana. *Transactions of the American Microscopical Society*, 94: 130–134.
- Facon, B., Genton, B. J., Shykoff, J., Jarne, P., Estoup, A., David, P. (2006). A general eco-evolutionary framework for understanding bioinvasions. *Trends in ecology & evolution*, 21(3): 130–135.
- Fuchs, J., Obst, M., Sundberg, P. (2009). The first comprehensive molecular phylogeny of Bryozoa (Ectoprocta) based on combined analyses of nuclear and mitochondrial genes. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 52(1): 225–233.
- Gawin, N., Wanninger, A., & Schwaha, T. (2017). Reconstructing the muscular ground pattern of phylactolaemate bryozoans: first data from gelatinous representatives. *BMC Evolutionary Biology*, 17(1): 1-19.
- Gollasch, S., Macdonald, E., Belson, S., Botnen, H., Christensen, J. T., Hamer, P. H., Houvenaghel, G., Jelmert, A., Lucas, I., Masson, D., McCollin, T., Olenin, S., Agneta Persson, A., Wallentinus, I., Wetsteyn, I. W. L. P. M. J., Wittling, T. (2002). Life in Ballast Tanks. In: Leppäkoski, E., Gollasch, S., Olenin, S. (eds), *Invasive Aquatic Species of Europe. Distribution, Impacts and Management*. Springer, Dordrecht, pp. 217–231.
- Grabow, K. (2005). *Pectinatella magnifica* (Leidy, 1851) (Bryozoa) at the Upper Rhine, Germany. *Lauterb*, 19: 133–139.
- Gruhl, A. (2013). Occurrence and Identity of „White Spots“ in Phylactoleamata. In: Ernst A., Schäfer, P., Scholz, J. (Eds.), *Bryozoan Studies*. Springer Berlin Heidelberg, Berlin, pp. 91–103.
- Hartikainen, H., Johnes, P., Moncrieff, C., Okamura, B. (2009). Bryozoan populations reflect nutrient enrichment and productivity gradients in rivers. *Freshwater Biology*, 54(11): 2320–2334.
- Hejsková, E. (1950). Zajímavý živočich našich velkých řek. *Československý rybář*, 5(2): 28.
- Hejsková, E., 1952. V. Revise československých mechovek (Bryozoi). *Věstník Královské České Společnosti Nauk Praha, třída matematicko-přírodovědná*, 5: 1–14.

- Hill, S. L. L., Okamura, B. (2007). Endoparasitism in colonial hosts: patterns and processes. *Parasitology*, 134(6): 841–852.
- Hirose, M. (2017). Diversity of freshwater and marine bryozoans in Japan. In: Motokawa, M., Kajihara, H. (Eds.), *Species Diversity of Animals in Japan*. Springer, Japan, pp. 629–649.
- Holec, M. (2014). Současné znalosti o výskytu *Pectinatella magnifica* (Bryozoa) ve vybraných oblastech severní části České republiky. In: Rajchard, J., Marcinová, M., Ježková, E. (Eds.), *Invazní akvatické druhy živočichů*, Proceedings of the conference, České Budějovice, ISBN 978-80-263-0863-8.
- Hrabě, S. (1935). O *Pectinatella magnifica* a některých jiných mechovkách. *Věda přírodní*, 16(1-3): 89–92.
- Hrabě, S. (1952). První nález mechovky *Pectinatella magnifica* Leidy na Moravě. *Scripta medica*, 25: 29.
- Hrabě, S. (1954). Klíč k určování zvířeny ČSR. Díl 1, (Prvoci, houby, láčkovci, červi, mechovky, měkkýši, korýši). In Kratochvíl, J. (Ed.), 1. vyd., Nakladatelství Československé akademie věd, Praha, 538 s.
- Hubschman, J. H. (1970). Substrate discrimination in *Pectinatella magnifica* Leidy (Bryozoa). *Journal of Experimental Biology*, 52(3): 603–607.
- Hyunbin, J., Gea-Jae J., Myeoungseop, B., Dong-Gyun, H., Jung-Soo, G., Ji-Yoon K., Jong-Yun, C. (2014). Distribute pattern of *Pectinatella magnifica* (Leidy, 1851), an invasive species, in the Geum River and the Nakdong River, South Korea. *Journal of Ecology and Environment*, 37(4): 217–223.
- Choi, J., Joo, G., Kim, S., Hong, D., Jo, H. (2015). Importance of substrate material for sustaining the bryozoan *Pectinatella magnifica* following summer rainfall in lotic freshwater ecosystems, South Korea. *Journal of Ecology and Environment*, 38(3): 375–381.
- Inaturalist.ca (2023). *Magnificent Bryozoan (Pectinatella magnifica)*. [online] [cit. 22.4.2023]. Dostupné z: <https://inaturalist.ca/taxa/68103-Pectinatella-magnifica>

- Itonori, S., Sugita, M. (2005). Diversity of oligosaccharide structures of glycosphingolipids in invertebrates. *Trends in Glycoscience and Glycotechnology*, 17(93): 15–25.
- Jeong, H., Lee, K. L., Choi, B. K., Kwon, H., Park, H. K., Joeng, G. Y., Yu, J. J. (2015). Freshwater habitats of *Pectinatella magnifica* (Leidy, 1581) living in South Korea. *Korean Journal of Environmental Biology*, 33(3): 352–359.
- Joo, G. J., Ward, A. K., Ward, G. M. (1992). Ecology of *Pectinatella magnifica* (Bryozoa) in an Alabama oxbow lake: colony growth and association with algae. *Journal of the North American Benthological Society*, 11(3): 324–333.
- Kafka, J., (1886). *Sladkovodni mechovky země české I*. Archiv pro přírodovědecké prozkoumání Čech, Praha, 65 s.
- Kamiński, M. (1984). Contributions to the knowledge of fresh-water Bryozoa of the Masurian Lake District. *Fragmenta Faunistica*, 28(4): 73-78.
- Kang, N., An, K. G. (2015). Statoblast ultrastructure and genetic identity of *Pectinatella magnifica* population, based on COI gene, from three different watersheds in Korea. *Animal Cells and Systems*, 19(1): 78–84.
- Knoz, J. (1960). Příspěvek k poznání variability statoblastů mechovky *Pectinatella magnifica* Leidy (Phylactolaemata, Critallidae). *Sborník Klubu přírodovědeckého v Brně*, 32: 77–80.
- Kollar, P., Šmejkal, K., Salmonová, H., Vlková, E., Lepšová-Skácelová, O., Balounová, Z., Rajchard, J., Cvačka, J., Jaša, L., Babica, P., Pazourek, J. (2016). Assessment of chemical impact of invasive bryozoan *Pectinatella magnifica* on the environment: cytotoxicity and antimicrobial activity of *P. magnifica* extracts. *Molecules*, 21(11): 1476.
- Kolář, V., Špaček, J. (2021). Vodnářkovití – přehlížená skupina našich síťokřídlych. *Živa*, 6: 326–328.
- Kothé, P. (1961). Hydrobiologie der Oberelbe. Natürliche, industrielle und wasserwirtschaftliche Faktoren in ihrer Auswirkung auf das Benthos des Stromgebietes oberhalb Hamburgs. *Archiv für Hydrobiologie. Supplementband*: 26: 221–343.

- Korábek, O. (2009). Pásnice, mechovky a mechovnatci České republiky. *OKA*, 7: 1–6.
- Kraepelin, K. (1884). Zur Biologie and Fauna der Süßwasserbryozoen. *Zoologischer Anzeiger*, 7: 319–320.
- Kraepelin, K. (1887). Die deutschen Süßwasserbryozoen.. I. *Anatomisch-systematischer Teil. – Abhandlungen des naturwissenschaftlichen Vereins in Hamburg*, 10: 1–168.
- Kumar, G., Abd-Elfattah, A., Soliman, H., El-Matbouli, M. (2013). Establishment of medium for laboratory cultivation and maintenance of *Fredericella sultana* for in vivo experiments with *Tetracapsuloides bryosalmonae* (Myxozoa). *Journal of Fish Diseases*, 36(2): 81–88.
- Lacourt, A. W. (1968). A monograph of the freshwater Bryozoa-Phylactolaemata. *Zoologischer Verhandelingen*, 93(1): 1–155.
- Leidy, J. (1851a): *Cristatella magnifica*. n.s. *Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia*, 5: 265–266.
- Leidy, J. (1851b). On some american fresh-water Polyzoa. *Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia*. 5: 320-322.
- Mareš, L., Řezníčková, P., Mareš, J. (2017). *Metodika eliminace mechovek (Bryozoa) v rybochovných zařízeních*. Brno. ISBN 978-80-7509-483-4.
- Mack, R. N., Simberloff, D., Mark Lonsdale, W., Evans, H., Clout, M., Bazzaz, F. A. (2000). Biotic invasions: causes, epidemiology, global consequences, and control. *Ecological applications*, 10(3): 689–710.
- Massard, J. A., Geimer, G. (2002). Occurrence of *Pectinatella magnifica* (Leidy, 1851) (Bryozoa, Phylactolaemata) in the German-Luxemburg border region near Bech-Kleinmacher (Luxemburg) and Nennig (Germany). *Archives Institut grand-ducal de Luxembourg, Section des Sciences Naturelles, Physiques et Mathématiques*, 44: 107–120.
- Massard, J. A., Geimer, G. (2008a). Global diversity of bryozoans (Bryozoa or Ectoprocta) in freshwater. *Hydrobiologia*, 595(1): 93–99.

- Massard, J. A., Geimer, G. (2008b). Global diversity of bryozoans (Bryozoa or Ectoprocta) in freshwater: an update. *Bulletin de la Société des Naturalistes luxembourgeois*, 109: 139–148.
- Massard, J. A. and Geimer, G. (2005). Die Süßwasserbryozoen in der Fauna Europaea 2004: Karten und Kommentare. *Denisia*, 16: 167–174.
- Massard, J. A., Geimer, G., Wille, E. (2013). Apparition de *Pectinatella magnifica* (Leidy, 1851) (Bryozoa, Phylactolaemata) dans le lac de barrage d’Esch-sur-Sûre (Luxemburg). *Bulletin de la Société des naturalists luxembourgeois*, 114: 131–148.
- Mawatari, S. (1973). New occurrence of *Pectinatella magnifica* (Leidy) in a Japanese lake. *Proceedings of the Japanese Society of Systematic Zoology*, 9: 41–43.
- Mehta, S. V., Haight, R. G., Homans, F. R., Polasky, S., Venette, R. C. (2007). Optimal detection and control strategies for invasive species management. *Ecological Economics*, 61(2): 237–245.
- Morse, W. (1930). The chemical constitution of *Pectinatella*. *Science*, 71(1836): 265.
- Michelena, T. M., Ostman, C., Boylen, C. W., Nierzwicki-Bauer, S. A. (2014). Records of bryozoans in the freshwater reach of the Hudson River Estuary. *Northeastern Naturalist*, 21(3): 369–379.
- Mukai, H. (1982). Development of freshwater bryozoans (Phylactolaemata). In: Gordon, D.D. (Ed.), *Developmental Biology of Freshwater Invertebrates*. Alan R. Liss, New York, pp. 535–576.
- Mukai, H., Fukushima, M., Jinbo, Y. (1987). Characterization of the form and growth pattern of colonies in several freshwater bryozoans. *Journal of morphology*, 192(2): 161–179.
- Mukai H. (1990). Systematic position of *Stephanella hina* (Bryozoa: Phylactolaemata), with special reference to the budding site and the attachment of sessoblasts. *Zoological Science*, 7(5): 947–954.
- Mukai, H., Terakado, K., Reed, C. G. (1997). Bryozoa. In: Harrison, F.W (Ed.). *Microscopic anatomy of invertebrates*, 13. Wiley&Liss, New York, pp. 45–206.
- Mukai, H. (1998). Growth and propagation of colonies of the freshwater bryozoans *Asajirella gelatinosa* and *Pectinatella magnifica* (Phylactolaemata) cultured in the

natural habitat. *Science reports of the Faculty of Education, Gunma University*, 46: 47-89.

Mukai, H. (1999). Comparative morphological studies on the statoblasts of lower phylactolaemate bryozoans, with discussion on the systematics of Phylactolaemata. *Science Reports of the Faculty of Education Gunma University*, 46: 51-91.

Musil, M., Rajchard, J., Novotná, K., Balounová, Z., Ježková, E. (2018). The relationship between occurrence of invasive bryozoan *Pectinatella magnifica* (Leidy 1851) and parameters of the aquatic environment in the Biosphere Reserve Třeboňsko (Czech Republic). *Wetlands Ecology and Management*, 26: 977–983.

Nakano, D., Strayer, D.L. (2014). Biofouling animals in fresh water: biology, impacts, and ecosystem engineering. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 12(3): 167–175.

Năstase, A., Covaliov, S., Doroftei, M., Țiganov, G., Otel, V. (2017). New record in Romanian Danube delta part as an extension in the Lower Danube area of the non-native bryozoan *Pectinatella magnifica* (Leidy, 1851). *Romanian Journal of Biology*, 62(1–2): 41–51.

Neck, R., Fullington, R. (1983). New records of the freshwater ectoproct *Pectinatella magnifica* in eastern Texas. *Texas Journal of Science*, 35(3): 269–271.

Nehring, S. (2005). International shipping – a risk for aquatic biodiversity in Germany. *Biological invasions—from ecology to control. Neobiota*, 6: 125–143.

Notteghem, P. (1999). *Pectinatella magnifica* (Leidy, 1851): une nouvelle espèce de Bryozoaires pour la Bourgogne. *Revue périodique de la Physiophile*, 74(131): 12–25.

Nottenghem P. (2009). Évolution de la distribution de la Pectinatelle, *Pectinatella magnifica* (Leidy 1851), Bryzoaire d'eau douce, en France et en Europe. *Revue scientifique Bourgogne-Nature*, 9-10: 188-197.

Oda, S. (1974). *Pectinatella magnifica* occurring in Lake Shoji. Japan. *Proceedings of the Japanese Society of Systematic Zoology*, 10: 31–39.

Oda, S. (1982). "Ojassie" in Pond Oja: That is *Pectinatella magnifica*, a freshwater Bryozoan. *Iden*, 36: 46-55.

Oda, S. (1990). Life cycle of *Pectinatella magnifica*, a freshwater Bryozoan. In: Hoshi, M., Yamashita, O. (Eds.), *Advances in Invertebrate Reproduction 5*, Elsevier Science Publisher B.V. (Biochemical Division), Amsterdam, pp. 43–48.

Okamura, B., Hartikainen, H., Trew, J. (2019). Waterbird-mediated dispersal and freshwater biodiversity: general insights from bryozoans. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 7: 29.

Okamura, B., Wood, T. S. (2002). Bryozoans as hosts for *Tetracapsula bryosalmonae*, the PKX organism. *Journal of Fish Diseases*, 25(8): 469–475.

Opravilová, V. (2005). O výskytu dvou druhů bezobratlých zavlečených do ČR: *Dusenía tigrina* (Tricladida) a *Pectinatella magnifica* (Bryozoa). *Sborník Klubu přírodovědeckého v Brně*, 25: 39–50.

Opravilová, V. (2006). *Pectinatella magnifica* (Leidy, 1851). In: Mlíkovský, J., Stýblo, P. (Eds.), *Nepůvodní druhy fauny a flóry České republiky*, ČSOP, Praha, pp. 366.

Orr, R.J.S., Di Martino, E., Ramsfjell, M. H., Gordon, D. P., Berning, B., Chowdhury, I., Craig, S., Cumming, R. L., Figuerola, B., Florence, W., Harmelin, J.-G., Hirose, M., Huang, D., Jain, S., S., Jenkins, H. J., Kotenko, O., K., Kuklinski, P., Lee, H. E., Madurell, T., McCann, L., Hannah L. Mello, Matthias Obst, Andrew N. Ostrovsky, Gustav Paulay, Joanne S. Porter, Shunatova, N. N., Smith, A., M., Souto-Derungs, J., Vieira, L. M., Voje, K. L., Waeschenbach, A., Zagorsek, K., Warnock, R., C., M., Liow, L. H. (2022). Paleozoic origins of cheilostome bryozoans and their parental care inferred by a new genome-skimmed phylogeny. *Science Advances*, 8(13): eabm7452.

Osburn, R. C. (1921). Bryozoa as food for other animals. *Science*. 53(1376): 451–453.

Ostrovsky, A. N., Vávra, N., Porter, J. S. (2008). Sexual reproduction in gymnolaemate Bryozoa: history and perspectives of the research. *Annals of bryozoology 2: aspects of the history of research on bryozoans*, 117–210.

Ostrovsky, A. N. (2013). *Evolution of Sexual Reproduction in Marine Invertebrates: Example of gymnolaemate bryozoans*. Springer Verlag, Dordrecht, Heidelberg, New York, London. ISBN 978-94-007-7145-1.

Pazourek, J., Šmejkal, K., Kollár, J., Rajchard, J., Šinko, J., Balounová Z., Vlková E., Salmanová H. (2016). Invasion of *Pectinatella magnifica* in freshwater resources of the

Czech Republic. *International Journal of Environmental and Ecological Engineering*, 10(3): 335–342.

Pejin, B., Ciric, A., Horvatovic, M., Jurca, T., Glamoclija, J., Nikolic, M., Sokovic, M. (2015). An insight into antimicrobial activity of the freshwater bryozoan *Pectinatella magnifica*. *Natural Product Research*, 30(16): 1839–1843.

Petroušová, E. (2017). *Morfologie a anatomie mechovky Pectinatella magnifica v souvislosti s životními podmínkami a stadiem vývoje kolonie*. Bakalářská práce. Jihočeská univerzita v Českých Budějovicích. Zemědělská fakulta.

Petroušová, E. (2019): *Dynamika růstu kolonií Pectinatella magnifica*. Diplomová práce. Jihočeská univerzita v Českých Budějovicích. Diplomová práce. Jihočeská univerzita v Českých Budějovicích. Zemědělská fakulta.

Pienimäki, M., Leppäkoski, E. (2004). Invasion pressure on the Finnish Lake District: invasion corridors and barriers. *Biological Invasions*, 6: 331–346.

Portál AOPK (2023). Výskyt druhu *Pectinatella magnifica* podle záznamů v ND OP. [online] [cit. 3.2.2023]. Dostupné z:

https://portal.nature.cz/nd-dev/nd_atlas_mapa_q_nova.php?idTaxon=67075

Ricciardi, A., Lewis, D. J. (1991). Occurrence and ecology of *Lophopodella carteri* (Hyatt) and other freshwater Bryozoa in the lower Ottawa River near Montréal, Quebec. *Canadian Journal of Zoology*, 69(5): 1401–1404.

Ricciardi, A., Reiswig, H. M. (1994). Taxonomy, distribution, and ecology of the freshwater bryozoans (Ectoprocta) of eastern Canada. *Canadian Journal of Zoology*, 72(2): 339–359.

Rodriguez, S., Vergon, J. P. (2002). *Pectinatella magnifica* Leidy 1851 (Phylactolaemates), a species of Bryozoa introduced in the north of Franche-Comté. *Bulletin Francais de la Pêche et dela Pisciculture*. 365/366: 281–296.

Ruppert, E. E., Richard, S. F., Barnes, R. D. (2004). Lophophorata. In: Parlante, S., Rose, N. (Eds.), *Invertebrate zoology*, Brooks/Cole, Belmont, pp. 816–849.

Ryland, J.S., Bishop, J. D. D., De Blauwe, H., El Nagar, A., Minchin, D., Wood, C.A., Yunnie A.L.E. (2011). Alien species of *Bugula* (Bryozoa) along the Atlantic coasts of Europe. *Aquatic Invasions*, 6(1): 17–31.

- Ryland, J. S. (2005). Bryozoa: an intraductory overview. *Denisia*, 16 (28): 9–20.
- Saadi, A. J., Bibermaier, J., Kocot, K. M., Roberts, N. G., Hirose, M., Calcino, A., Baranyi, C., Chaichana, R., Wood, T. S., Schwaha, T. (2022). Phylogenomics reveals deep relationships and diversification within phylactolaemate bryozoans. *Proceedings of the Royal Society B*, 289: 20221504.
- Salmonová, H., Musilová, Š, Vlková, E. (2019). Sekundární metabolity mechovek a jejich biologická aktivita. *Živa*, 1: 28-30.
- Sekera, E. (1931). O nálezu zástupce americké zvířeny u nás. *Příroda*, 24(10): 387.
- Seo, J. E. (1998). Taxonomy of the freshwater bryozoans from Korea. *The Korean Journal of Systematic zoology*, 14(4): 371-381.
- Schachanowskaja, M. (1929). *Pectinatella magnifica* Leidy in Böhmen. *Zoologischer Anzeiger*, 80: 296–301.
- Scholz, J. A friend departed: Yousef Ahmed (2008). Bulletin International Bryozoology Association, 4(3): 10–12.
- Schwaha, T., Wanninger, A. (2012). Myoanatomy and serotonergic nervous system of plumatellid and fredericellid Phylactolaemata (Lophotrochozoa, Ectoprocta). *Journal of Morphology*, 273(1), 57–67.
- Schwaha, T., Wanninger, A. (2015). The serotonin-lir nervous system of the Bryozoa (Lophotrochozoa): a general pattern in the Gymnolaemata and implications for lophophore evolution of the phylum. *BMC evolutionary biology*, 15(1): 1–11.
- Schwaha, T. (2017): Information on larvae of *Pectinatella magnifica* (personal communication).
- Schwaha, T., Ostrovsky, A. N., Wanninger, A. (2020). Key novelties in the evolution of aquatic colonial phylum Bryozoa: evidence from soft body morphology. *Biological Reviews*, 95(3): 696–729.
- Schwaha, T. (2020). Phylactolaemata. In: Schwaha, T. (ed), *Handbook of Zoology, Bryozoa*. De Gruyter, Berlin, pp. 189–224. ISBN: 978-3-11-058631-2.
- Schwaha, T. F., Bauder, J. A. S. (2021). The freshwater bryozoan *Pectinatella magnifica* (Leidy, 1851) in the Austrian Danube: first evidence in the Upper Danube basin. *BioInvasions Records*, 10(2): 313–318.

- Scherbak, S. D., Karaeva, V. N. (1997). Evaluation of statoblast assimilation by carp and goldfish. In: *All-Russian and International Conference on Bryozoa*, pp. 25-26.
- Smith, D. G. (1985). *Lophopodella carteri* (Hyatt), *Potsiella erecta* (Potts) and other freshwater Ectoprocta in the Connecticut River (New England, USA). *Ohio Journal of Science*, 85(1): 67–70.
- Smrž, J. (2013). *Základy biologie, ekologie a systému bezobratlých živočichů*. Univerzita Karlova v Praze, Karolinum, Praha, ISBN 978-80-246-2258-3.
- Starunova, Z. I., Shunkina, K. V., Genelt-Yanovsky, E.A., Kucheryavy, A. V., Polyakova N. V., Danilova, Y. A., Ivanova, T.A., Starunov, V. V., Zaitseva O. V. (2021). First record of the freshwater bryozoan *Pectinatella magnifica* in north-west Russia with a description of sensory structures. *Invertebrate Zoology*. 18(3): 355–368.
- Sterud, E., Forseth, T., Ugedal, O., Poppe, T. T., Jørgensen, A., Bruheim T., Fjeldstad H.-P., Mo T. A. (2007). Severe mortality in wild Atlantic salmon *Salmo salar* due to proliferative kidney disease (PKD) caused by *Tetracapsuloides bryosalmonae* (Myxozoa). *Diseases of Aquatic Organisms*, 77(3): 191-198.
- Szekeres, J., Akác, A., Csányi, B. (2013). First record of *Pectinatella magnifica* (Leidy 1851) in Hungary. *Water Research and Management*, 3(4): 35-40.
- Šetlíková, I., Balounová, Z., Lukavský, J., Rajchard, J. (2005). Nepůvodní druh mechovky na Třeboňsku. *Živa*, 4: 172-173.
- Šetlíková, I., Skácelová, O., Šinko, J., Rajchard J., Balounová, Z. (2013). Ecology of *Pectinatella magnifica* and associated algae and cyanobacteria. *Biologia*, 68 (6): 1136-1141.
- Šinko, J. (2016). *Šíření mechovky Pectinatella magnifica v závislosti na podmínkách vodního prostředí*. Disertační práce. Jihočeská univerzita v Českých Budějovicích. Zemědělská fakulta.
- Soto, I., Cuthbert, R. N., Kouba, A., Capinha, C., Turbelin, A., Hudgins, E. J., Diagne, Ch., Courchamp, F., Haubrock, P.J. (2022). Global economic costs of herpetofauna invasions. *Scientific Reports*, 12(1): 10829.
- Šusterová, K. (2014). *Reakce živých buněk na extrakt, získaný z matrix kolonie bochnatky americké (Pectinatella magnifica)*. Bakalářská práce. Jihočeská univerzita v Českých Budějovicích. Zemědělská fakulta.

- Tazaki, K., Fukuyama, A., Tazaki, F., Okuno, M., Hashida, Y., Hashida, S., Takehara, T., Nakamura, K., Kato, T. (2018). Mineralogical and elemental composition of *Pectinatella magnifica* and its statoblasts. *Minerals*, 8(6): 242.
- Todd, J. A. (2000). The central role of ctenostomes in bryozoan phylogeny. In *Proceedings of the 11th International Bryozoology Association Conference*, pp. 104-135.
- Todorov, M., Kenderov, M., Botev, I., Hubenov, Z., Trichkova, T. (2020). First Records of *Pectinatella magnifica* (Leidy, 1851) (Bryozoa: Plumatellida: Pectinatellidae) in the Bulgarian Shoreline Zone of the Danube River. *Acta Zoologica Bulgarica*, 72(4): 611–617.
- Torchin, M. E., Mitchell, C. E. (2004). Parasites, pathogens, and invasions by plants and animals. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 2(4): 183–190.
- Vlková, E., Killer, J., Kmeť, V., Rada, V., Musilová, Š., Bunešová, V., Hovorková, P., Božík, M., Salmonová, M., Rajchard, J. (2015). Identification of microbiota associated with *Pectinatella magnifica* in South Bohemia. *Biologia*, 70: 365–371.
- Vuorio, K., Kanninen, A., Mitikka, S., Sarkkinen, M., Hämäläinen, H. (2018). Invasion of Finnish inland waters by the alien moss animal *Pectinatella magnifica* Leidy, 1851 and associated potential risks. *Management of Biological Invasions*, 9(1): 1–10.
- Waeschenbach, A., Taylor, P.D., Littlewood, D.T.J. (2012). A molecular phylogeny of bryozoans. *Molecular phylogenetics and evolution*, 62(2): 718–735.
- Wang, B., Wang, H., Cui, Y. (2017). *Pectinatella magnifica* (Leidy, 1851) (Bryozoa, Phylactolaemata), a biofouling bryozoan recently introduced to China. *Chinese Journal of Oceanology and Limnology*, 35(4): 815–820.
- Wilcox, A. W. (1906). Locomotion in young colonies of *Pectinatella Magnifica*. *Biological Bulletin*, 11(5): 245-252.
- Williams, S. R. (1921). Concerning „Larval“ Colonies of *Pectinatella*. *Ohio Journal of Science*, 21(4): 123–127.
- Wilson, E.O. (1992). *The Diversity of Life*. W.W. Norton, Co., New York. 424 pp.

- Wood, T. S. (1971). Laboratory Culture of Fresh-water Ectoprocta. *Transaction of the American Microscopical Society*, 90 (1): 92–94.
- Wood, T. S. (1983). General features of the class Phylactolaemata. In Robinson, R. A. (Ed.) *Treatise on Invertebrate Palaeontology*. Part G: Bryozoa, Geological Society of America and University of Kansas, Boulder and Lawrence, pp. 287–303.
- Wood, T. S. (1989). Ectropoct bryozoans of Ohio. *Bulletin of the Ohio Biological Survey*, 8: 170.
- Wood, T. S. (1996). Aquarium Culture of Freshwater Invertebrates. *The American Biology Teacher*, 58 (1): 46–50.
- Wood, T. S. (2001). Bryozoans. In: Thorp, J. H., Covich, A., P. (Eds.), *Ecology and Classification of North American Freshwater Invertebrates*, 2nd edition. Academic Press, San Diego, CA, pp. 505–525.
- Wood, T. S. (2002). Freshwater bryozoans: a zoogeographical reassessment. In: Wyse Jackson, P. N., Buttler, C. J., Spencer Jones, M.E. (Eds.), *Bryozoan studies 2001*. A. A. Balkema Publishers, Lisse, Abingdon, etc.: 339-345. ISBN 90-5809-388-3
- Wood, T. S. (2005). Study methods for freshwater bryozoans. *Denisia* 16, zugleich Kataloge der OÖ, *Landesmuseen Neue Serie*, 28: 103-110.
- Wood, T. S., Okamura, B. (2005). *A new key to the freshwater bryozoans of Britain, Ireland and Continental Europe, With Notes on Their Ecology*. Freshwater Biology Association, Ambleside. ISBN 0-900386-72-X
- Wood, T. S., Wood, L. J., Geimer, G., Massard, J. (1998). Freshwater bryozoans of New Zealand: a preliminary survey. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research*, 32(4): 639–648.
- Wood, T. S. (2014.) Phyla Ectoprocta and Entoprocta (Bryozoans). In: Thorp, J.H., Rogers, D.C. (Eds.), *Ecology and General Biology, Vol I: Thorp and Covich's Freshwater Invertebrates*, 4th Edition. Academic Press, London, pp. 327–345.
- Wood, T. S. (2017a): Information on food of *Pectinatella magnifica* (personal communication).
- Wood, T. S. (2017b): Information on larvae of *Pectinatella magnifica* (personal communication).

Woollacott, R. M., Zimmer R. L. (1977). Analysis of the Developmental History of Phylactolaemates. In Woollacott, R. M., Zimmer, R. L. (Eds.), *Biology of Bryozoans*, Academic Press, New York, pp. 142–144.

Wöss, E. R. (1996). Life-history variation in freshwater bryozoans. In: Gordon, D. P., Smith, A. M., Grant-Mackie, J. A. (Eds), *Bryozoans in space and time*. NIWA, Wellington, pp. 391–399.

Wöss, E. R. (2000). Colonization and development of freshwater bryozoan communities on artificial substrates in the Laxenburg Pond (Lower Austria). In: Herrera Cubilla, A., Jackson, J. B. C. (Eds.), *Proceedings of the 11th International Bryozoology Association Conference*, Smithsonian Tropical Research Institute, Balboa, R.P, pp. 431–438.

Wöss, E. (2014): *Pectinatella magnifica* (Leidy, 1851) (Bryozoa: Phylactolaemata): an aquatic neozoon in the northern Waldviertel (Lower Austria). In: Rajchard, J., Marcinová, M., Ježková, E. (Eds.), *Invazní akvatické druhy živočichů*, Proceedings of the conference, České Budějovice, ISBN 978-80-263-0863-8.

Zorić, K., Szekeres, J., Csányi, B., Kolarević, S., Marković, V., Paunović, M. (2015). Distribution of the Non-native Bryozoan *Pectinatella magnifica* (Leidy, 1851) in the Danube River. *Acta Zoologica Bulgarica*, 67: 241–247.

Přílohy

Příloha 1

Ježková, E., Rajchard, J., Zágoršek, K. (2018). Experimental cultivation of the invasive freshwater bryozoan *Pectinatella magnifica*. *Biologia*, 73(6): 615-619.



Experimental cultivation of the invasive freshwater bryozoan *Pectinatella magnifica*

Eva Ježková¹ · Josef Rajchard¹ · Kamil Zágoršek²

Received: 16 February 2018 / Accepted: 22 May 2018
© Institute of Zoology, Slovak Academy of Sciences 2018

Abstract

The freshwater bryozoan *Pectinatella magnifica* (Leidy, 1851) is an invasive species in many countries all over the world. Although native to North America, it has been found in many countries of Europe and Asia. *Pectinatella magnifica* forms the largest colonial masses from all recently known bryozoan species. Culturing this organism in an aquarium has never been achieved for more than few days so far. Colonies from laboratory culture are important for various studies on its biology and life cycle of this species in experimental conditions. Young colonies successfully hatched from germinating statoblasts of *P. magnifica* in the laboratory and were maintained over eight weeks. Moreover, this was the first time when the compound colonies of this species were carried from its natural habitat to the laboratory, into a special aquarium system, and kept alive for more than three weeks. In both experiments the physicochemical parameters of the water (temperature, concentration of dissolved oxygen, electrolytic conductivity and pH) and changes in weight of compound colonies of *P. magnifica* in laboratory conditions were checked. The results found in this study are essential for understanding the invasiveness of this species and identifying methods for elimination of its ecological risks because these are closely resembling those of other invasive species.

Keywords Phylactolaemata · Freshwater bryozoa · Invasive species · Statoblasts · Zooids

Introduction

Bryozoans, also known as moss animals, are colonial invertebrates that generally attach to submerged objects in the water (Wood 2001). *Pectinatella magnifica* (Leidy, 1851), which was first recorded and described near Philadelphia (USA), belongs to the class Phylactolaemata, that exclusively occurs in freshwater (Wood et al. 1998). This species forms the largest compound colonies (colonies composed of numerous individual colonies) (Mukai 1998) of all known species of bryozoans (Brooks 1929). The compound colonies can weigh up to dozens of kilograms and have a length of up to two meters

(Vuorio et al. 2018). The first finding outside of the North America was in the European river Billa close to Hamburg in 1883 (Kraepelin 1887). The primal occurrence in the Czech Republic was detected at the beginning of the twentieth century in Labe and Vltava rivers (Hrabě 1935). This species is now continually spreading to many other sites in Czech Republic, as well as other countries in Europe and the world; Germany (Kothé 1961), Poland (Kamiński 1984), France (d'Hondt and Condé 1996), Netherlands (Massard and Geimer 2005), Austria (Bauer et al. 2010), Hungary (Szekeres et al. 2013), Luxemburg (Massard et al. 2013), Ukraine (Aleksandrov et al. 2014) and recently also to Finland (Vuorio et al. 2018). *Pectinatella magnifica* is recently known to be present in Japan (Mawatari 1973; Oda 1974), South Korea (Seo 1998) and China (Wang et al. 2017) as well.

The life cycle of bryozoans includes both sexual and asexual reproduction. Asexual reproduction of bryozoans of the class Phylactolaemata leads to the formation of dormant stages termed statoblasts. These statoblasts are very resistant, remain dormant and can endure both drying and freezing (Wood and Okamura 2005). The statoblasts in *P. magnifica* have a diameter of about 1 mm and possess hooks used to attach to the substrate (Wang et al. 2017). The most suitable substrates are roots or submerged

✉ Eva Ježková
jezkoe00@zf.jcu.cz

¹ Faculty of Agriculture, University of South Bohemia in České Budějovice, Studentská 1668, CZ-370 05 České Budějovice, Czech Republic

² Department of Geography, Faculty of Science, Humanities and Education, Technical University, Komenského 314/2, CZ-460 01 Liberec, Czech Republic

branches of trees, such as willows, or water macrophyta, such as reed and cattail. Stones are also a suitable substrate for colonies of this species (Šetlíková et al. 2013). *Pectinatella magnifica* can easily expand from its original environment due to these hooks enabling the statoblasts to attach to e.g. feathers and legs of waterfowl, water transport items (i.e. boats, paddle boats), bathing humans etc. Anthropogenic factors such as construction of dams and connecting channels, cargo transport, exploitation of resources, water sports, tourism, recreation, etc. also contribute to the spreading of this species (Balounová et al. 2013). Based on the available data, past geographic dispersion and potential risks to biodiversity and ecosystem functions (Vuorio et al. 2018) of *P. magnifica*, it is possible to define this species as highly invasive in most localities in Czech Republic (Balounová et al. 2013) and also in other countries, such as Hungary (Szekeres et al. 2013), South Korea (Seo 1998) and Finland (Vuorio et al. 2018).

Cultivation of the bryozoans under laboratory conditions is seldom easy and for freshwater bryozoans has been conducted in the past (Wood 1971, 1996, 2005). A laboratory maintenance or culture of *P. magnifica* has never been achieved for more than a few days (Wood 2005). Mukai et al. (1987) studied three species of *Plumatella* and *Hyalinella punctata* (Hancock, 1850) and *Asajirella gelatinosa* (Oka, 1891) in laboratory cultures and three species of *Plumatella* on artificial panels in their natural habitat. This author also observed field-grown colonies of *Gelatinella toanensis* (Hozawa & Toriumi, 1940), *A. gelatinosa* and *P. magnifica*. Kumar et al. (2013) established the optimal medium for laboratory cultivation and maintenance of *Fredericella sultana* (Blumenbach, 1779) for in vivo experiments. For instance, the study of Brooks (1929) is one of the earliest sources of information on statoblasts and polypides of the genus *Pectinatella*. As invasive species, cultivation is essential for gaining additional information on 1) abiotic and biotic influences that affect its survival, 2) growth rates, 3) for testing competitive ecological aspects, i.e. which original species will be removed, 4) and thus provide information on how the whole ecosystem might shift or develop. Consequently, the aim of this study was to first establish experimental approaches to start laboratory cultures from germinating statoblast and maintain compound colonies under different conditions as long as possible. In addition, water parameters of different experimental setups were analysed in order to gain new information on abiotic factors that might influence survival.

Material and methods

Experiments with statoblasts

Statoblasts of *P. magnifica* used in the first experiment were collected in August 2014 from the pond Staňkov (South

Bohemia, Czech Republic). These statoblasts have been stored in a fridge at 4 °C in a water sample from the locality for three months. Approximately 500 statoblasts were pipetted under inverted Petri dishes (without air bubbles) directly below the water surface in five aquariums of different volumes (100 L, 80 L, 55 L, 2 × 30 L). Each aquarium contained 100 statoblasts. Four of the aquaria were equipped with an aquarium air stone, which was omitted in the last. Twenty fish of *Macropodus opercularis* (Linnaeus, 1758) were kept in the first aquarium (100 L). Fish were included because their faeces represent a good substrate for potential bryozoan food (Wood 1996). The size of the fish ranged between 2 and 4 cm standard length. The fish were regularly fed once a day with standard fish food Betta (© Dajana) containing small flakes and lyophilized aquatic invertebrates. Three types of water were used: tap water, water from the locality (3-months old) and freshly collected water from the locality. All water samples had room temperature ranging from 21 to 23 °C. Germinating colonies from statoblasts were growing on inverted Petri dishes. Two Petri dishes were in each aquarium. One of each was placed on a glass stick at the bottom of the aquarium and the second one was fixed to the side wall of the aquarium. After the zooids hatched, a wooden twig was placed on the bottom of each aquarium as natural substrate for germinated animals. Several drops of medium with pure cultures of *Chlorella* algae were provided on a regular basis. The physicochemical parameters (temperature, concentration of dissolved oxygen, electrolytic conductivity and pH) of each aquarium were measured once a week with WTW 350i.

Experiments with colonies

Ten compound colonies of *P. magnifica* were collected altogether during July 2015 in the Staňkov pond (South Bohemia, Czech Republic). We had visually selected five most viable colonies that were then placed into a special aquarium culturing system, which was constructed specifically for this experiment (Fig. 1). Three large tanks (total volume of each was 400 L) and five small tanks (total volume of each tank was 30 L) were connected together with a system of tubes. Two large tanks were placed above each other at the top of the construction, the third large tank was arranged in the bottom of the construction. Between the second and third large tank, the five small tanks were situated in a parallel position. Aquarium filter foam was placed in the lowest of the large tanks, which was positioned underneath the five small ones. The water was continuously pumped from the lowest tank back to the uppermost large tank, working as a reservoir, from where the water was flowing continuously into the middle large tank. Due to gravity, the water from the middle tank flowed to the five smaller tanks and then to the lowermost of the large tanks. The flow rate coming into the smaller tanks was about $25 \text{ cm}^3 \cdot \text{s}^{-2}$, so the water was constantly circulating

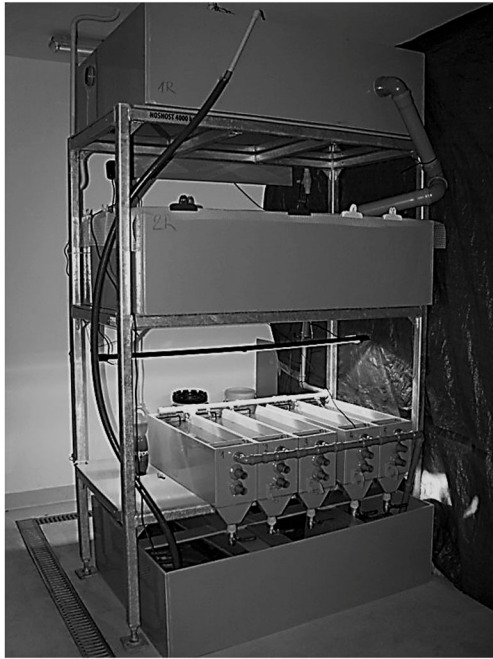


Fig. 1 An aquarium culturing system specially constructed for culturing of *P. magnifica* compound colonies consisting of three large and five small tanks connected together with a system of tubes

in the whole system (1200 L). This water was obtained from the same locality where the colonies had been collected prior to the experiment. Fifteen individuals of *Carassius auratus* (Linnaeus, 1758) were bred in the middle large tank. The size of the fish ranged between 10 and 15 cm standard length. The fish were fed with standardized fish pellets on a daily basis. *Pectinatella magnifica* colonies were placed into the smaller tanks, one colony per each small tank, i.e. five colonies in total in this experiment. Colonies rested on the bottom of the tank. The velocity of the water was identically adjusted in each of the small tanks, so the colony would not be disturbed. Bryozoans were kept and studied in a room in which the ambient temperature was set to 23 °C. The lighting (white) simulated the natural photoperiod 12/12. The photoperiod was set to 12/12. The physicochemical parameters (concentration of dissolved oxygen, electrolytic conductivity and pH) in each aquarium were measured with WTW 350i daily at same time. The colonies were also weighed daily.

Table 1 The physicochemical parameters of water measured during the experiment with statoblasts (mean ± SD)

Aquarium ^a	1	2	3	4	5
t (°C)	22.0 ± 0.6	21.8 ± 0.4	21.2 ± 0.4	21.2 ± 0.4	22.7 ± 2.7
O ₂ (mg/L)	7.2 ± 0.9	9.0 ± 0.4	9.2 ± 0.4	9.0 ± 0.7	7.2 ± 0.7
pH	6.6 ± 1.0	7.6 ± 0.1	7.5 ± 0.2	7.6 ± 0.3	7.2 ± 0.1
Ω (μS/cm)	310.0 ± 59.7	136.8 ± 22.2	172.0 ± 40.5	178.9 ± 44.7	151.7 ± 22.4

^a aquarium 1: 100 L, tap water, + air stone, + fish; aquarium 2: 80 L, 3 months old water from the locality, + air stone, - fish; aquarium 3: 55 L, fresh water from the locality, + air stone, - fish; aquarium 4: 30 L, fresh water from the locality, + air stone, - fish; aquarium 5: 30 L, tap water, - air stone, - fish

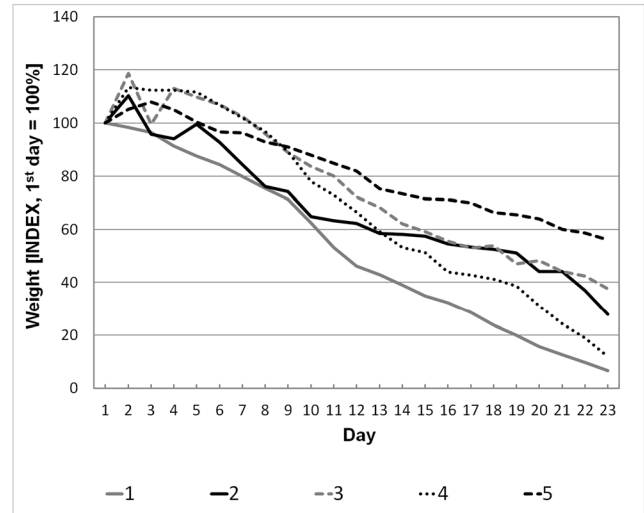


Fig. 2 Changes in colonial mass during the experiment with colonies, numbers 1–5 in the legend refer to the number assigned to each colony

Results and discussion

Experiment with statoblasts

Approximately 80% of the used statoblasts germinated in the experiments. The germination of statoblasts occurred within few days (confirmed 5 to 8 days) after being placed in the aquaria. Budding of zooids (up to three individual polypides), food intake and release of faecal pellets have been observed in hatched specimens. The first polypide appeared the same day when the valves opened, the second polypide evaginated two days after and the third polypide evaginated six days after the valves opened. Freshly hatched young colonies randomly moved from the detached statoblast valves onto the surface of Petri dishes. These zooids eventually (after 2 days) slowly crawled to the submerged twig. The zooids in our experiments preferred the wooden twig as most of the animals settled here in the end. A similar result (favouring the naturally occurring surfaces) has been reported by Hubschman (1970), who studied settling of *P. magnifica* larvae. The latter were also studied by Williams (1921), who observed that after bringing

Table 2 The physicochemical parameters during the experiment with colonies (mean \pm SD). Numbers 1–5 represent each of small aquarium (corresponding to numbers of colonies on Fig. 2)

Aquarium	1	2	3	4	5
t (°C)	22.8 \pm 0.3	22.9 \pm 0.4	22.9 \pm 0.4	22.8 \pm 0.3	22.8 \pm 0.4
O ₂ (mg/L)	7.5 \pm 0.9	7.5 \pm 0.9	7.5 \pm 0.9	7.5 \pm 0.9	7.4 \pm 0.9
pH	7.7 \pm 0.3	7.7 \pm 0.3	7.7 \pm 0.3	7.7 \pm 0.3	7.7 \pm 0.3
Ω (μ S/cm)	163.8 \pm 16.6	162.8 \pm 16.3	162.6 \pm 16.3	162.6 \pm 16.3	162.6 \pm 16.4

the larval colonies into the laboratory, the larvae started free swimming and then attached to the side of the jar because there was no other material available.

The physicochemical parameters measured during the experiment are shown in Table 1. There is no correlation between any of the recorded parameters and the germination rate of statoblasts. Different aquarium sizes or water types also did not show any difference in hatching rates. Differences in the hatching rate were only seen to depend on water temperature. Zooids kept in temperatures lower than 22 °C hatched slower (within 7–8 days) than at temperatures higher than 22 °C (within 5–6 days). Influences of temperature on statoblasts has previously been noted in *Pectinatella*. Oda (1990), who studied the life cycle of *P. magnifica*, mentioned that statoblasts, which are formed in the summer, are probably awakened from dormancy by being exposed to a low temperature.

The fish *Macropodus opercularis* (Linnaeus, 1758) not normally co-occurring with *P. magnifica* were predators of the bryozoans in the experiments. All zooids kept in the aquarium together with the fish were eaten immediately after hatching. Whereas the polypides are normally quite active in their movements, the latter slow down and ultimately stop completely when animals start to degrade and die. The average life span of zooids in the aquaria without fish was up to two months.

Freshly hatched colonies of *P. magnifica* from this cultivation experiment showed high potential for various research purposes as they have already been used in a study regarding muscular systems by Gawin et al. (2017). Possible future experiments may concern food preferences of the bryozoans by offering different food sources, substrate preferences and the influence of different light/dark conditions. In addition, other abiotic and biotic factors that may influence the hatching and the subsequent creation of the colony may also be tested in the future. The influence of fish kept with colonies should also yield important information. Concerning the fish, many parameters, such as size, number or species, should be altered in future experimental assays.

Experiment with compound colonies

For several days (the maximum being four days) the compound colonies gained weight in the experiment. Thereafter (maximum on the fifth day) they started to loose weight (Fig. 2). The loss of weight is due to the loss of the feeding zooids and the shrinking size of the inner gelatinous mass.

Life span of the compound colonies under laboratory conditions was around four weeks and did not show any enlargement of the biomass. The experiment was terminated when 90% of the colonies had died. Death was determined by the loss of the feeding zooids and as result of the degeneration of the individual colonies (= ramets) (Mukai 1998) on the surface of the compound colony. The colonial mass became a mere gelatinous mass that eventually fell apart. The physicochemical parameters obtained during the experiment are shown in Table 2, but no statistically significant dependence between any of the measured parameters and the life span of the colony has been observed.

Because they occur mainly in permanent still water bodies, future experiments will lower the flow rate down to a value similar to natural conditions. It is also possible that the daily interference (weighing) had a negative effect on growth and survival. Other possible approaches for the future would attempt to disturb the colonies much less or test the influence of various changes in the chemistry of the water.

Mukai (1998) reared *P. magnifica* and *A. gelatinosa* on artificial plates in natural habitat. For both species can be generally said that compound colonies first grow in size and then increase in thickness. In both species the three-dimensional growth is associated with enhanced secretion of ectocyst. The ectocyst of *A. gelatinosa* is relatively soft and slimy, while the ectocyst of *P. magnifica* is rather solid and stiff. Based on the weight, there was a relatively long initial period during which growth of *P. magnifica* was very slow. This was followed by a period of accelerated growth.

Acknowledgements This work was processed under the projects No. P503/12/0337 of the Grant Agency of the Czech Republic and GA JU No. 081/2016/Z of the Grant Agency of the University of South Bohemia in České Budějovice. We thank the Laboratory of Applied Hydrobiology at the Faculty of Fisheries and Protection of Water under the University of South Bohemia for letting us use their laboratory. Thanks to Mgr. Ing. Helena Straková for language correction of this paper. Special thanks to two anonymous reviewers for valuable comments that improved the manuscript.

Compliance with ethical standards

Conflict of interest The authors declare that they have no conflict of interest.

Ethical approval All applicable international, national, and/or institutional guidelines for the care and use of animals were followed.

References

- Aleksandrov B, Voloshkevich O, Kurakin A, Rybalko A, Gontar V (2014) The first finding of bryozoan *Pectinatella magnifica* (Lophopodidae) in lower Danube. *Vestn Zool* 48:307–312. <https://doi.org/10.2478/vzoo-2014-0036>
- Balounová Z, Pechoušková E, Rajchard J, Joza V, Šinko J (2013) World-wide distribution of the Bryozoan *Pectinatella magnifica* (Leidy 1851). *Eur J Environ Sci* 3(2):96–100
- Bauer C, Mildner M, Šetlíková I (2010) Das Moostierchen *Pectinatella magnifica* in Österreich. *Österr Fisch* 63:262–264
- Brooks CM (1929) Notes on the statoblasts and polypids of *Pectinatella magnifica*. *Proc Acad Nat Sci Philadelphia* 81:427–441
- d'Hondt JL, Condé B (1996) Une espèce de Bryozoaires d'eau douce (Phylactolaemata) nouvelle pour la faune française: *Pectinatella magnifica* (Leidy, 1851). *Bull Mens Soc Linn Lyon* 65:322–326
- Gawin N, Wanninger A, Schwaha T (2017) Reconstructing the muscular ground pattern of phylactolaemate bryozoans: first data from gelatinous representatives. *BMC Evol Biol* 17:225. <https://doi.org/10.1186/s12862-017-1068-y>
- Hrabě S (1935) O *Pectinatella magnifica* a některých jiných mechovkách. *Věda Přírodní* 16:89–92
- Hubschman JH (1970) Substrate discrimination in *Pectinatella magnifica* Leidy (Bryozoa). *J Exp Biol* 52:603–607
- Kamiński M (1984) Contributions to the knowledge of fresh-water Bryozoa of the Masurian Lake District. *Fragm Faun* 28(4):73–78
- Kothé P (1961) Hydrobiologie der Oberelbe. Natürliche, industrielle und wasserwirtschaftliche Faktoren in ihrer Auswirkung auf das Benthos des Stromgebietes oberhalb Hamburgs. *Arch Hydrobiol Suppl* 26: 221–343
- Kraepelin K (1887) Die deutschen Süßwasser-Bryozoen: eine Monographie; I. Anatomisch-systematischer Teil
- Kumar G, Abd-Elfattah A, Soliman H, El-Matbouli M (2013) Establishment of medium for laboratory cultivation and maintenance of *Fredericella sultana* for in vivo experiments with *Tetracapsuloides bryosalmonae* (Myxozoa). *J Fish Dis* 36(2):81–88. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2761.2012.01440.x>
- Massard JA, Geimer G (2005) Die Süßwasserbryozoen in der Fauna Europaea 2004: Karten und Kommentare. *Denisia* 16:167–174
- Massard JA, Geimer G, Wille E (2013) Apparition de *Pectinatella magnifica* (Leidy, 1851) (Bryozoa, Phylactolaemata) dans le lac de barrage d'Esch-sur-Sûre (Luxemburg). *Bull Soc Nat Luxemb* 114: 131–148
- Mawatari S (1973) New occurrence of *Pectinatella magnifica* (Leidy) in a Japanese lake. *Proc Jpn Soc Syst Zool* 9:41–43
- Mukai H (1998) Growth and propagation of colonies of the freshwater bryozoans *Asajirella gelatinosa* and *Pectinatella magnifica* (Phylactolaemata) cultured in the natural habitat. *Sci Rep Fac Educ, Gunma Univ* 46:47–89
- Mukai H, Fukushima M, Jinbo Y (1987) Characterization of the form and growth pattern of colonies in several freshwater bryozoans. *J Morphol* 192:161–179
- Oda S (1974) *Pectinatella magnifica* occurring in Lake Shoji, Japan. *Proc Jpn Soc Syst Zool* 10:31–39
- Oda S (1990) Life cycle of *Pectinatella magnifica*, a freshwater bryozoan. In: Hoshi M and Yamashita O (eds) *Advances in Invertebrate Reproduction 5*, Elsevier Science Publisher B.V. (Biochemical Division), Amsterdam, pp 43–48
- Seo JE (1998) Taxonomy of the freshwater bryozoans from Korea. *Korean J Syst Zool* 14(4):371–378
- Šetlíková I, Skácelová O, Šinko J, Rajchard J, Balounová Z (2013) Ecology of *Pectinatella magnifica* and associated algae and cyanobacteria. *Biologia* 68(6):1136–1141. <https://doi.org/10.2478/s11756-013-0262-7>
- Szekeres J, Akác A, Csányi B (2013) First record of *Pectinatella magnifica* (Leidy 1851) in Hungary. *Water Res Manag* 3(4):47–49
- Vuorio K, Kanninen A, Mitikka S, Sarkkinen M, Hämäläinen H (2018) Invasion of Finnish inland waters by the alien moss animal *Pectinatella magnifica* Leidy, 1851 and associated potential risks. *Manag Biol Invasions* 9(1):1–10. <https://doi.org/10.3391/mbi.2018.9.1.01>
- Wang B, Wang H, Cui Y (2017) *Pectinatella magnifica* (Leidy, 1851) (Bryozoa, Phylactolaemata), a biofouling bryozoan recently introduced to China. *Chin J Oceanol Limn* (4):815–820. <https://doi.org/10.1007/s00343-017-6052-2>
- Williams SR (1921) Concerning „Larval“ colonies of *Pectinatella*. *Ohio J Sci* 21(4):123–127
- Wood TS (1971) Laboratory culture of fresh-water ectoprocta. *Trans Am Microsc Soc* 90(1):92–94
- Wood TS (1996) Aquarium culture of freshwater invertebrates. *Am Biol Teach* 58(1):46–50
- Wood TS (2001) Bryozoans. In: Thorp JH, Covich AP (eds) *Ecology and classification of North American freshwater invertebrates*, 2nd edn. Acad. Press, San Diego, CA, pp 505–525
- Wood TS (2005) Study methods for freshwater bryozoans. In: Wöss E (ed) *Moostiere (Bryozoa)*, Biologiezentrum der OÖ, Landesmuseen, Linz, pp 103–110
- Wood TS, Okamura B (2005) A new key to the freshwater bryozoans of Britain, Ireland, and continental Europe. with notes on their ecology. *Freshwater Biology Association, Ambleside*
- Wood TS, Wood LJ, Geimer G, Massard J (1998) Freshwater bryozoans of New Zealand: a preliminary survey. *New Zeal J Mar Fresh* 32(4): 639–648

Příloha 2

Musil, M., Rajchard, J., Novotná, K., Balounová, Z., **Ježková, E.** (2018). The relationship between occurrence of invasive bryozoan *Pectinatella magnifica* (Leidy 1851) and parameters of the aquatic environment in the Biosphere Reserve Třeboňsko (Czech Republic). *Wetlands Ecology and Management*, 26: 977–983.

The relationship between occurrence of invasive bryozoan *Pectinatella magnifica* (Leidy 1851) and parameters of the aquatic environment in the Biosphere Reserve Třeboňsko (Czech Republic)

Martin Musil  · Josef Rajchard · Kateřina Novotná · Zuzana Balounová · Eva Ježková

Received: 31 May 2018 / Accepted: 16 August 2018 / Published online: 8 September 2018
© Springer Nature B.V. 2018

Abstract In the period from 2012 to 2014, twenty localities with a varying density level of the invasive bryozoan *Pectinatella magnifica* were investigated in the Třeboň region. These localities included water bodies ranging from eutrophic-hypertrophic fishponds to mesotrophic-oligotrophic flooded sandpits. The aim of the study was to investigate and compare the water bodies' physical, hydrochemical and hydrobiological parameters. Control localities (localities with absence of *P. magnifica*) were found to be significantly different from localities with occurrence of *P. magnifica* in most of the measured parameters. Also shown was that *P. magnifica* tends to form colonies in localities showing above-average qualitative parameters within the Třeboň region: balanced oxygen and pH regime, low concentration of suspended solids (Secchi depth over 1 m) and nitrogen forms (mean TN

1.5 mg L⁻¹), chlorophyll-a mean concentration 54 µg L⁻¹, and zooplankton mean density 117 ind L⁻¹ and biomass 2 mg of wet weight L⁻¹. Furthermore, *P. magnifica* was also found in brown humic waters. While the sites with *P. magnifica* occurrence are often mesotrophic flooded sandpits and fishponds under nature protection, fishponds for recreational use, and those with low intensity of fishery management (without formation of massive cyanobacterial water blooms, oxygen regime fluctuations, etc.), localities unoccupied by invasive bryozoans are mostly strictly eutrophic-hypertrophic, semi-intensified, carp fishponds.

Keywords Invasion · Fishponds · *Pectinatella magnifica* · Sandpits · South Bohemia · Water quality

M. Musil (✉) · K. Novotná
Laboratory of Applied Ecology, Department of Landscape Management, Faculty of Agriculture, University of South Bohemia in České Budějovice, Studentská 13, 370 05 České Budějovice, Czech Republic
e-mail: musil.78@seznam.cz

M. Musil
Enki o.p.s., Dukelská 145, 379 09 Třeboň, Czech Republic

J. Rajchard · Z. Balounová · E. Ježková
Department of Biological Disciplines, Faculty of Agriculture, University of South Bohemia in České Budějovice, Studentská 1668, 370 05 České Budějovice, Czech Republic

Introduction

Pectinatella magnifica is one of the few freshwater bryozoans native to North America which has spread successfully across Europe and in some of the Asian countries (Wood 2001; Balounová et al. 2013). *P. magnifica* was first detected in the Czech Republic in 1922 (Opravilová 2005). And since 2003 it has spread in the Biosphere Reserve Třeboňsko (Šetlíková et al. 2005; Balounová et al. 2011).

So far there have been only a few studies focusing on the environmental demands of the bryozoan *P.*

magnifica. *P. magnifica* is most often found in stagnant waters and lentic stretches of flowing water, but has also been reported in lotic ecosystems with water velocities up to 15.5 cm s^{-1} (Hyunbin et al. 2014). Information about its qualitative parameters varies considerably, both according to individual authors and by the observed areas of its occurrence. For instance, the concentration of dissolved ions, expressed as conductivity, has been detected as being from $50 \mu\text{S cm}^{-1}$ (Šinko et al. 2013) in the sandpits of the Třeboň area in the Czech Republic, and up to $530 \mu\text{S cm}^{-1}$ (Rodriguez and Vergon 2002) in the Saone river in France. Most authors report the occurrence of *P. magnifica* in weakly alkaline water with a pH close to 8 on average, although Everitt (1975) in Louisiana (US) and Šetlíková et al. (2013) in the Třeboň area (CZ), respectively, have reported its occurrence in waters with a pH of 6.8, and even 6.0. Regarding chlorophyll-a levels, measured values have been quite low: in the Nagdong and Geun rivers in South Korea it was only about $1 \mu\text{g L}^{-1}$ (Hyunbin et al. 2014), whereas a slightly higher level of $16.2 \mu\text{g L}^{-1}$ on average was reported from the Saone river in France (Rodriguez and Vergon 2002). Unfortunately, information regarding chlorophyll-a levels from other localities is not available. Regarding phosphorus, on the one hand, very similar data regarding the mean concentration of total phosphorus (TP) are presented by Rodriguez and Vergon (2002), $0.1\text{--}0.38 \text{ mg L}^{-1}$ in the invaded rivers in France, and by Hyunbin et al. (2014), $0.1\text{--}0.2 \text{ mg L}^{-1}$ in the rivers in South Korea; on the other hand, however, the value of TP reported by Šetlíková et al. (2013), $0.064\text{--}0.005 \text{ mg L}^{-1}$, indicate that *P. magnifica* invades sites with low loads of total phosphorus. Concentration values of total nitrogen (TN) in invaded areas referred to by Šetlíková et al. (2013) and Hyunbin et al. (2014) are similar, $1.6\text{--}2.5 \text{ mg L}^{-1}$. Cooper and Buris (1984) describe *P. magnifica* as an environmentally-sensitive species, while Smith (1985) describes it as tolerant of pollution and also mentions its preference for turbid waters. In this paper, we first intend to describe the dependence between the occurrence of *P. magnifica* and particular basic qualitative environment indicators of the invaded water bodies in the Třeboňsko region, including a comparison with non-invaded localities, and secondly, our aim is to characterize these localities.

Methods

In the period from 2012 to 2014, twenty localities were regularly investigated. For this purpose, 12 invaded and 8 non-invaded water bodies were selected (Table 1). The non-invaded localities were selected such that in a certain way they ‘communicate’ with invaded localities, e.g. they are a part of the same pond system, they are connected by channels or are situated close to each other (for example, they are separated only by a dividing dam). The selected localities included all types of stagnant waters, from hypertrophic fishponds to oligotrophic, flooded sandpits that are typical of the Třeboňsko area. The field determination included the usual physico-chemical indicators: Secchi depth (Zs), temperature, pH, dissolved oxygen concentration and saturation (DO), and conductivity (Cond) measured by portable multiparameter meters Hach and YSI. The field determination proceeded during the growing season, from May to September, twice a month from 2012 to 2014. Laboratory measurements were performed from June to September once a month: as indicators of oxygen regime both biological oxygen demand (BOD₅) and chemical oxygen demand (COD_{Mn}) were determined, turbidity (TRB) was detected photometrically by Aquafluor turbidimeter, alkalinity (ANC_{4.5}) potentiometrically by Schott TitroLine analyzer, anions (ammonia nitrogen NH₄-N, nitrate nitrogen NO₃-N, phosphate phosphorus PO₄-P), total nitrogen TN and total phosphorus TP by spectrophotometric methods using flow injection analyzer (Foss -Tecator) FIAS-tarTM5012 and also TOCAnalyzerFORMACS^{HT}. The chlorophyll-a concentration (Chl-a) was estimated spectrophotometrically, after its extraction, with a mixture of acetone and methanol (Pechar 1987). In 2013, pelagic zooplankton was sampled by plankton net of mesh size $80 \mu\text{m}$; the semi-quantitative zooplankton samples were determined and counted in a Sedquick-Rafter counting chamber and zooplankton biomass was estimated by the volumetric method (Přikryl 2006) as a wet weight of zooplankton (WWZ).

For the analysis of differences between invaded and non-invaded localities, a one-way analysis of variance was used for each parameter using Statistica 10 software. The influence of the environmental factors and type of locality on the occurrence of *P. magnifica* was analyzed in CANOCO (TerBraak and Šmilauer

Table 1 Names and types of investigated invaded localities by *Pectinatella magnifica* and reference—noninvaded localities

Invaded				Non-invaded			
Name	Type	Avg./max. depth (m)	Area (ha)	Name	Type	Avg./max. depth (m)	Area (ha)
Cep	SP	Avg. 7	163	Horusice I	SP	Avg. 2.5	15
Veselí	SP	Avg. 3.5	15	Cep II	SP	Avg. 7	29
Veselí I	SP	Avg. 3.5	23	Malý Horusický	FPo	Avg. 1	6
Vlkov	SP	Avg. 2.8	46	Horusický	FPp	Max. 6	415
Hejtman	FPr	Max. 6	80	Jamský	FPp	Avg. 1	43
Nový Kanclář	FPo	Max. 2.5	18	Starý Kanclář	FPp	Max 2.7	34
Opatovický	FPo	Max. 2	130	Purkrabský	FPp	avg. 1	39
Podřezaný	FPo	Max. 1.8	63	Špačkov	FPp	Avg. 1	41
Ruda	FPp	Avg. 1	63				
Staňkovský	FPr	Max. 11	241				
Vizír	FPo	Avg. 1	10				
Zájezek	FPo	Avg. 1	5				

SP flooded sandpit, FPp production carp fishpond, FPr recreational fishpond, FPo other fishpond. This group includes fishponds with combined uses. e.g. fish production and human recreation, fishponds for sport fishing, fry ponds and fishponds forming nature reserve. The average depth of fishponds is 1 m in Czech Republic. This table provides maximal depth for fishponds “max.”, if known

1998). We used a direct redundancy analysis RDA with unrestricted Monte Carlo permutation.

Results

After a simple comparison of the particular parameters gained from the two sets of localities—localities with and without the occurrence of *P. magnifica*, significant differences were reflected in most of the parameters (Table 2). For the following indicators: Zs, pH, Alk_{4.5}, DOsat, Cond, TN, COD_{Mn}, BOD₅, TRB, Chl-a and zooplankton biomass, the p value was much lower than 0.001. Significant differences were also found in TP (p < 0.01) and zooplankton density, and also in the NH₄-N (p < 0.05). No significant differences were found in the NO₃-N and PO₄-P parameters (p < 0.05).

The occurrence of *Pectinatella magnifica* reflects certain physico-chemical water properties and type of locality (Fig. 1). The (RDA) axis 1 (the presence of species) accounted for only 3% of the variability; axis 2 explained 75% of variability. The incidence of *P. magnifica* is positively correlated with such factors as Secchi depth (Zs) and nitrate nitrogen NO₃-N, which means that in localities with *P. magnifica* the values of

these parameters are higher. Incidence of *P. magnifica* significantly related to the types of sites represented by flooded sandpits (SP) and recreational fishponds (FPr). Other indicators are negatively correlated with the incidence of *P. magnifica*. The most significantly manifested factors in descending order are as follows: locality type “productional fishponds” (FPp), pH, conductivity (Cond), dissolved oxygen saturation (DOsat) and the content of ammonium nitrogen (NH₄-N). Other hydrochemical parameters, such as zooplankton density and biomass, and locality type “other fishponds” (FPo), are significantly correlated with RDA axes 2 or 3. The influence of these parameters is not so critical to the occurrence of the monitored species as are the previously-mentioned parameters.

Discussion

With regard to the period of some 80 years (since the first discovery in 1922), during which there have been almost no records of the occurrence *P. magnifica* in the Czech Republic, it can be assumed, based on our experience, findings and reports, that *P. magnifica* could have been always present in some localities. In

Table 2 The comparison of the average values (Mean) and variability (SD) of basic hydrochemical, physical and hydrobiological parameters between invaded localities by *Pectinatella magnifica* and noninvaded—reference localities ($\alpha = 0.05$)

	Presence		n	Absence		n	p value
	Mean	± SD		Mean	± SD		
Zs (m)	1.00	0.77	290	0.50	0.50	222	≤ 0.0001
pH	7.75	0.70	290	8.34	1.11	222	≤ 0.0001
Alk _{4,5} (mmol L ⁻¹)	0.74	0.41	124	1.20	0.69	87	≤ 0.0001
DO sat. (%)	94.4	25.5	290	105.2	36.6	222	0.0001
Cond. (μS cm ⁻¹)	123	35	290	176	74	222	≤ 0.0001
NH ₄ -N (mg L ⁻¹)	0.026	0.068	111	0.055	0.106	87	0.0192
NO ₃ -N (mg L ⁻¹)	0.021	0.061	111	0.012	0.035	87	0.2245
PO ₄ -P (mg L ⁻¹)	0.015	0.029	111	0.023	0.036	87	0.0759
TN (mg L ⁻¹)	1.476	0.825	80	2.614	1.590	63	≤ 0.0001
TP (mg L ⁻¹)	0.163	0.142	80	0.242	0.206	63	0.0082
COD _{Mn} (mg L ⁻¹)	51.08	33.18	76	79.74	47.52	63	0.0001
BOD5 (mg L ⁻¹)	5.80	4.12	76	10.40	5.61	63	≤ 0.0001
TRB (NTU)	14.5	20.9	76	46.9	35.3	63	≤ 0.0001
Chl _a (μg L ⁻¹)	54	61	76	152	150	63	≤ 0.0001
Zoopl. density (ind. L ⁻¹)	117	253	54	346	469	42	0.0037
Zoopl. biomass (mg L ⁻¹ WWZ)	1.98	2.53	54	7.62	6.95	42	≤ 0.0001

Zs Secchi depth, Alk_{4,5} alkalinity, DO sat. dissolved oxygen saturation, Cond. conductivity, NH₄-N ammonia nitrogen, NO₃-N nitrate nitrogen, TN total nitrogen, TP total phosphorus, COD_{Mn} chemical oxygen demand, BOD5 biological oxygen demand, TRB turbidity, Chl_a chlorophyll-a, Zoopl. zooplankton

many cases, *P. magnifica* is able to survive in a locality in the form of a thin, inconspicuous growth forms on the substrate, which can easily escape attention. Moreover, it can even survive in the stage of dormant statoblasts, but there is no information about its survival time in this form in the available literature.

So far no clear factors responsible for the massive production of the gelatinous matrix forming the basis for the remarkably large colonies are known. Although the fishponds are regularly drained, it is always done in late autumn and early spring, at a time when the colonies are no longer present, and if the statoblasts are present there at those times, then they can easily escape attention. It is possible that *P. magnifica* was repeatedly brought to some localities in the Czech Republic. This hypothesis is supported by the ability of statoblasts to survive together despite the increasing intensity of anthropogenic impact on water ecosystems (fishing, boating, logging operations around sandpits, recreational activities, etc.). It was not until the massive occurrence of *P. magnifica* in the area of Třeboňsko, recorded since 2003 (Šetlíková et al.

2005), that there was an impulse for a detailed monitoring of its occurrence and for research into its conditions.

Most of the domestic and foreign studies on the particular physico-chemical parameters relating to the invasion of *P. magnifica* are rather complementary in character, whereas this study focuses exclusively on this issue.

Based on the differences in the measured parameters and on the contrasts between invaded and non-invaded localities, it can be concluded that *P. magnifica* is able to form colonies in an environment with a wide range of particular parameters. The colonized water bodies range from being oligotrophic to eutrophic in character. However, *P. magnifica* has a tendency to avoid hypertrophic semi-intensively managed carp ponds, a fact supported by various values detected in the Třeboň region, and already mentioned above (Šinko et al. 2013; Šetlíková et al. 2013). In addition, depending on the intensity of the invasion, localities with a regular and mass occurrence of *P.*

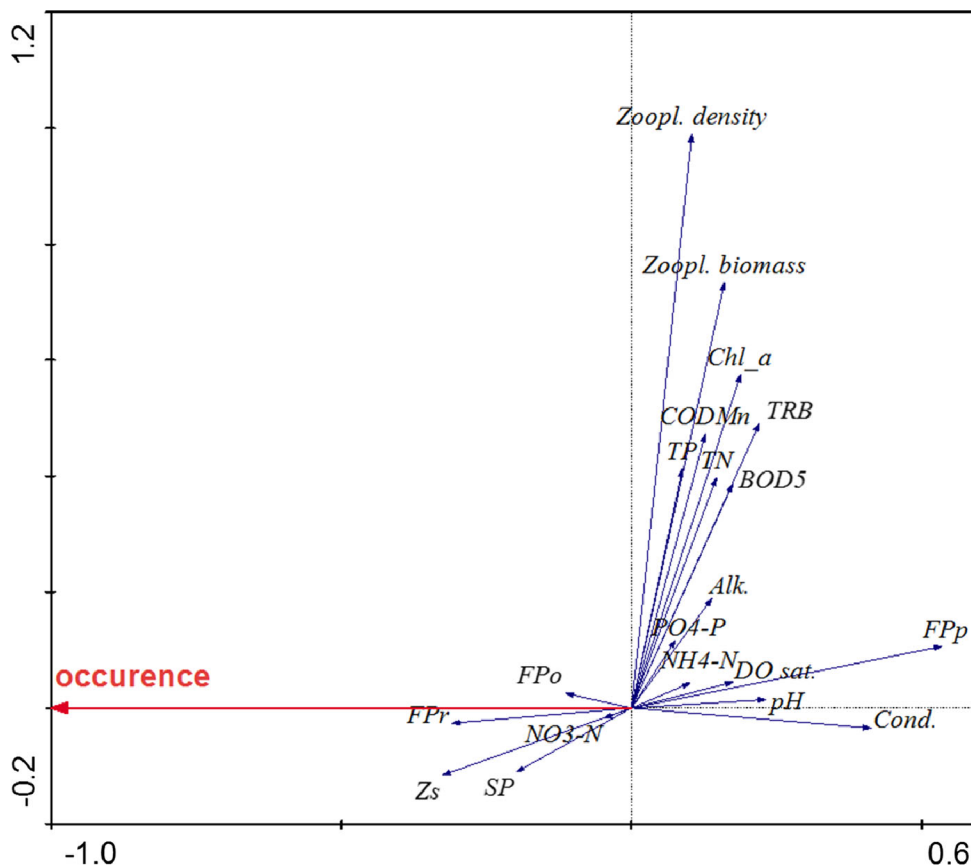


Fig. 1 Ordination diagram of redundancy analysis (RDA) of the influence of environmental factors and type of locality on the occurrence of *P. magnifica*. *Alk.* alkalinity, *BOD5* biological oxygen demand, *COD_{Mn}* chemical oxygen demand, *Cond.* conductivity, *Chl_a* chlorophyll-a, *DO sat.* dissolved oxygen saturation, *NH₄-N* ammonia nitrogen, *NO₃-N* nitrate nitrogen, *PO₄-P* phosphate phosphorus, *TN* total nitrogen, *TP* total

phosphorus, *TRB* turbidity, *Zs* Secchi depth, *Zoopl.* zooplankton, *SP* flooded sandpits, *FPp* production carp fishponds, *FPr* recreational fishponds, *FPo* other fishponds. This group includes fishponds with combined uses. e.g. fish production and human recreation, fishponds for sport fishing, fry ponds and fishponds forming the nature reserve

magnifica, and localities with a variable occurrence, can be defined.

The localities in the first instance, i.e. water bodies in which colonies grow on almost any available substrate—submerged stones, sticks, branches and roots and higher plants, drainage facilities and other water-handling devices—often have an above-average water quality within the Třeboň region. The average

values of certain indicators in Třeboň fishponds for the period 2012 and 2014 by Pechar (2015) see in the Table 3. They are mainly oligotrophic flooded sandpits (e.g. sandpit Cep), mesotrophic and lightly eutrophic flooded sandpits (e.g. sandpits Vlkov, Veselí, Veselí I), and mesotrophic to slightly eutrophic recreational and sports fishponds (e.g. fishponds Hejtman and Nový Kanclíř). What these localities

Table 3 Mean conductivity (Cond.), alkalinity (Alk._{4,5}), mean concentrations of total nitrogen (TN), total phosphorus (TP), chlorophyll-a (Chl-a) and mean Secchi depth (Zs) from 40

localities in the Třeboň region for 2012 and 2014, 3 seasonal samplings, according to Pechar (2015)

Season	Cond. (µS cm ⁻¹)	Alk. _{4,5} (mmol L ⁻¹)	TN (mg L ⁻¹)	TP (mg L ⁻¹)	Chl-a (µg L ⁻¹)	Zs (m)
2012	209	1.27	2.57	0.25	140	0.51
2014	220	1.28	2.21	0.17	112	0.57

have in common are a low fish stock (low bioturbation), i.e. a low turbidity (usual seasonal averages 3–9 (maximal seasonal average 15) NTU), and the absence of fertilization and liming (low alkalinity 0.4–1 mmol L⁻¹). There aren't massive developments of cyanobacterial water blooms. Thus these systems do not tend to have significant diurnal DO and pH oscillations. The Chl-a level commonly oscillates on average 4.5–36 (maximal seasonal average 70.5) µg L⁻¹, as do TN 0.449–1.820 mg L⁻¹, TP 0.113–0.274 mg L⁻¹, Cond. 14–150 µS cm⁻¹, and zooplankton biomass 0.15–2.5 mg L⁻¹ of WWZ. Such conditions can be considered as optimal for a successful and massive invasion of *P. magnifica*.

In the second case, i.e. water bodies with a variable occurrence of *P. magnifica* colonies, its incidence is irregular or infrequent. Equally variable is the water quality, the density and average individual weight of fish stocks, depending upon the method of seasonal management. Some of the fishponds are used as nursery ponds and thus have a varying filling period, depending on the age group and species of farmed fish (fishponds Zájezek, Malý Horusický). The other fishponds in this group are more susceptible to rainwater deficits (fishponds Ruda, Vizír). In early summer, at the time of hatching and colonies development, when the temperature exceeds 20 °C (Brown 1933; Everit 1975; Ricciardi and Lewis 1991; Rodrigues and Vergon 2002), there can be a lack of a suitable substrate (dry littoral) due to the lowered water level. In this locality-type group, there are also some fishponds with a combined production and recreational use, which results from their acceptable water quality (fishponds Opatovický, Podřezaný). However, in seasons in which the chlorophyll-a level reaches over 100–300 µg L⁻¹, distinct cyanobacterial water blooms can occur. This depends on the intensity of management and on the fish stock level. Fish stocks in these fishponds group are on average lower, up to 500 kg per hectare, or medium high, 500–900 kg per hectare of the final fish biomass (at the end of the season). Although *P. magnifica* requires greater transparency (low levels of Chl-a and suspended solids), it also occurs in waters intensely coloured by humic substances (fishpond Podřezaný).

Non-invaded localities, i.e. localities where the incidence of *P. magnifica* colonies was not recorded for the whole period of observation carried out in the Třeboň region (since 2005), are strictly hypertrophic.

These localities are typically represented by production carp ponds with a high intensity of management, high stock of heavy fish, i.e. 900 kg or more of the final biomass of fish per hectare, mainly carp, and regular external interventions (fertilization and liming)—and show all the negative phenomena associated with these intensive measures. Typically they have average concentrations of TN 2.002–4.405 mg L⁻¹ and TP 0.179–0.470 mg L⁻¹, chlorophyll-a levels of 77–245 µg L⁻¹, regular massive occurrences of cyanobacterial water blooms (in which case the Chl-a concentration often rises up to 500–700 µg L⁻¹, TRB 37–93 NTU), worsening light conditions in the pelagial, significant vertical and diurnal DO and pH oscillations, and the associated threat of undissociated toxic ammonia and oxygen deficits. Not a single colony was recorded in these locality-type groups, even though we regularly found statoblasts in the littoral alluvium (fishponds Horusický, Špačkov). Among these hypertrophic localities, there is also one flooded sandpit (Horusice) that is connected with the Švarcenberk fishpond and Malý Horusický fishpond by connecting channels, and which thus has similar properties. An exception is the oligo-mesotrophic flooded sandpit Cep II, which is in the immediate vicinity of the invaded flooded sandpit Cep; however, this sandpit is very different from sandpit Cep. Its pH is the lowest of all the investigated localities (mean 6.06, min 5.23) and there is a shortage of a suitable substrate (higher littoral and submerged vegetation, submerged shrub branches, and large stones) due to its different morphology (steep shores) and intensive sand extraction.

The absence of demonstrable differences between the two sets of localities regarding the concentrations of available nutrients (N–NH₄, N–NO₃, P–PO₄) can be explained by the nutrient depletion caused by the high phytoplankton biomass in eutrophic and hypertrophic localities during the growing season (e.g. Pechar and Radová 1996), which is typical for central European carp ponds. The differences in resultant values, the contrasts between locality-type groups, and the dependence of *P. magnifica* occurrence on various environmental indicators, can point to a certain bioindicative potential, as presented by Cooper and Buris (1984), especially in relation to the suspended solid content and the presence of a substrate. However, the issue of the impact of *P. magnifica* invasion on other components of the aquatic ecosystem has not been clarified.

Acknowledgements This study was supported by project Czech Science Foundation P503/12/0337 and final processing by the project of the Grant Agency of University of South Bohemia (GA JU) 081/2016/Z. Special thanks goes to of all the staff of the accredited labs Enki p. b. corp. and to partners from Rybářství Třeboň Plc. We thank Mrs. Jitka Chromečková and native speaker Mr. Willem Westra for English revision.

Funding Czech Science Foundation P503/12/0337. Grant Agency of University of South Bohemia (GA JU) 081/2016/Z.

References

- Balounová Z, Rajchard J, Švehla J, Šmahel L (2011) The onset of invasion of bryozoan *Pectinatella magnifica* in South Bohemia (Czech Republic). *Biologia* 66:1091–1096. <https://doi.org/10.2478/s11756-011-0118-y>
- Balounová Z, Pechoušková E, Rajchard J, Joza V, Šinko J (2013) World-wide distribution of the Bryozoan *Pectinatella magnifica* (Leidy 1851). *Eur J Environ Sci* 3:96–100. <https://doi.org/10.14712/23361964.2015.11>
- Brown CJD (1933) A limnological study of certain fresh-water Polyzoa with special reference to their statoblast. *Trans AmerMicroSoc* 52:271–314. <https://doi.org/10.2307/3222415>
- Cooper CM, Buris JW (1984) Bryozoans-possible indicators of environmental quality in Bear Creek, Mississippi. *J Environ Qual* 13:127–130. <https://doi.org/10.2134/jeq1984.00472425001300010023x>
- Everitt B (1975) Fresh-water Ectoprocta: distribution and ecology of five species in Southeastern Louisiana. *Trans Am MicroscSoc* 94:130–134. <https://doi.org/10.2307/3225540>
- Hyunbin J, Gea-Jae J, Myeoungseop B, Dong-Gyun H, Jung-Soo G, Ji-Yoon K, Jong-Yun C (2014) Distribute pattern of *Pectinatella magnifica* (Leidy, 1851), an invasive species, in the Geum River and the Nakdong River, South Korea. *J Ecol Environ* 37:217–223. <https://doi.org/10.5141/ecoenv.2014.026>
- Opravilová V (2005) O výskytu dvou druhů bezobratlých zavlečených do ČR: *Dusegia trigrina* (Tricladida) a *Pectinatella magnifica* (Bryozoa). [Occurrence of two invertebrates species imported in Czech Republic *Dusegiatirgina* (Tricladida) and *Pectinatella magnifica* (Bryozoa)]. *Sbor. Klubu Přírodověd. v Brně* 2001–2005:39–50
- Pechar L (1987) Use of an acetone: methanol mixture for the extraction and spectrophotometric determination of chlorophyll a in phytoplankton. *Arch Hydrobiol* 46:99–117
- Pechar L (2015) Století eutrofizace rybníků—synergický efekt zvyšování zátěže živinami (fosforem a dusíkem) a nárůstu rybích obsádek (A hundred years of fishpond eutrophication—combined effect of nutrient enhancement and increasing of fish stock). *Vodní hospodářství* 65:1–6
- Pechar L, Radová J (1996) Hydrobiologické zhodnocení vývoje třeboňských rybníků od konce 19. stol. (Hydrobiological evaluation of the development Třeboň fishponds since the late 19th century). In: IUCN: Význam rybníků pro krajinu střední Evropy. Trvale udržitelné využívání rybníků v Chráněné krajinné oblasti a biosferické rezervaci Třeboňsko (Importance of ponds for the landscape of Central Europe. Sustainable use of fishponds in the protected landscape and biosphere reserve Třeboňsko). Czech Coordination Centre IUCN—International Union for Conservation of Nature Prague and IUCN Gland, CH and Cambridge, UK, pp 111–128
- Příkryl I (2006) Metodika odběru a zpracování vzorků zooplanktonu stojatých vod (The methodology of stagnant water zooplankton sampling and processing). VÚV TGM, p 14
- Ricciardi A, Lewis DJ (1991) Occurrence and ecology of *Lophopodella carteri* (Hyatt) and other freshwater Bryozoa in the lower Ottawa River near Montreal. *Quebec Can J Zool* 69:1401–1404. <https://doi.org/10.1139/z91-197>
- Rodriguez S, Vergon JP (2002) *Pectinatella magnifica* Leidy 1851 (Phylactolaemata), a species of Bryozoa introduced in the north of Franche-Comte. *Bull Fr Peche Piscic* 365–366:281–296. <https://doi.org/10.1051/kmae:2002036>
- Šetlíková I, Balounová Z, Lukavský J, Rajchard J (2005) Nepůvodní druh mechovky na Třeboňsku (A Non-native Bryozoan Species Found in the Třeboň Basin). *Živa* 4:172–174
- Šetlíková I, Skácelová O, Šinko J, Rajchard J, Balounová Z (2013) Ecology of *Pectinatella magnifica* and associated algae a cyanobacteria. *Biologia* 68:1136–1141. <https://doi.org/10.2478/s11756-013-0262-7>
- Šinko J, Rajchard J, Balounová Z, Musil M (2013) Ecological conditions of invasive bryozoan *Pectinatella magnifica* in Protected Landscape Area Třeboňsko. In: Diversification in inland finfish aquaculture. *Vodňany*, p 108
- Smith DG (1985) *Lophopodella carteri* (Hyatt), *Potsiella erecta* (Poots) and other freshwater ectoprocta in the Connecticut River (New England, USA). *Ohio J Sci* 85:67–70
- TerBraak CJF, Šmilauer P (1998) CANOCO Release 4. Reference manual and user's guide to Canoco for windows: software for canonical community ordination. Microcomputer Power, Ithaca, p 352
- Wood TS (2001) Bryozoans. In: Thorp JP, Covich AP (eds) Ecology and classification of north american freshwaters invertebrates, 2nd edn. Academic Press, New York, pp 505–525