

**Jihočeská univerzita v Českých Budějovicích**  
**Přírodovědecká fakulta**

**Vliv mezidruhových interakcí na kolonizaci  
drobných stojatých vod**

Bakalářská práce

**Pavel Soukup**

Školitel: Doc. Ing. MgA. David Boukal, Ph. D.

České Budějovice 2013

Soukup P., 2013: Vliv mezidruhových interakcí na kolonizaci drobných stojatých vod [Role of species interactions in colonization of small standing water bodies. Bc. Thesis, in Czech] – 45 p., Faculty of Science, The University of South Bohemia, České Budějovice, Czech Republic

Anotace:

Factors influencing colonization of small standing water bodies by freshwater macronvertebrates are reviewed. Those factors include biotic and abiotic factors, density dependent effects and history effects. The most important biotic factors are predation and competition. Role of the presence of top invertebrate predator and macrovegetation on colonization is discussed. The review is complemented by a controlled field experiment, which demonstrates that the role of vegetation is likely stronger than the role of sublethal predation risk.

Prohlašuji, že svoji bakalářskou práci jsem vypracoval samostatně pouze s použitím pramenů a literatury uvedených v seznamu citované literatury.

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

V Českých Budějovicích dne 24. dubna 2013

-----  
Pavel Soukup

**Poděkování:**

Předně děkuji mým školitelům Davidu Boukalovi a Janu Klečkovi, bez jejichž vedení a odborného dohledu by tato práce nemohla vzniknout.

Nemalé díky patří všem, kteří mi ochotně podle svých možností pomohli při experimentální činnosti a zpracování vzorků: Michalu Šorfovi, Lubošovi Havlanovi, Miroslavu Peroutkovi, Pavle Šalandové, Vojtovi Kolářovi, Veronice Langové, Lucii Ambrožové a Veronice Schaabové.

Nejen přímá výpomoc je důležitá. Bez harmonického prostředí, které mi poskytla má rodina, bych se při studiu nedokázal obejít. Tímto srdečně děkuji mým rodičům a ujišťuji je, že na jejich nezištnou podporu nikdy nezapomenu.

**Cíl práce:**

1. Provést literární rešerši zaměřenou na vliv mezidruhových interakcí (přítomnost predátorů atd.) na kolonizaci drobných stojatých vod.
2. Provést mesokosmový experiment, který otestuje specifické hypotézy poskytnuté literární rešerší.

# Obsah

<b>1. Úvod</b> .....	<b>2</b>
<b>2. Literární rešerše</b> .....	<b>3</b>
2.1 Kolonizace malých stojatých vod .....	3
2.1.1 Abiotické faktory .....	4
2.1.2 Biotické faktory .....	6
2.1.3 Časový aspekt.....	7
2.1.4 Populační hustota.....	8
2.2 Vliv přítomnosti vrcholového predátora .....	9
2.2.1 Neletální vlivy predátora ( <i>non-consumptive effect</i> ).....	9
2.2.1.1 Výběr habitatu (Habitat selection).....	10
2.2.1.2 Změna chování.....	12
2.2.2 Letální vlivy predátora ( <i>consumptive effect</i> ) .....	13
2.2.2.1 Trofická kaskáda .....	14
2.2.2.2 Vliv na konkurenční rovnováhu .....	15
2.2.2.3 Facilitace živin.....	15
2.2.3 Celkový vliv predátora .....	16
2.3 Shrnutí.....	16
<b>3. Experimentální část</b> .....	<b>18</b>
3.1 Materiál a metody.....	18
3.1.1 Pokusní živočichové .....	18
3.1.2 Založení a průběh pokusů.....	19
3.1.3 Třídění vzorků .....	20
3.1.4 Zpracování dat .....	21
3.2 Výsledky .....	21
3.4 Diskuze .....	27
3.4.1 Vliv predátorů .....	27
3.4.2 Vliv makrovegetace .....	28
3.4.3 Specifické působení obou faktorů na taxonomické a funkční skupiny a velikostní kategorie .....	28
<b>4. Závěr</b> .....	<b>31</b>
<b>5. Summary</b> .....	<b>32</b>
<b>6. Seznam použité literatury</b> .....	<b>33</b>
<b>7. Přílohy</b> .....	<b>38</b>

# 1. Úvod

Sladké stojaté vody jsou v našich zeměpisných šířkách běžnou součástí krajiny. Charakterizuje je mimo jiné i vysoký kontakt mezi vodním a suchozemským prostředím (De Meester et al. 2005). Za malé stojaté vody považujeme rybníky, jezírka a další mělká přírodní i uměle vytvořená vodní tělesa.

Důvodů ke studiu stojatých vod je (v rámci ekologie) celá řada. Díky své velikosti, ohraničenosti a relativní jednoduchosti jsou prostředí malých stojatých vod snadno napodobitelná v experimentálních podmínkách (Blaustein a Schwarz 2001) a hodí se proto ke studiu řady ekologických otázek. V terénu opět na relativně malé ploše obvykle nalezneme řadu nádrží, které lze pozorovat (Lze je také srovnávat s rozlehlejšími vodními plochami - jezery, za kterými bychom museli cestovat i mezi kontinenty.) (Wellborn et al. 1996). a konečně jejich ohraničenost a rozmístění malých stojatých vod v krajině je mimo jiné činí ideálními pro studium kolonizace a vytváření společenstev, ostrovních jevů, metapopulační teorie apod. (De Meester et al. 2005).

Kolonizace konkrétního habitatu je ovlivněna řadou vlivů, které můžeme rozdělit na biotické a abiotické. V této práci se zaměřuji na faktory biotické, snažím se popsat vliv mezidruhových interakcí na kolonizaci. Velice stručně popíšu plejádu možných interakcí, ale především se zaměřím na vliv přítomnosti predátora a makrovegetace.

V experimentální části pak vyhodnotím vlivy přítomnosti makrovegetace (plastová maketa) a vrcholového predátora (larva vážky, odepřená možnost vyžítat kolonizující organizmy) a případného modifikujícího vlivu makrovegetace v kombinaci s predátorem na kolonizaci malých stojatých vod vodními organizmy, především hmyzem.

## 2. Literární rešerše

### 2.1 Kolonizace malých stojatých vod

Malé stojaté vody kolonizují různé skupiny organismů od jednobuněčných řas, které vytváří phytoplankton a periphyton, přes vodní korýše (hlavní složku zooplanktonu) až po bezobratlé živočichy, zejména hmyz, a některé obratlovce. Schopny disperze a tedy i kolonizace jsou alespoň částečně všechny organismy (Begon et al., 1997). Zatímco některé organismy se pomocí různých disperzních stádií rozšiřují snadno (plankton: trvalá vajíčka, hmyz: létající imaga – viz Tab. 1), jiné, například ryby, nemusí dostatečně izolované

<b>Taxon</b>	<b>Vodní stádia</b>	<b>Disperzní stádium</b>
<b>Coleoptera:</b>		
<b>Dytiscidae</b>	larvy a imaga	létající imaga
<b>Noteridae</b>		
<b>Haliplidae</b>		
<b>Gyrinidae</b>		
<b>Hydrophilidae</b>		
<b>Coleoptera:</b>		
<b>Scirtidae</b>	larvy	létající imaga
<b>Ephemeroptera</b>	larvy, někdy subimaga	létající imaga, někdy subimaga
<b>Diptera:</b>		
<b>Nematocera</b>	larvy	létající imaga,
<b>Orthorrhapha</b>		vzácně parazitická nelétavá
<b>Cyclorrhapha</b>		imaga
<b>Heteroptera: Nepomorpha</b>	larvy a imaga	létající imaga
<b>Megaloptera</b>	larvy	létající imaga
<b>Odonata</b>	larvy	létající imaga
<b>Trichoptera</b>	larvy	létající imaga

Tab. 1: Přehled vodních a disperzních stádií nejčastěji pozorovaných taxonů vodního hmyzu ve stojatých vodách (podle Nilssona 2005).

prostředí osídlit vůbec, ačkoliv je pro ně vhodné (De Bie et al. 2012). Rozdílná schopnost kolonizace může ovlivnit složení vznikajícího společenstva. Proces vzniku a proměny společenstva je navíc ovlivňován biotickými a abiotickými faktory.

### 2.1.1 Abiotické faktory

Abiotické faktory jsou na činnosti organismů nezávislé, ale existuje zpětná vazba, například přítomnost rostlin může odčerpávat živiny z vodního sloupce, fytoplankton může zvýšit turbiditu vody apod. V malých stojatých vodách jsou důležité například: teplota, světlo, koncentrace minerálních látek (sůl, živiny), pH, prostor a jeho struktura, trvalost habitatu. Souhrn těchto faktorů určuje teoretickou ekologickou niku organismu (Peterson 2001). Teoretická ekologická nika je tedy výřez mnoharozměrného prostoru, kde každý abiotický faktor představuje jeden rozměr (Hutchinson 1957).

**Teplota** ovlivňuje rychlost fyziologických dějů, jako jsou růst, embryonální vývoj, trávení a dýchání, ale také chování a rozmístění organismů (Brönmark a Hansson 2005, Ward a Stanford 1982). Každý organismus má většinou poměrně úzké ideální rozmezí teplot, ve kterých se dlouhodobě zdržuje a ještě užší rozmezí, ve kterém se úspěšně rozmnožuje (Ward a Stanford 1982). Teplota v malých vodních nádržích kolísá ve srovnání s většími vodami více (Brönmark a Hansson 2005). Rozpětí teplot v nádrži určuje, jaké organismy ji budou moci kolonizovat, kdy a jak intenzivně. Změny teplot také ovlivňují fyzikální vlastnosti vody, např. hustotu a viskozitu (Brönmark a Hansson 2005). Změny viskozity mají vliv na rychlost pohybu malých planktonních organismů, například vířníků druhu *Brachionus plicatilis* (O. F. Müller, 1786), ale i poměrně velkých žabronožek druhu *Artemia salina* (Linnaeus, 1758) (Larsen et al. 2008).

Množství **světelného záření** přímo ovlivňuje teplotu vody a intenzitu fotosyntézy, na heterotrofní organismy působí spíše nepřímo (Brönmark a Hansson 2005). Naprostý nedostatek světla zamezuje kolonizaci habitatu fotosyntetizujícími primárními producenty. Malé mělké nádrže jsou ideální pro růst makrovegetace a fytoplankton roste v celém vodním sloupci, pokud není nádrž příliš turbidní a voda neprosvítá až na dno. Na úspěšnost predace působí intenzita světla jen v extrémních podmínkách (James a Heck 1994).

Množství **rozpuštěných minerálních látek** ovlivňuje fyzikální (vodivost, osmotický tlak) a chemické (pH, redox potenciál) charakteristiky vody. Rozpuštěné látky obsahují i živiny, jejich množství (nejčastěji fosforu, případně dusíku) je limitujícím faktorem růstu primárních producentů, čímž ovlivňují úspěšnost kolonizace dalších trofických úrovní (Sterner a Hessen 1994, Chase 2010). V malých stojatých vodách mohou koncentrace

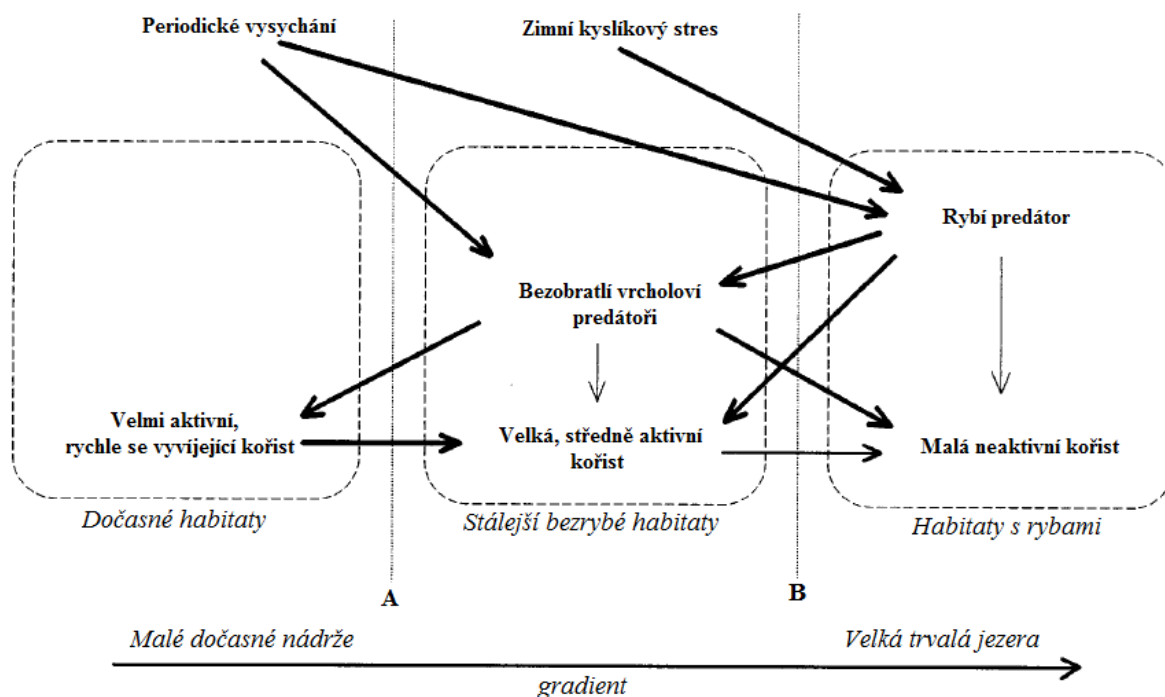


minerálních látek díky odpařování nebo naopak ředění vody deštěm značně kolísat (Brönmark a Hansson 2005).

**Prostor a jeho struktura** je důležitá pro druhové složení, diverzitu a abundanci organismů. Zvýšenou komplexitu struktury tvoří odumřelá organická hmota usazená na dně, hrubost minerálních částic tvořící dno, množství a tvar makrovegetace apod. (Kovalenko et al. 2012). Obecně se se strukturou habitatu druhová diverzita i abundance makrofauny zvyšují (Hauser et al. 2006). Pro kolonizaci některých druhů potápníků a vážek je nutná přítomnost vegetace, do které kladou disperzní stádia (imaga) vajíčka (Nilsson 2005). Struktura habitatu tedy představuje pro kolonizující organismy důležitý faktor.

Posledním důležitým faktorem je **trvalost habitatu**. Malé stojaté vody jsou často dočasné a vysychají buď náhodně nebo periodicky (jednou nebo několikrát ročně) (Brönmark a Hansson 2005). Organismy žijící ve vysychajících vodách jsou nuceny přežít suché období na místě, migrovat nebo se vyvinout v suchozemské stádium (Wellborn et al. 1996). Pravděpodobnost vyschnutí závisí na velikosti vodní plochy. Kolonizace habitatu predátory je závislá na předchozí úspěšné kolonizaci dostatečným množstvím kořisti, predátoři se tak obecně vyskytují v trvalejších habitatech (viz Obr. 1).

Dá se předpokládat, že organismy budou kolonizovat takový habitat, ve kterém se dokáží rozmnožit nebo ve kterém se jejich potomstvo stihne vyvinout do suchozemské fáze. V dočasných habitatech můžeme předpokládat výskyt některých potápníků, dvoukřídlých (hl. komárů, pakomárů), jejichž na vodu vázaná vývojová fáze je krátká. Naproti tomu larvy vážek, které často ve vodě přezimují budeme nacházet v trvalejších habitatech (Nilsson 2005).



Obr. 1: Schématické znázornění mechanismů tvořících společenstva v různých vodních habitatech – od malých dočasných až po velké a trvalé. Šipky představují negativní vlivy jednotlivých faktorů (silné = významný efekt zamezující ovlivněným druhům v šíření do daných podmínek, slabé = interakce, které nevyklučují koexistenci interagujících druhů). Písmena A a B značí výrazné skoky v druhovém složení a trofické struktuře habitatů, způsobené (A) přechodem ke stálejším (například jednou ročně vysychajícím) habitatům nebo (B) přechodem k habitatům s rybím predátorem (trvalé vodní plochy). Upraveno podle Wellborn et al. (1996).

### 2.1.2 Biotické faktory

Za biotické faktory považujeme působení organismů na sebe (vnitro a mezidruhové interakce) a na jejich prostředí. Z mezidruhových interakcí rozlišujeme predaci, konkurenci, amenzálismus, komezálismus a mutualismus (Begon et al. 1997). Během kolonizace malých stojatých vod se uplatňují zejména konkurence a predace.

**Konkurence** je oboustraně nevýhodný vztah. Organismy si konkurují především o potravu a životní prostor. Rozlišujeme vnitrodruhovou a mezidruhovou konkurenci. Mezidruhová konkurence je obvykle mírnější, protože různé organismy mají zřídka shodné potravní niky (Begon et al. 1997). Organismy si konkurují o celou řadu zdrojů, například potravu (resp. živiny) a životní prostor. Množství potravy je často limitujícím zdrojem růstu populace. Často spolu organismy soutěží o nejvhodnější místo, například o nejosluněnější (rostliny), nejteplejší nebo nejchráněnější mikrohabitat. Konkurenci o místo pozorujeme například u některých vážek (Odonata) a potápníků (Coleoptera: Dytiscidae), kteří kladou vajíčka do otvorů ve stoncích vodních rostlin (Nilsson 2005).

Míra konkurence může ovlivňovat i ovipozici. Pro samice různého hmyzu by bylo výhodné, kdyby dokázaly zhodnotit nejen množství zdrojů, ale také konkurenční tlak v dostupných habitatech a podle toho se rozhodnout, kam naklást vajíčka (Chase 2003). Přítomnost predátora rozhodování kam naklást vajíčka ovlivňuje (např. Stav et al. 1999). Není mi známo, že by se někdo zabýval vlivem konkurence na kladení vajíček (oviposici), tedy přímo během kolonizace. Přítomnost predátora snižuje stavy kořisti, čímž zároveň snižuje konkurenci v její populaci (Chase 2003). Tyto protichůdné vlivy predátora by bylo přínosné vyhodnotit.

Predátoři ovlivňují společenstvo letálními (důsledek **predace**) a neletálními (důsledek přítomnosti predátora) vlivy. Mezi letální vlivy patří trofická kaskáda (např. O'Connor et al. 2013) a vychýlení konkurenční rovnováhy (např. Nyström et al. 2001). Mezi neletální vlivy patří vliv na výběr habitatu (v malých stojatých vodách zejména oviposici (např. Silberbush a Blaustein 2011)) a chování kořisti (např. Resetarits 2001).

Vliv predátora je ovlivněn jeho druhovou příslušností, diverzitou predátorů v habitatu a prostorovou složitostí habitatu. Efekt predátora se liší s jeho potravními preferencemi (obecnými – generalista × specialista i specifickými – konkrétní druhy). Často se společně vyskytuje několik různých predátorů, jejich vlivy se pak vzájemně kombinují (např.: Janssen et al. 2007, Yee 2010). Vliv přítomnosti predátora může být pozměněn úrovní složitosti habitatu (habitat complexity) (vegetace: Gotceitas a Colgan 1989, Burks et al. 2001b turbidita: Podhradská 2012).

### 2.1.3 Časový aspekt

Časový aspekt vysvětluje proč jsou společenstva vytvořená v podobných podmínkách tak rozličná. Jedná se o jev, kdy historie kolonizace ovlivňuje výsledné složení společenstva. Nezáleží tedy jen na tom jaké organizmy dorazí, ale také kdy dorazí. V otázce časového aspektu existují dvě teorie.

Teorie jednoho stabilního equilibria existenci časového aspektu popírá. Předpokládá, že pokud známe abiotické faktory libovolného habitatu a organizmy, které tento habitat mohou kolonizovat měli bychom být schopni jeho "klimaxové" společenstvo (=stabilní equilibrium) předpovědět (Chase, 2003). V některých případech se ovšem ukazuje, že ani základní předpovědi se nenaplnují. To nás vede k uvážení možné existence několika stabilních equilibrií pro jeden habitat s jedním zásobníkem kolonizátorů, kde o utvoření konkrétního stabilního equilibria rozhoduje časový aspekt. Tento přístup se nazývá teorie mnoha equilibrií.

Společenstva jsou utvářena někdy v souladu s teorií jednoho stabilního equilibria, jindy s teorií mnoha stabilních equilibrií. Chase (2003) shrnuje četné experimentální důkazy pro obě hypotézy. Jak časový aspekt, tak prostředí a možní kolonizátoři mají vliv na výsledné společenstvo. Jedno stabilní equilibrium se častěji projevuje ve vysoce propojených systémech (nižší role náhody při kolonizaci) s malou druhovou diverzitou, nízkou produktivitou a častými disturbancemi. Oproti tomu možnost dosažení mnoha stabilních equilibrií je pravděpodobnější v řídké propojených systémech (vysoká role náhody) s velkou pestrostí druhů, vysokou produktivitou a menší frekvencí disturbancí.

Při vytváření nových habitatů se může projevit i tzv. efekt priority, kdy nejdříve kolonizující druhy ovlivní následný vývoj společenstva (např. zamezí kolonizaci konkurentů). Největší roli hraje efekt priority při vytváření nových habitatů (Mergeay et al. 2011), méně se projevuje v malých mikrokosmech oproti větším mikrokosmům (Drake 1991). To lze vysvětlit větší rolí náhody v malých mikrokosmech. Efekt priority je často pozorován na společenstvech planktonních organismů (planktonní řasy: Drake 1991, *Daphnia*: Mergeay et al. 2011).

#### **2.1.4 Populační hustota**

Populační hustota kolonizátorů v okolních (zdrojových) populacích ovlivňuje jejich úspěch v kolonizaci nového habitatu (Liebold et al. 2004). Druh, který je častý v okolních habitatech, má větší šanci na úspěšnou kolonizaci. Je pravděpodobné, že bude kolonizovat dříve a ve větším množství. V prostředí s nízkou populační hustotou kolonizátorů je jejich kolonizace opožděna a druhová bohatost se snižuje u kořisti i u predátorů (Hein a Gilloly, 2011).

Populační hustota kolonizátorů souvisí se vzdáleností jednotlivých habitatů od sebe. Se vzdáleností jednotlivých habitatů od sebe také klesá druhová pestrost úspěšných kolonizátorů a tím roste uniformita habitatu (Chase 2003). Vzdálené málo propojené habitáty jsou kolonizovány méně než blízké sousedící habitáty a zvyšuje se role náhody (Begon et al. 1997) a význam historie kolonizace – priority efektů.

Velká druhová pestrost kolonizujících organismů vede k náhodnější kolonizaci. Habitaty dominované několika málo druhy přitom mohou sloužit jako centrum kolonizátorů těchto druhů v krajině (Chase 2003). Habitaty s pestrým druhovým složením jsou zdrojem kolonizátorů s nízkou populační hustotou jednotlivých druhů a pravděpodobnost úspěšné kolonizace konkrétního druhu je proto více ovlivněná náhodou.

O tom, zda se kolonizující organizmus v kolonizovaném habitatu udří rozhodují abiotické a biotické faktory v něm. Například predátoři nejsou schopni se udržet v prostředí, kde není dostatečně namnožená jejich kořist.

## 2.2 Vliv přítomnosti vrcholového predátora

Vrcholový predátor má na složení a strukturu společenstva zásadní vliv. Často se jedná o tzv. klíčový druh (keystone species). Vlivy přítomnosti predátora můžeme rozdělit na dvě skupiny. První skupina zahrnuje neletální vlivy způsobené predátorem (tzv. non-consumptive effect), tedy bez realizování samotné predace. Druhá skupina oproti tomu zahrnuje právě letální vlivy predátora (tzv. consumptive effect). Zde navíc můžeme rozlišovat přímé vlivy a nepřímé vlivy (kaskádový efekt).

V posledních letech je vlivu predátora na kolonizaci věnována zvýšená pozornost. Některé práce se věnují výhradně neletálním vlivům (např.: Blaustein et al. 2004, Eitam a Blaustein, 2004, McCauley et al. 2011, Silberbush a Blaustein, 2011, Stav et al. 1999, Resetarits, 2001). Často je výzkum orientován na vymezení letálních a neletálních vlivů nebo hodnocení celkového vlivu predátora (např.: Eitam et al. 2002, Nyström et al. 2001, O'Connor et al. 2013, Stav et al. 2000, Vonesh et al. 2009).

### 2.2.1 Neletální vlivy predátora (non-consumptive effect)

Přítomnost predátora ovlivňuje složení společenstva (Hairston et al. 1960). Kolonizující organizmy by měly být schopny predátora zaregistrovat. K tomu musí být vybaveny zrakovými, mechanickými nebo chemickými receptory nebo jejich kombinací.

Různá kořist reaguje na různé podněty. Například Saidapur et al. (2009) pozoroval sklon pulců druhů *Sphaerotheca breviceps* (Schneider, 1799) a *Bufo melanostictus* Schneider, 1799 ignorovat zrakové podněty jejich predátora žáby *Hoplobatrachus tigerinus* (Daudin, 1802). Pulci reagovali jen na chemické podněty vylučované predátorem – kairomony rozpuštěné ve vodě. Kairomony mohou být vnímány už ve vzduchu nad hladinou. Silberbush a Blaustein (2008) potvrdili, že *C. longiareolata* dokáže cítit kairomony nad hladinou vody a podle toho klást vajíčka do habitatu bez stop predátora. Chemická podstata kairomonů není dosud příliš známá. Silberbush et al. (2010) úspěšně identifikovali dvě sloučeniny ovlivňující oviposici komárů *Culiseta longiareolata* (Macquart, 1838). Stejně sloučeniny ovšem neovlivnily oviposici komára *Anopheles gambiae* Giles, 1902, i když se vyhýbali oviposici ve vodě ošetřené vodou z chovu *Notonecta maculata* Fabricius, 1794 (Warburg et al. 2011).

### 2.2.1.1 Výběr habitatu (Habitat selection)

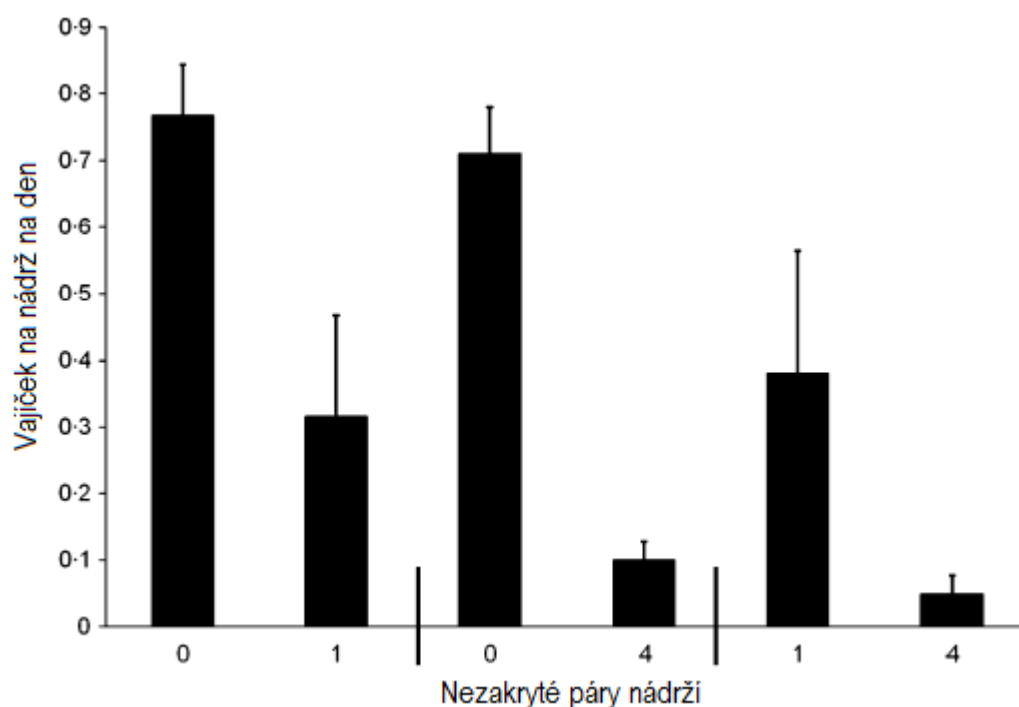
Malé stojaté vody jsou v krajině často početné. Hmyz, u něhož se zpravidla rozmnožují okřídlená imaga (Brönmark a Hansson 2005), je příkladem organismů, které si z těchto habitatů mohou vybrat takový, který považují za nejvhodnější pro své potomstvo. Tento jev nazýváme výběr habitatu (habitat selection) (Rosenzweig 1981).

Výběr habitatu se může projevit například při kladení vajíček (oviposici). Častým modelovým organismem pro výzkum výběru habitatu k oviposici je komár *Culiseta longiareolata* (Blaustein et al. 2004, Eitam a Blaustein 2004, Eitam et al. 2002, Silberbush a Blaustein 2011, Stav et al. 1999, 2000). V těchto pokusech jsou většinou počítány snůžky komára na vodní hladině. Predátor může být volně vypuštěný do nádrže (např. Stav et al. 1999) nebo uzavřený v nádobě tak, aby nemohl napadat kolonizující organismy, ale chemické stopy se mohly šířit (např. Blaustein et al. 2004). V případě volně puštěného predátora bylo opakovaně prokázáno, že *C. longiareolata* jeho přítomnost detekuje a preferuje habitaty bez predátorů (Stav et al. 1999, Eitam et al. 2002, Eitam a Blaustein 2004). Byl-li predátor uzavřen, preference habitatů bez predátora byla pozorována méně často (Blaustein et al. 2004), byla statisticky neprůkazná (Eitam et al. 2002) nebo nebyla pozorována vůbec (Stav et al. 2002). Důvody nejsou zatím zcela jasné. Může jít o nedostatečné míchání kairomonů do objemu experimentální nádrže.

Je zřejmé, že výběr habitatu k oviposici je primárně ovlivněn přítomností predátora. Problém výběru habitatu k oviposici je ale komplikovanější. Například preference habitatů bez dravé znakoplavky druhu *Notonecta maculata*, která byla pozorována na *C. longiareolata* (Blaustein et al. 2004) a *Culex laticinctus* Edwards, 1913 (Eitam a Blaustein 2004) už nebyla pozorována na pakomárech *Chironomus riparius* Meigen, 1804 (Blaustein et al. 2004). Naopak přítomnost znakoplavky *Anisops sardea* Herrich-Schaeffer oviposici *C. laticinctus* neovlivňuje (Eitam et al. 2002). Dva komáři tedy reagují na dvě znakoplavkovité ploštice zcela rozdílně. Účinnost kairomonů produkovaných predátory na kolonizující organismy tedy zřejmě nesouvisí s fylogenetickou příbuzností. Odpověď na otázku, proč kořist reaguje na kairomony různých predátorů tak jak reaguje, může být jednoduchá: Habitatům s konkrétním predátorem se vyhýbají pouze organismy, jejichž stádia vázaná na tento habitat (u hmyzu často larvy (Brönmark a Hansson 2005)) jsou zranitelná oním predátorem (Eitam et al. 2002). V tom případě se dá předpokládat, že pokud v pokusu použijeme rybího predátora, bude ovlivněných kolonizujících druhů více. Vonesh et al. (2009) pozorovali kolonizaci nádrží obsahujících nebo neobsahujících uzavřenou slunečnici (*Lepomis cyanellus* Rafinesque, 1819). Nádrže bez ryb byly skutečně

kolonizovány 7 krát více jedinci. Na přítomnost ryb reagovali nejen komáři (Culicidae: *Anopheles*, *Culex*) a pakomáři (Chironomidae), ale i žáby (Hylidae: *Hyla*). V podobném experimentu, který provedl Resetarits (2001) se slunečnicím při oviposici vyhýbaly také samičky potápníka *Tropisternus lateralis* (Fabricius, 1775).

Otázkou je, zda-li dokáží kolonizující organizmy zhodnotit míru predace, které vystaví své potomstvo nakladením do nejbližšího habitatu. Dokáží se v prostředí s různými habitaty s různou hustotou predátorů rozhodnout pro ten nejlepší? Eitam a Blaustein (2004) provedli experiment s cílem na tyto otázky odpovědět. Do umělých nádrží o objemu 30 l umístili 0, 1, 2 nebo 4 jedince *Notonecta maculata* a nádrže vystavili kolonizaci na 47 dní. V souladu s očekáváním výsledky jednoznačně potvrdily preferenci predátory neobsahujících habitatů u obou druhů komárů. Mezi nádržemi s různými hustotami predátora ovšem nebyly žádné statisticky významné rozdíly. Jedno z vysvětlení, které autoři nabízí, je, že pokud komáři vyhodnocují několik nádrží, dřív nebo později narazí na nádrž bez predátora a nakladou vejce. Silberbush a Blaustein (2011) namítají, že posuzovat schopnost komárů rozlišit míru predace pomocí výběru z mnoha nádrží o různých hustotách predátora je neoptimální, právě proto, že velká většina komárů naklade do nejlepšího habitatu a chybí tak možnost odhalit, jak umí porovnat méně výhodné habitaty mezi sebou. Provádí podobný experiment s třemi úrovněmi hustoty jedinců *N. maculata*. Každý den jednu ze skupin nádrží se stejnou hustotou zakryjí a tak mají kolonizátoři vždy na výběr mezi dvěma habitaty. Pořadí zakrývání bylo stanoveno náhodně a vystřídaly se všechny kombinace zakrytí. Výsledky ukazují statisticky významný rozdíl ve všech kombinacích hustoty predátora. *Culiseta longiareolata* jednoznačně preferuje nádrže s nejmenší dostupnou hustotou predátora *N. maculata* (Obr. 2).



Obr. 2: Porovnání vajíček nakladených komárem *Culiseta longiareolata* (průměr všech opakování a všech dnů experimentu) pro každý odkrytý pár nádrží (čísla 0,1 a 4). Vertikální čáry na ose x oddělují jednotlivé páry. Rozdíly v každém páru jsou statisticky průkazné. Převzato ze Silberbush a Blaustein (2011).

Výběr habitatu k oviposici je složitým a neopominutelným prvkem ovlivňující kolonizaci. Ačkoliv se dá předpovědět, jací kolonizátoři se budou vyhýbat jakým predátorům, budou-li mít možnost, existuje značný prostor pro experimentální ověření a zpřesnění takovýchto předpovědí. Vegetace, potažmo složitost prostředí, ovlivňuje chování kořisti a predátorů (např.: Gotceitas a Colgan 1989, James a Heck 1994, Warfe a Barmuta 2004). Pokud je mi ale známo, zatím se nikdo nezabýval tím, zda přítomnost vegetace v malých stojatých vodách ovlivňuje oviposici. Jelikož makrovegetace mění celou řadu vlivů predátora (Gotceitas a Colgan 1989, James a Heck 1994, Warfe a Barmuta 2004), bylo by užitečné věnovat se i otázkám vlivu na oviposici. Nabízí se hypotéza, že přítomnost vegetace snižuje negativní vliv přítomnosti predátora na oviposici.

### 2.2.1.2 Změna chování

Nepřímý vliv predátora se může projevit změnou chování kořisti. Kořist může být v jeho přítomnosti méně aktivní a snažit se tak vyhnout predaci, jak pozoroval například Resetarits (2001) na potápníkovi *Tropisternus lateralis* v přítomnosti slunečnic (*Lepomis gibbosus* (Linnaeus, 1758)), které měly svázané čelisti a volně plavaly v nádrži (Viz Obr. 3.).



Celou řadu změn v chování lze demonstrovat na planktonních organizmech: Od snížení velikosti ve které dospějí, aby se vyhnuly predátorům selektujícím spíše větší jedince kořisti, přes růst ostrých výběžků na koncových částech těla (čímž se stávají špatně požitelnými), až po produkci trvalých vajíček, pomocí kterých přečkají v čase (Lass a Spaak 2003). Eitam et al. (2002) na základě svých pozorování spekuluje, že trvalá vajíčka břichatky rodu *Ceriodaphnia* mohou v reakci na přítomnost kairomonů zbrzdit líhnutí.

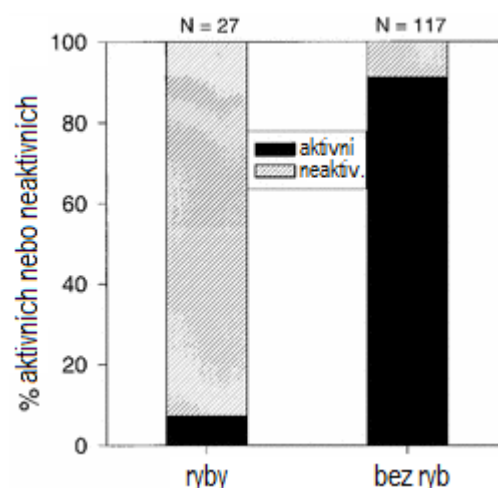
Útěk nebo úkryt je častou reakcí na přítomnost predátora. Různé organizmy se ukrývají ve vegetaci, mají-li možnost a snižují tak schopnost predátora ulovit je (ryby: Gotceitas a Colgan 1989; *Daphnia*: Burks et al. 2001b). Utíkat není nutné jen do vegetace. Oram a Spitze (2013) popsali preferenci *Daphnia pulex* zdržovat se blíže k hladině při vystavení kairomonům koreter rodu *Chaoborus*, které se zpravidla vyskytují níže ve vodním sloupci.

Predátoři jsou přítomností makrovegetace také ovlivněni a snaží se strategie kořisti popsané výše kompenzovat. Příkladem může být přechod mořského koníka *Hippocampus erectus* Perry, 1810 od aktivního vyhledávání kořisti – krevety *Hippolyte zostericola* (Smith, 1873) k "přepadávací" (ambush) strategii lovu v přítomnosti husté vegetace (James a Heck 1994).

### 2.2.2 Letální vlivy predátora (consumptive effect)

Letální vlivy predátora jsou přímé (úbytek kořisti lovené predátorem (Begon et al. 1997, Barbosa a Castellanos 2005)) a nepřímé. Nepřímé letální vlivy predátora jsou důsledky přímých letálních vlivů predátora. Příkladem může být trofická kaskáda v různých podobách (např. Nyström et al. 2001) nebo vychýlení konkurenční rovnováhy (např. Eitam et al. 2002).

Úbytek kořisti přímo způsobený činností predátora je dobře zdokumentován teoreticky i experimentálně (Barbosa a Castellanos, 2005). Příkladem může být úbytek komárů v důsledku predace larvy šídla rodu *Anax* v experimentech, které provedl Stav et al. (2000). Výsledek působení predátora na svou kořist může být ovlivněn řadou faktorů.



Obr. 3: Poměr aktivních (černá) a neaktivních (šedá) jedinců *Tropisternus lateralis* v nádržích s rybím predátorem nebo bez něj. Výsledky jsou statisticky průkazné. Převzato z Resetarits (2001).

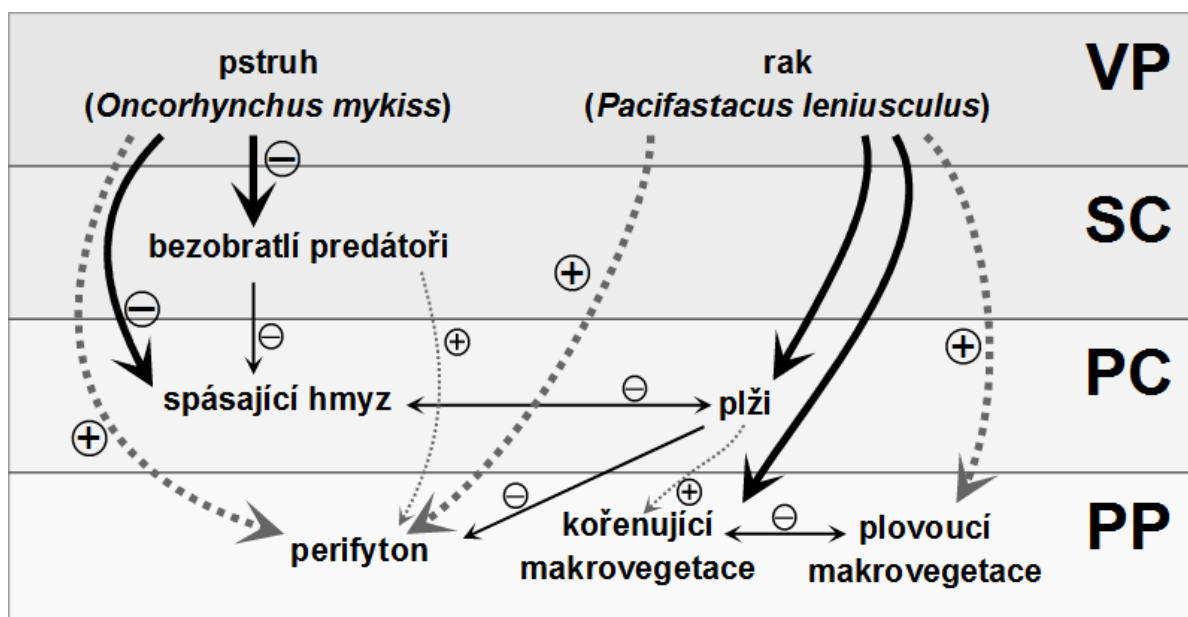
Například tvar vegetace může mít vliv na úspěšnost predátora (Warfe a Barmuta 2004). Určitý vliv na úspěšnost predátorů má i hustota vegetace (Burks et al. 2001a, b, Canion a Heck 2009) nebo intenzita světla (James a Heck 1994, *Notonecta*: Gers et al. 2010). Vnitrocechová predace (intraguild predation) teoreticky vede k vyloučení sdílené kořisti. Pokud je ale struktura habitatu (habitat complexity) zvýšena (například vegetací nebo turbiditou), společenstvo se může stabilizovat (Janssen et al. 2007) a predační tlak na sdílenou kořist zeslábnout (Yee 2010).

### 2.2.2.1 Trofická kaskáda

Trofická kaskáda označuje jev, kdy organizmy vyšší trofické úrovně ovlivňují nepřímo organizmy několika nižších trofických úrovní (Eitam et al. 2002, Nyström et al. 2011, O'Connor et al. 2013, Stav et al. 2000, Vonesh et al. 2009). Zde se zaměřím jen na trofické kaskády působené vrcholovými predátory. Vonesh et al. (2009) například popsal vliv přítomnosti slunečnice *Lepomis cyanellus* Rafinesque, 1819 na společenstvo. V experimentech ubylo konzumentů druhého i prvního řádu v přímém důsledku predace. Snížení počtu primárních konzumentů vedlo k nárůstu biomasy perifytonu a planktonních řas.

Případy, kdy vrcholový predátor působí nepřímo na primární producenty, známe ve všech ekosystémech (Obr. 4). Například množství periphytonu se může zvýšit díky činnosti vrcholových predátorů (vážky rodu *Anax*: Stav et al. 2000; rak *Pacifastacus leniusculus* (Dana, 1852) a pstruh *Oncorhynchus mykiss* (Walbaum, 1792): Nyström et al. 2001; krab *Carcinus maenas* (Linnaeus, 1758) a nachovec *Nucella lapillus* (Linné, 1758): O'Connor et al. 2013).

V přírodních podmínkách navíc často figuruje více než jeden vrcholový predátor. Působení různých predátorů na různou kořist může vyvolat synergické nebo naopak vzájemně se rušící efekty. Příklad synergického působení přináší experiment Nyströma et al. (2001), kteří pozorovali trofickou kaskádu vyvolanou rakem *P. leniusculus* a pstruhem *O. mykiss*. Rak zdecimoval populaci plžů a kořenující makrovegetace a zvýšil tím nepřímo množství perifytonu. Pstruh *O. mykiss* snížil populaci hmyzích "spásáčů" a tím (ačkoliv zároveň vyžíral bezobratlé predátory) rovněž nepřímo zvýšil množství perifytonu (Obr. 4.).



Obr. 4: Schéma mezidruhových interakcí v experimentální nádrži popsané v práci Nyström et al. (2001). Šipky reprezentují mezidruhové interakce. Šedé tečkované šipky představují nepřímé pozitivní interakce. Tmavé plné šipky představují přímé negativní interakce (jednosměrné = predace, obousměrné = konkurence). Silné šipky představují interakce prokázané Nyströmem et al. (2001), slabé šipky představují mnou předpokládané interakce. Trofické úrovně: VP = vrcholoví predátoři, SC = sekundární konzumenti, PC = primární konzumenti, PP = primární producenti. Detaily viz text.

### 2.2.2.2 Vliv na konkurenční rovnováhu

Vrcholový predátor svým působením ovlivňuje nejen nižší trofické úrovně, ale působí i na rovnováhu konkurenčních vztahů v rámci trofické úrovně jeho kořisti. Rak *Pacifastacus leniusculus* v pokusech, které provedli Nyström et al. (2001), zcela zdecimoval kořenující vegetaci v pokusných nádržích. Pokryvnost plavoucími rostlinami se statisticky významně zvýšila (Obr. 4). Živiny odebírané kořenujícími rostlinami se uvolnily pro jejich konkurenty o světlo.

Podobné vztahy lze předpokládat i v dalších systémech. Například larva vážky *Anax imperator* v pokusech provedených Stavem et al. (2000) požírala larvy komára *Culiseta longiareolata*, zatímco početnost zástupců z čeledi Ceratopogonidae se zvyšovala, pravděpodobně díky snížené kompetici s larvami komárů.

### 2.2.2.3 Facilitace živin

v některých případech může být výsledek (změna početnosti dané populace kořisti) dán nerovnováhou mezi predačním tlakem a změnou v přísunu živin díky působení predátora. Například larvy vážek *A. imperator* požírají hrotnatky rodu *Daphnia* (Burks et al. 2001a). Přesto v kolonizačním pokusu v přítomnosti *A. imperator* počty hrotnatek stouply (Stav et al. 2000). Larvy v tomto pokusu měly dostatek kořisti ve formě larev

komárů, takže je možné, že hrotnatky nebyly upřenostňovanou kořistí (Murdoch 1969; Šalandová, 2011). Živiny, které do vody uvolňovaly predací larvy vážek, mohly facilitovat růst fytoplanktonu, který urychlil růst populace hrotnatek.

### 2.2.3 Celkový vliv predátora

Striktně oddělovat letální a neletální vlivy predátorů je nemožné. Jakkoliv je snaha oddělit letální a neletální vlivy od sebe za účelem jejich porozumění běžná (a nezbytná) (např.: Eitam et al. 2002, Nyström et al. 2001, O'Connor et al. 2013, Stav et al. 2000, Vonesh et al. 2009), v přirozených habitatech musíme brát v úvahu jejich společný efekt. Z definice obou typů vlivu predátora vyplývá, že si lze v přírodních podmínkách jen obtížně představit situaci, kdy by byl predátor ve společenstvu přítomen a působil skrze neletální vlivy, ale nijak se neprojevoval jeho letální vliv. Opačná situace, kdy predátor požívá kořist, ale ta nemůže zjistit jeho přítomnost a nemůže tak na predátora reagovat, by byla omezena pouze na případy, kdy kořist je proti predátorovi vždy bezbranná a nemůže navíc změnit stanoviště.

Jak vyplývá z předchozí řešerše, mezi nejdůležitější vlivy predátorů na společenstva vodních bezobratlých v malých vodních nádržích patří zejména snižování početnosti kořisti omezováním ovipozice (Blaustein et al. 2004, Eitam a Blaustein 2004, Silberbush a Blaustein 2011, Stav et al. 1999 a 2000), aktivním lovem různých vývojových stádií kořisti (např. Eitam et al. 2002, Barbosa a Castellanos 2005, Begon et al. 1997) a ovlivněním jejího chování (např.: Burks et al. 2001b, Lass a Spaak 2003, Resetarits 2001). Struktura habitatu může ovlivnit úspěch predátora a jeho strategii lovu (Oram a Spitze, 2013).

## 2.3 Shrnutí

Malé stojaté vody kolonizují různé skupiny organizmů. Dosavadní výzkum vlivu predátora na kolonizaci se soustředil na několik málo druhů v rámci trofické úrovně (např.: *Culiseta*: Eitam a Blaustein 2004, Stav et al. 1999, *Anopheles*: Warburg et al. 2011, *Tropisternus*: Resetarits 2001), výjimku tvoří např. práce zaměřující se na strukturu a výstavbu společenstva (Stav et al. 2000, Vonesh et al. 2009). Jelikož vliv různých predátorů na různé kolonizátory je odlišný (Eitam et al. 2002) bylo by vhodné rozšířit naše povědomí o probíhajících procesech o další kombinace a zhodnotit dopad přítomnosti predátora na utváření celého společenstva.

Jak jsem v rámci řešerše ukázal, kolonizaci malých stojatých vod v různé míře ovlivňují četné biotické faktory (predace: Nyström et al 2001, O'Connor et al. 2013,

konkurence: Chase 2003) a abiotické faktory (teplota: Ward a Stanford 1982, viskozita: Larsen et al. 2008, živiny: Sterner a Hessen 1994, prostorová struktura: Hauser et al. 2006, trvalost habitatu: Wellborn et al. 1996), časový aspekt (Chase 2003) a populační hustota kolonizujících organismů a organismů v kolonizovaných nádržích (Liebold et al. 2004).

Predátor může kromě přímého působení (predačního tlaku) ovlivňovat vznikající společenstvo i jinak. Činnost vrcholového predátora může způsobovat trofickou kaskádu (např.: O'Connor et al. 2013, Stav et al. 2000), ovlivňovat konkurenční rovnováhu (např. Nyström et al 2001) nebo facilitovat tok živin (např. Stav et al. 2000). Samotná přítomnost predátora odrazuje některé kolonizátory od ovipozice (např.: Eitam a Blaustein 2004, Stav et al. 1999) a může měnit chování přítomných organismů (např.: Burks et al. 2001a, Gotceitas a Colgan 1989, Resetarits 2001). Dá se předpokládat menší početnost zranitelné kořisti v habitatech s uzavřeným predátorem. Na ostatní organizmy, které nejsou natolik vystavené predaci konkrétního druhu by mohla přítomnost predátora mít spíše pozitivní vliv díky facilitaci živin.

Makrovegetace vystupuje jako substrát pro nárůsty řas a jako prvek zvyšující složitost habitatu (habitat complexity) (Burks et al. 2001, Gotceitas a Colgan 1989) a může měnit trofické interakce a jejich intenzitu (Oram a Spitze 2013), chování organismů (Canion a Heck 2009), abundanci primárních konzumentů a tím přeneseně i úspěšnost kolonizace. Dá se předpokládat, že v zarostlých habitatech bude ve srovnání s habitaty s chybějící makrovegetací větší abundace i druhová diverzita. Největší vliv by měla mít makrovegetace na abundanci spásáčů řas, jelikož několikanásobně zvětší povrch pro růst perifytonu. Vegetace navíc usnadňuje koexistenci více druhů predátorů s překrývajícími se potravními nikami (Janssen et al. 2007). Přítomnost vegetace tak může snižovat negativní vliv konkurence a vnitrocechové predace (intraguild predation) působené vrcholovým bezobratlým predátorem a zvýšit míru kolonizace dalšími predátory (potápníky, plošticemi apod.).

Zatím ale chybí experimenty, které by zároveň uvažovaly vliv predace a vegetace na utváření společenstva. Provedl jsem proto terénní pokus zaměřený na zjištění vlivu kombinace neletálního vlivu predátora a komplexity prostředí na kolonizaci malých stojatých vod, který tvoří experimentální část této práce.

### 3. Experimentální část

Cílem experimentu bylo ověřit vliv přítomnosti vrcholového (uzavřeného, kolonizátory nepožírajícího) predátora na kolonizaci malých stojatých vod a případný modifikující vliv přítomnosti makrovegetace (plastová maketa).

#### 3.1 Materiál a metody

Pokus byl proveden v uměle vytvořených habitatech s plastovou maketou makrovegetace a modelovým predátorem uzavřeným v plastových nádobkách (detaily viz níže). Vzorke kolonizujících bezobratlých byly odebírány pouze jednou během ukončování pokusu destruktivní metodou. Pokus byl opakován dvakrát, a to v létě roku 2011 od 12. srpna do 30. září (50 dní) a na jaře roku 2012 od 26. dubna do 28. května (33 dní), aby bylo možné porovnat změny v kolonizaci habitatů vzniklých v různých ročních obdobích.

##### 3.1.1 Pokusní živočichové

V pokusech jsem jako predátory použil larvy šidel (Anisoptera), což jsou striktní predátoři lovcí širokou škálu bezobratlých (Brönmark a Hansson 2005, Nilsson 2005, Reichholf-Riehm a Steinbach 1997), ale i některých obratlovců, například pulců žab a plůdku ryb (Hanel a Zelený 2000). Při lovu využívají vychlipitelného ústního ústrojí - tzv. masky (Zahradník 2007), které vymršťují po kořisti (Hanzák et al. 1979). Jsou schopni pozřít i značně velkou kořist a běžným jevem je i kanibalismus, dobře popsany právě například u šídlovitých (Aeshnidae) (Hanel a Zelený 2000). Larvy jsou velmi žravé, ale jen při teplotách vyšších než asi 16-17 °C. Poklesnou-li teploty pod tuto hranici, většina druhů snižuje aktivitu a přijímá méně potravy. Potravu nymfy šídlovitých (Aeshnidae) nepřijímají ani přibližně týden před svléknutím v dospělé (Hanel a Zelený 2000).

V experimentu jsem použil larvy šidla *Anax imperator* Leach, 1815 posledního nebo předposledního instaru. V jarním pokusu v roce 2012 jsem musel některé jedince, kteří již byli těsně před vylíhnutím, nahradit larvami lesklíce *Cordulia aenea* (Linnaeus, 1758) posledního nebo předposledního instaru. Larvy byly sebrány v tůních v písčově v Suchdole nad Lužnicí (GPS 48°55'04,31"S, 14°52'56,22"V) dne 9. 8. 2011 pro pokus probíhající v létě 2011 a dne 13. 4. 2012 pro pokus probíhající na jaře 2012. Larvy byly po ulovení přemístěny do malých plastových nádobek s asi 70 ml čisté odstáté vody a kusem rostliny a umístěny do klimaboxu (fotoperioda 18 hodin světla/6 hodin tma)

v Entomologickém ústavu Biologického centra AV ČR a postupně aklimatizovány na teploty v pokusných nádržích. Během aklimatizace se rovněž navykly na krmný režim, který byl dodržován v průběhu pokusu. Larvy byly pravidelně kontrolovány a byla jim vyměňována voda. Do venkovního pokusu byli vybráni jen jedinci správné velikosti, kteří ochotně žrali (posouzeno na základě přítomnosti fekálních pelet). Mrtví jedinci a jedinci nejvíce zájem o krmení ve venkovním pokusu byli průběžně nahrazováni.

### 3.1.2 Založení a průběh pokusů

Pokus probíhal v částečně do země zapuštěných kruhových plastových nádobách (maltovnících) naplněných slabou vrstvou křemičitého písku (celkem asi 600 ml, hrubost zrn cca 5 mm) a asi 45 litry vody. Ve stěně každého maltovníku byl zhotoven odtok – otvor krytý jemnou síťovinou s oky o velikosti 250 $\mu$ m. Zároveň tak byla zajištěna jednotná maximální výška hladiny v jednotlivých nádobách. Hladina nikdy významně nepoklesla a doplňovat vodu nebylo potřeba. K maltovníkům byly připevněny ústřížky zelené pytliviny velikosti asi 5 × 15 cm tak, aby přesahovaly přes okraj a vznášely se na vodní hladině. Tím byla lezoucím živočichům zajištěna možnost libovolně opouštět vodní prostředí v nádobě. Do jednoho náhodně vybraného maltovníku byla umístěna čidla dataloggerů se záznamem teploty (Ebro EBI 20TE datalogger), jedno asi 5 cm pod hladinu a druhé asi 5 cm nad písčité dno.

Připravené nádrže se nechaly asi 48 hodin odstát. V nedalekém rybníce U Hvízdala (GPS 49°00'31,5"N; 14°26'42,1"E) byla odebrána rybníční voda a inokulum zooplanktonu. Voda byla přecezena přes 40  $\mu$ m sítko. Zooplankton byl odebrán pomocí planktonní sítě s velikostí ok 40  $\mu$ m. Do každého maltovníku byly nality 2 litry rybníční vody a 0,5 litru homogenního inokula zooplanktonu. Do náhodně vybrané poloviny nádrží byly umístěny tři svazky umělé vegetace zhotovené ze zelené pytliviny. Na každou nádrž byla upevněna plastová průhledná krabička o objemu 0,5 litru. Do bočních stěn a víčka krabičky byly vyřezány otvory kryté PAD síťovinou o velikosti ok 285  $\mu$ m. U náhodně vybrané poloviny nádrží byla do těchto krabiček umístěna larva vážky. Vážky byly krmeny ad libitum třikrát týdně živými nitěnkami (*Tubifex*). V roce 2012 byly příležitostně krmeny i živými larvami pakomárů z akvaristického obchodu. Pokud larva předchozí dávku krmiva částečně nepožřela, byla dávka snížena. Pokud larva předchozí dávku krmiva nechala dvakrát po sobě zcela netknoutou, byla vyměněna za jinou a umístěna do zvláštní nádoby vhodné pro výlet dospělců. V průběhu pokusů byly odebírány svlečky larev a mrtví jedinci nahrazováni jinými podobné velikosti. Výkaly larev byly před krmením rozlévány do maltovníku, aby se případné chemické známky přítomnosti predátora dobře šířily celým

maltovníkem. Třetí týden pokusu bylo krmivo vloženo i do prázdných krabiček. Nitěnky byly vkládány i do krabiček bez predátora, aby byl zajištěn jejich rovnoměrný přísun ve všech nádobách.

Týden po začátku pokusu byly z 8 náhodně vybraných maltovníků odebrány vzorky vody pro rozbor a provedeno měření teploty, pH a množství rozpuštěného kyslíku přístrojem WTW Multi 350I.

V den ukončení pokusů byly z 8 náhodně vybraných maltovníků odebrány vzorky vody pro rozbor a provedeno měření teploty, pH a množství rozpuštěného kyslíku přístrojem WTW Multi 350I. Umělá vegetace byla důkladně proprána v maltovníku, aby na ní neutkvěli žádní živočichové a vyjmuta. Maltovníky byly důkladně promíchány a 4 l vody byly přecezeny přes planktonní síto (velikost ok 40  $\mu\text{m}$ ). Obsah síta byl uložen v 4% roztoku formaldehydu. Voda z maltovníků byla přecezena skrz síťku s velikostí ok 250  $\mu\text{m}$ . Písek na dně maltovníků byl důkladně několikrát proprán a voda přecezena přes síťku. Obsah síťky byl uložen v 75% roztoku lihu, který byl po několika dnech nahrazen čerstvým.

### 3.2.3 Třídění vzorků

Vzhledem k časové náročnosti třídění byla vždy tříděna jen 1/4 celého vzorku získaná vložením plastového dělicího kříže do Petriho misky. Před čtvrcením vzorku byli vždy nejprve vybráni velcí živočichové (často zástupci Coleoptera, Hemiptera), u nichž je chyba způsobená čtvrcením největší. Jejich udávaná početnost tedy odpovídá skutečnému počtu jedinců ve vzorku. Početnost ostatních skupin byla vypočtena jako čtyřnásobek zjištěného počtu v podvzorku. Variabilitu získaných dat pro tyto skupiny jsem odhadl porovnáním všech čtvrtin mezi sebou pro 2 náhodně vybrané vzorky. U organismů zastoupených alespoň desítkami kusů byla největší odchylka od průměru 22%, v průměru 11%. Čím početnější druh, tím větší byla přesnost čtvrcení.

Některé vzorky obsahovaly vláknité řasy, které značně ztěžovaly přebírání. Tyto vzorky byly před vlastním tříděním nejprve ponechány cca 24 hodin v roztoku enzymu celulóza ex *Trichoderma reesei* ATCC 26921 (výrobce Sigma-Aldrich spol. s r. o.) při dávkování přibližně 1400 jednotek (2 g) na 100 ml vzorku, aby došlo k narušení vláken řasy. Živočichové tím nebyli nijak poškozeni.

Živočichové byli roztříděni do následujících taxonů (Annelida: netříděno, Diptera: čeled', Heteroptera: rod nebo druh, Ephemeroptera: netříděno, zastoupen téměř jistě pouze jediný druh, Coleoptera: rod nebo druh, Odonata: druh) a spočítáni. V následné analýze byly použity taxony: Annelida, Ephemeroptera, Diptera: Chironomidae, Diptera – ostatní,



Heteroptera a Coleoptera. U všech organizmů bylo určeno vývojové stádium (larva, imago), velikostní kategorie (S: malí, < 10 mm celkové délky, L: velcí, > 10 mm délky) a trofická třída (predátor, fytofág, detritivor, omnivor). Trofickou úroveň některých jedinců z řádu Diptera nebylo možné určit, protože zatím nebyli detailně determinováni. Pro účely analýzy byli komáři považováni za fytofágy a pakomáři za detritivory. V budoucnu proběhne důkladnější determinace těchto skupin a zpřesnění rozdělení. V analýze byly použity jen trofické úrovně „predátor“, „fytofág“ a „detritivor“. Výsledné rozdělení organizmů do velikostních kategorií a trofických skupin popisuje Tab. 6 v příloze.

### 3.1.4 Zpracování dat

Data byla zpracována pomocí programu R. Byl vytvořen zobecněný lineární model s negativně binárním rozdělením pro trofické úrovně, taxonomické a velikostní skupiny pro každý rok zvlášť. Výsledky modelů popisují Tab. 2-4.

## 3.2 Výsledky

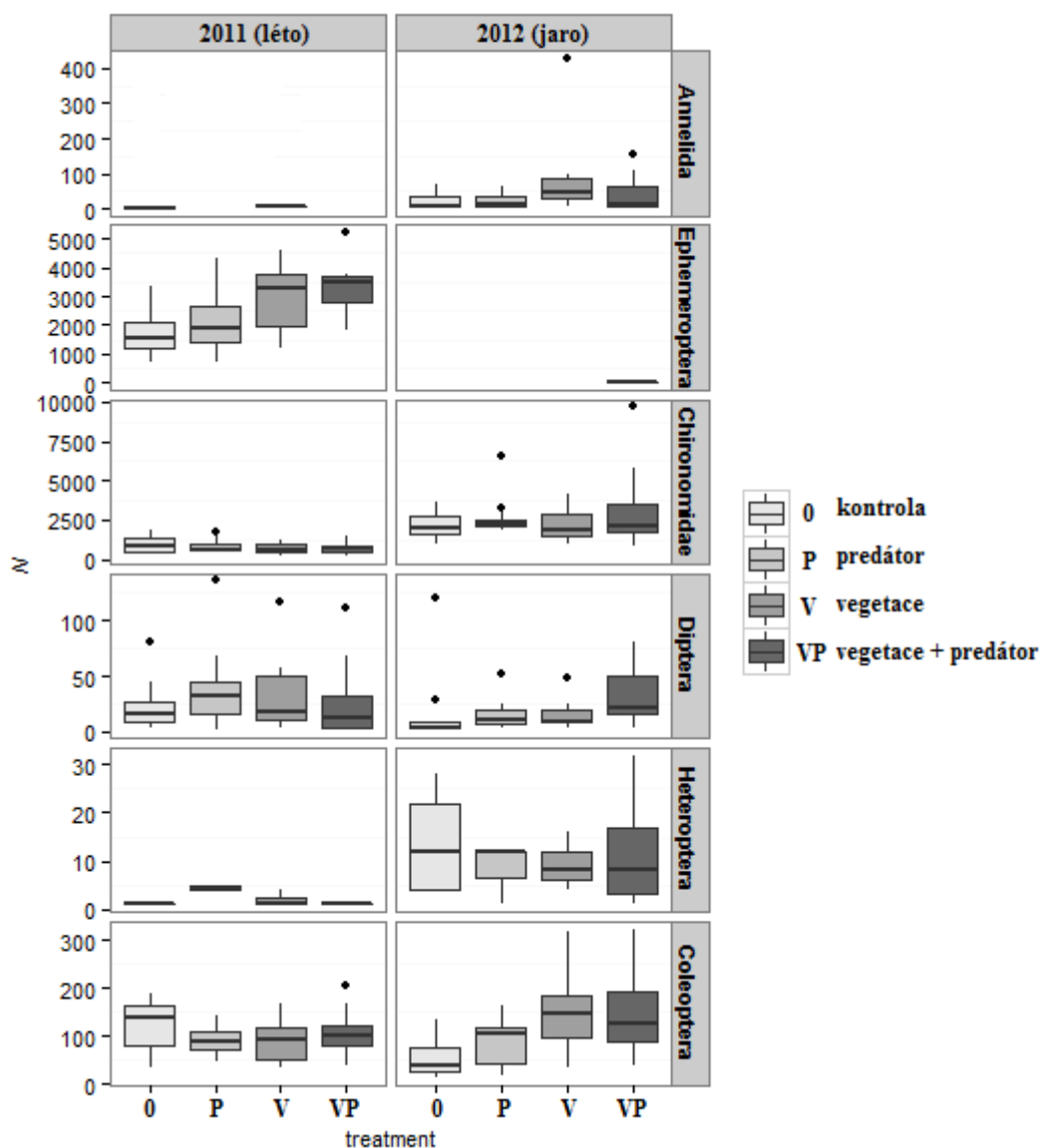
Teploty se v jarním experimentu pohybovaly v rozmezí 8,8–27,6 °C, průměrná teplota byla 16,9 °C (společný průměr měření u hladiny i dna, Obr. 8 v příloze). V průběhu experimentu průměrná teplota neklesala. V letním experimentu se teploty pohybovaly v rozmezí 12,4–31,3 °C, průměrná teplota byla 19 °C (Obr. 9 v příloze). Průměrná teplota se v průběhu experimentu snižovala. Z měření je patrné přibližně třídní spoždění teploty dna oproti teplotě hladiny, způsobené pravděpodobně ohřevem vody od prohřáté půdy. V obou experimentech teploty dlouhodobě neklesly pod 16 °C a larvy vážek tak mohly být aktivní (Hanel a Zelený 2000). Zároveň mohly maltovníky průběžně kolonizovat disperzní stádia hmyzu, jejichž aktivita také závisí na okolní teplotě (Kolář 2013, Lundkvist et al. 2002).

Měřené vlastnosti vody (pH, el. vodivost a koncentrace rozpuštěného kyslíku) byly v průběhu jarního i letního experimentu navzdory příležitostnému dešti nebo vysychání části vody velmi stálé a nevyskytly se žádné extrémní hodnoty (Tab. 5 v příloze).

Na základě rozebraných částí všech 96 vzorků lze odvodit, že pokusné nádoby kolonizovalo celkem 294 944 jedinců makrozoobentosu (na jaře 129 825, v létě 165 199). Více jedinců jsem našel v maltovnicích s makrovegetací (jaro 52%, léto 58%). Na jaře byl rozdíl menší. Maltovníky s predátorem byly kolonizovány o něco více než maltovníky bez predátora, menší vliv měla přítomnost predátora v létě (jaro 56%, léto 52%).

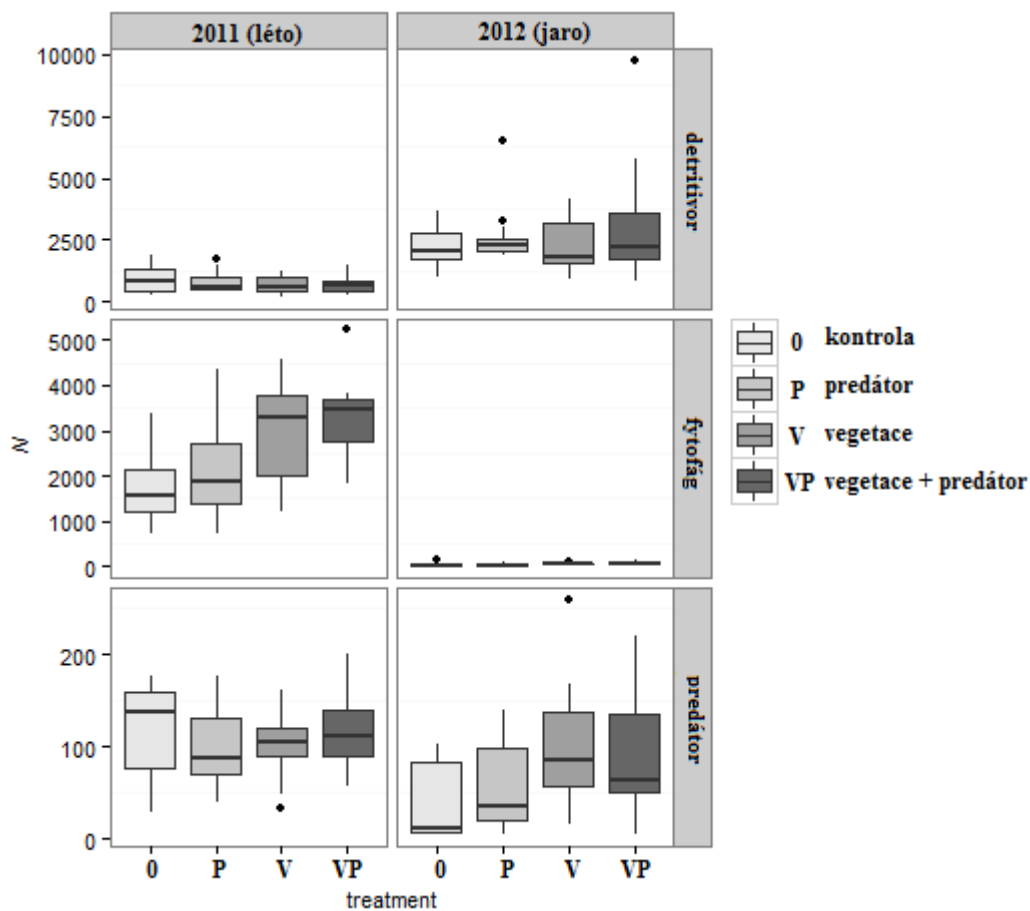
Jednotlivé taxonomické skupiny se lišily mírou kolonizace jednotlivých prostředí i sezónností výskytu v pokusu (Obr. 5). Zástupci kroužkovců (Annelida) byli nacházeni

téměř výhradně na jaře, naopak jepice (*Cloeon dipterum*) prakticky jen v létě. Na jaře jsem zaznamenal i 28 jedinců malých instarů vážky *Sympetrum danae* (Sulzer, 1776). Nejpočetnějšími skupinami byly jepice a pakomáři. Přítomnost vegetace významně zvýšila počty jepic v létě pokusu a počty brouků a kroužkvců na jaře (Tab. 2). Predátor neměl v létě na kolonizaci významný vliv, zatímco na jaře mírně zvyšoval počty zjištěných pakomárů. Na základě vybraného nejlepšího modelu lze také usoudit, že vliv přítomnosti vegetace a predátora nebyl aditivní v létě u brouků a na jaře u dvoukřídlých mimo pakomárů, i když interakční člen v modelu nebyl dostatečně významný ( $0,05 < P < 0,1$ ).



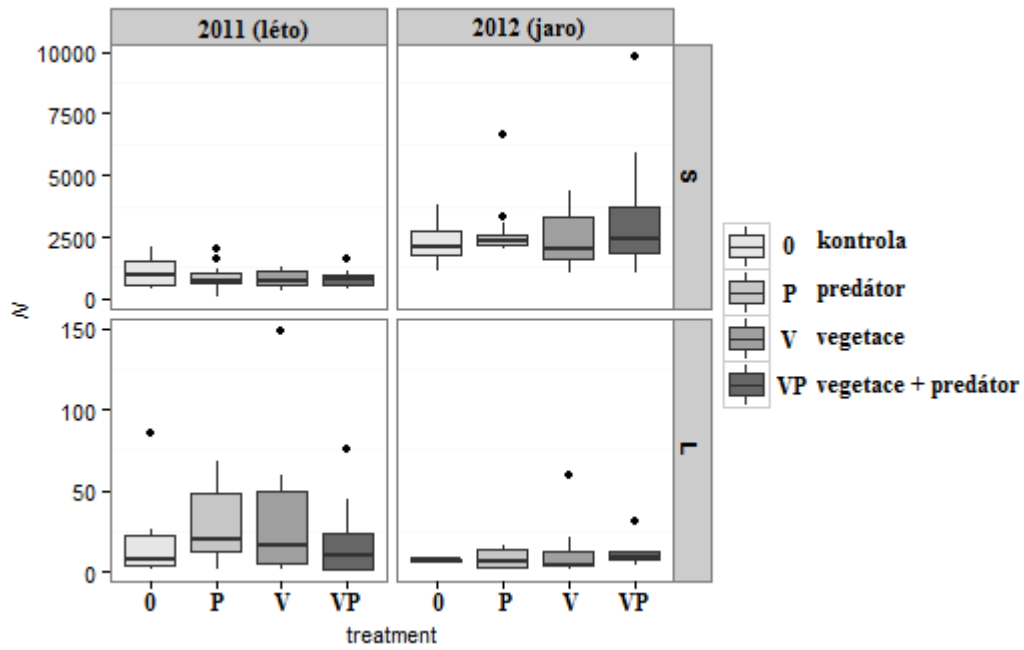
Obr. 5: Početnost ( $N$ ) jednotlivých taxonomických skupin v závislosti na přítomnosti vegetace a predátora v obou sezónách. Treatment: 0 = kontrola, P = predátor, V = vegetace, VP = kombinace vegetace + predátor. Symbols: silná čára = medián, obdelník = dolní až horní kvartil ( $Q_{0,25}$ — $Q_{0,75}$ ), vertikální úsečky = 1,5 násobek  $Q_{0,25}$ — $Q_{0,75}$ , černé body = nápadně odlišné hodnoty (outliers).

Odlišnosti v míře kolonizace jednotlivými taxonomickými skupinami se odráží také v rozdílech mezi jednotlivými trofickými úrovněmi (Obr. 6). Fytofágové, zastoupení především jepicí *Cloeon dipterum*, kolonizovali nádrže řádově více v létě než na jaře. Množství detritivorů, zastoupených zejména pakomáry, bylo vyšší na jaře. V přítomnosti vegetace bylo na jaře v maltovnicích nalezeno významně více fytofágů i predátorů, v létě jen významně více predátorů (Tab. 3). Výsledky výběru nejvhodnějšího modelu dále ukazují na zvýšení počtů fytofágů a detritivorů v přítomnosti vrcholového predátora na jaře, i když jeho vliv nebyl průkazný.



Obr. 6: Početnost ( $N$ ) jednotlivých trofických skupin organismů v závislosti na přítomnosti vegetace a predátora v obou sezónách. Symboly viz Obr. 5.

Nejméně se vliv vegetace a predátora projevil v relativním zastoupení obou velikostních skupin (Obr. 7). V obou ročních obdobích kolonizovaly nádrže především malé organismy, větších organismů přitom v létě bylo víc než na jaře. Výsledky statistické analýzy naznačují na jaře určité zvýšení počtu malých organismů v maltovnicích s vrcholovým predátorem, jeho vliv ale není signifikantní (Tab. 4). Přítomnost vegetace ani kombinace přítomnosti vegetace a predátora na celkové početnosti obou velikostních skupin neměly žádný vliv.



Obr. 7.: Početnost ( $N$ ) jednotlivých velikostních skupin organismů (S = malé taxony, délka < 10 mm; L = velké taxony, délka > 10 mm) v závislosti na přítomnosti vegetace a predátora v obou sezónách. Ostatní symboly viz Obr. 5.

taxon	rok	finální model	koeficient				předpověď modelu			
			(Intercept)	V	P	V*P	0	V	P	V*P
Ephemeroptera	2011	V	(7,56 ± 0,08)***	(0,51 ± 0,12)***	--	--	1913	3190	1913	3190
	2012	--	--	--	--	--	--	--	--	--
Coleoptera	2011	V*P	(4,80 ± 0,13)***	-0,28 ± 0,18	-0,28 ± 0,18	(0,43 ± 0,26) <sup>#</sup>	121	91	92	107
	2012	V	(4,28 ± 0,14)***	(0,71 ± 0,18)***	--	--	73	148	73	148
Diptera	2011	konst.	(3,40 ± 0,16)***	--	--	--	30	30	30	30
	2012	V*P	(3,01 ± 0,30)***	-0,27 ± 0,43	-0,33 ± 0,40	(1,11 ± 0,29) <sup>#</sup>	20	16	15	34
Chironomidae	2011	konst.	(6,65 ± 0,08)***	--	--	--	776	776	776	776
	2012	P	(7,70 ± 0,10)***	--	(0,27 ± 0,14) <sup>#</sup>	--	2210	2210	2883	2883
Heteroptera	2011	--	--	--	--	--	--	--	--	--
	2012	konst.	(2,42 ± 0,23)***	--	--	--	11	11	11	11
Annelida	2011	V	(0,92 ± 0,45)*	0,76 ± 0,51	--	--	2,5	5,3	2,5	5,3
	2012	V	(3,09 ± 0,29)***	(1,18 ± 0,42)**	--	--	22	72	22	72

Tab. 2: Finální modely a jejich koeficienty a předpovědi pro jednotlivé taxonomické skupiny. Modely: konst. = vegetace i predátor bez vlivu, V = pouze vliv vegetace; V\*P = vliv vegetace i predátora včetně jejich interakce. Hodnoty koeficientů (logaritmované hodnoty, t.j. netransformované výstupy modelu) udávány jako střední hodnota ± 1 SE. Úrovně signifikance: \*\*\*,  $P < 0,001$ ; \*\*,  $P < 0,01$ ; \*,  $P < 0,05$ ; #,  $P < 0,1$ . Předpovědi modelů pro: 0 = maltovníky s vegetací bez predátora; v = maltovníky s vegetací bez predátora; P = maltovníky bez vegetace s predátorem; V\*P = maltovníky s vegetací i predátorem.

trofická skupina	rok	finální model	koeficient (Intercept)	koeficient		V*P	předpověď modelu			
				V	P		0	V	P	V*P
predátor	2011	konst.	(4,69 ± 0,06)***	--	--	--	109	109	109	109
	2012	V	(3,88 ± 0,20)***	(0,67 ± 0,28)*	--	--	48	95	48	95
fytofág	2011	V	(7,57 ± 0,08)***	(0,50 ± 0,12)***	--	--	1934	3202	1934	3202
	2012	V*P	(3,59 ± 0,13)***	(0,51 ± 0,15)***	(0,26 ± 0,15) <sup>#</sup>	--	36	60	47	77
detritivor	2011	konst.	(6,65 ± 0,08)***	--	--	--	776	776	776	776
	2012	P	(7,72 ± 0,10)***	--	(0,26 ± 0,14) <sup>#</sup>	--	2244	2244	2904	2904

Tab. 3: Finální modely, jejich koeficienty a předpovědi pro jednotlivé taxonomické skupiny. Modely, hodnoty koeficientů, úrovně signifikance a předpovědi viz Tab. 2.

velikostní kategorie	rok	finální model	koeficient (Intercept)	koeficient		V*P	předpověď modelu			
				V	P		0	V	P	V*P
S	2011	konst.	(6,77 ± 0,07)***	--	--	--	861	861	861	861
	2012	P	(7,74 ± 0,09)***	--	(0,25 ± 0,13) <sup>#</sup>	--	2354	2354	3034	3034
L	2011	konst.	(3,26 ± 0,22)***	--	--	--	26	26	26	26
	2012	konst.	(2,4 ± 0,20)***	--	--	--	11	11	11	11

Tab. 4: Finální modely, jejich koeficienty a předpovědi pro jednotlivé taxonomické skupiny. Modely, hodnoty koeficientů, úrovně signifikance a předpovědi viz Tab. 2.

## 3.4 Diskuze

Přítomnost predátora a makrovegetace může mít vliv na kolonizaci malých vodních ploch (Wellborn et al. 1996). Kolonizátoři mohou registrovat zrakové nebo chemické stopy přítomnosti predátora a makrovegetace a přizpůsobit své rozhodnutí kolonizovat habitat zjištěným podmínkám (Saidapur et al. 2009, Silberbush a Blaustein 2008). Kolonizátoři, kteří takovou schopnost nemají, jsou pak přítomností predátora a makrovegetace přímo ovlivňováni poté, co se pokusí danou nádrž kolonizovat.

### 3.4.1 Vliv predátorů

Vliv vrcholového predátora na oviposici je častým tématem soudobého výzkumu (např.: *Culiseta*: Eitam a Blaustein 2004, Stav et al. 1999, *Anopheles*: Warburg et al. 2011, *Tropisternus*: Resetarits 2001). Na rozdíl od těchto autorů jsem se pokusil zhodnotit vliv přítomnosti vrcholového predátora na celé společenstvo bezobratlých organismů. Podobný přístup zvolili například Stav et al. (2000), kteří porovnávali vliv přítomnosti volné i uzavřené larvy *A. imperator* na komáry, pakomáry, pakomárcovité, zooplankton a navíc fytoplankton a perifyton nebo Vonesh et al. (2009), kteří sledovali vliv přítomnosti uzavřeného rybího predátora na jednotlivé trofické skupiny: konzumenty prvního a druhého řádu, perifyton a fytoplankton (tj. primární producenty). V mém experimentu jsem zkombinoval tyto přístupy a analyzoval jsem jednak vliv přítomnosti vrcholového predátora na taxonomické skupiny, trofické skupiny a navíc na velikostní kategorie. Experimentální práce vyhodnocující vliv predátora navíc probíhaly v různých ročních obdobích (pouze práce z mírného nebo subtropického pásu: jaro (do června): Blaustein et al. 2004, Silberbush a Blaustein 2011, Stav et al. 2000, léto (od června): Eitam a Blaustein 2004, Eitam et al. 2002, McCauley et al. 2011, Resetarits 2001, Vonesh et al. 2009). V žádné z těchto prací nebyl prováděn totožný experiment ve dvou ročních obdobích. V mém experimentu jsem proto porovnal vliv přítomnosti vrcholového predátora na kolonizaci v jarním období a pozdně letním období.

Přítomnost uzavřeného vrcholového predátora v mém experimentu mírně zvyšovala početnosti fytofágů a detritivorů v jarním experimentu. Pozitivní efekt uzavřeného predátora na tyto skupiny se v literatuře doposud neobjevil. Existují mechanismy, kterými by k němu mohlo dojít (facilitace živin, viz níže). Uzavřený predátor snižuje početnost celé řady fytofágních a detritivorních organismů (např.: komáři: Stav et al. 1999, Eitam a Blaustein 2004, Blaustein et al. 2004, brouci: Brodín et al. 2006, Resetarits 2001, dvoukřídli z čeledi Ephydriidae: Blaustein 1998).

### 3.4.2 Vliv makrovegetace

Makrovegetace může tvořit mikrohabitáty, poskytující organismům úkryt (ryby: Gotceitas a Colgan 1989; *Daphnia*: Bursk et al. 2001b), nebo prostředí ke kladení vajec (např. čeled' Hydrophilidae: Nilsson 2005) a zdroj potravy (rostlinné tkáně) nebo substrát pro růst fytoplanktonu. Makrovegetace v mém experimentu zvyšovala početnost fytofágů (jaro i léto) a predátorů (jaro). Pozitivní vliv vegetace na početnost fytofágů v nádržích bez ryb je v souladu se závěry Rennie a Jacksona (2005). O tom, jak přítomnost makrovegetace ovlivňuje průběh kolonizace, zatím nebylo podle mých znalostí nic publikováno. Přítomnost makrovegetace také ovlivňuje chování predátora i kořisti (např.: Burks et al. 2001b), ale pokud je mi známo, neexistují opět práce zaměřené na to, jak přítomnost makrovegetace ovlivňuje vliv predátora na kolonizaci. Vyhodnotil jsem proto vliv přítomnosti makrovegetace a kombinace makrovegetace a vrcholového predátora na kolonizaci malých stojatých vod. Na rozdíl od přítomnosti predátora měla vegetace (komplexita prostředí) často významný vliv.

V mém pokusu se objevily rozdíly ve vlivu přítomnosti makrovegetace na početnost predátorů (pozitivní vliv na jaře, žádný signifikantní vliv v létě) i ve vlivu přítomnosti uzavřeného vrcholového predátora na početnost fytofágů a detritivorů (pozitivní vliv na jaře, žádný vliv v létě). Ukazuje se, že vliv makrovegetace a predátora na kolonizaci může být odlišný v různých ročních obdobích. Do jaké míry jsou tyto odlišnosti zásadní a jak se projevují na dosud publikovaných výzkumech kolonizace, zatím není známo. Podobné odlišnosti v sezónním působení predátorů lze v literatuře nalézt jen výjimečně, zejména díky heterogenitě zvolených metodických postupů. Mým zjištěním je asi nejbližší srovnání práce Stav et al. (2000) a Vonesh et al. (2009). Zatímco *A. imperator* (uzavřený i volný) snižoval množství fytoplanktonu v jarním pokusu (Stav et al. 2000), volný rybí predátor (*Lepomis cyanellus*) zvýšil množství fytoplanktonu v pokusu provedeném v létě (Vonesh et al. 2009). Odlišnost vlivů ale bude v tomto případě spíše způsobena rozdílnými predátory.

### 3.4.3 Specifické působení obou faktorů na taxonomické a funkční skupiny a velikostní kategorie

Kroužkovci (Annelida) byly s největší pravděpodobností rovnoměrně zavlečeni do nádrží s inokulem zooplanktonu. Důvody pro pozitivní vliv rostlin na jejich početnost v jarním pokusu nejsou známy, ani v literatuře není zmínka o podobném jevu.



Přítomnost rostlin v experimentu hrála významnou roli pro fytofágy a predátory – zvyšovala jejich početnost (fytofágů na jaře i v létě, predátorů jen na jaře). Dominantním druhem mezi fytofágy (v širokém smyslu) byly v letním experimentu v roce 2011 jepice (*Cloeon dipterum*), v jarním experimentu v roce 2012 dominovali komáři (Culicidae) a někteří brouci (viz Tab. 6 v příloze). Makrovegetace je substrátem pro růst perifytonu a dalších mikroorganismů, kterým se tyto živočichové živí. Větší početnost všech konzumentů pozoroval v terénu Rennie a Jackson (2005), což je v souladu s mými výsledky. Další popis vlivu přítomnosti makrovegetace na kolonizaci zatím literatura nenabízí.

Přítomnost rostlin ovlivnila predátory, protože je zdrojem mikrohabitátů. Vyvinutá makrovegetace je ukazatelem větší stálosti habitatu a v sukcesně pokročilejším habitatu je pravděpodobný dostatek kořisti (Kovalenko et al. 2012). Přítomnost submerzní vegetace (detekovatelná jedincem po jeho ponoření, ale potenciálně i zakřivením hladiny) proto může být signálem dostatku kořisti pro některé predátory. Pozitivní vliv vegetace na predátory se v mém pokusu projevil jen na jaře, kdy většina nádrží vzniká a chybí v ní dostatek velké kořisti, což patrně umocňuje vypovídající hodnotu přítomnosti vegetace. Naproti tomu v létě může být pravděpodobnější, že i nedávno vzniklé nádrže již byly intenzivně kolonizovány potenciální kořistí a přítomnost makrovegetace tedy nemusí hrát tak důležitou roli. Predátoři kolonizující v roce 2012 v mém pokusu byli zejména brouci.

Zároveň někteří brouci (jak z nadčeledi Hydrophiloidea, tak potápníci) potřebují makrovegetaci k rozmnožování (Brönmark a Hansson 2005, Nilsson 2005), jelikož ale kladou do stonků vyplněných plyny, makety submerzní vegetace nejsou vhodné pro jejich rozmnožování. Někteří kolonizující brouci mají dravé larvy, ale dospělci jsou fytofágové (čeled' Hydrophilidae) (Nilsson 2005), takže u takových hraje vegetace kombinovanou roli. Do jaké míry se samice těchto druhů rozhodují, do jaké nádrže naklást s ohledem na přítomnost makrovegetace, není známo.

Přítomnost predátora v jarním experimentu (2012) paradoxně zvyšovala početnost některých detritivorů a fytofágů (zastoupených zejména pakomáry, komáry a herbivorními brouky), ačkoliv jsou jeho potenciální kořistí. Tento jev mohl být způsoben nepřímo živinami dodávanými do koloběhu predátorem. Pakomáři mohou být kořistí larvy *Anax imperator* (Klečka a Boukal 2012), ale na její přítomnost nereagují snížením početnosti (Stav et al. 2000). Přinejmenším některé druhy komárů jsou larvami *A. imperator* intenzivně požírány (Klečka a Boukal 2012) a samice se vyhýbají oviposici do habitatů

s tímto predátorem, jak ukázali Stav et al. (1999, 2000) na druhu *Culiseta longiareolata*. V našem experimentu ovšem kolonizovali komáři rodu *Culex*, jejichž oviposiční preference jsou odlišné od rodu *Culiseta*, což ukázal Eitam et al. (2002) v pokusu s dravou plošticí *Anisops sardea*. Můžeme se tedy domnívat, že riziko predace vážkou nebylo pro kolonizující komáry významné, nebo na něj nedokáží reagovat. Dospělí brouci se mohou jevit jako špatně zpracovatelná kořist, ale v našem pokusu jsme pozorovali, jak larva *A. imperator* požírá dospělé vodomila *Hydrobius fuscipes* (Linnaeus, 1758). Není proto jasné, nakolik dospělí brouci vnímají vážky jako potenciální riziko. Z literatury je známo, že predátoři mohou ovlivňovat reprodukční chování brouků a tím početnost larev. Přítomnost ryb výrazně snižuje míru oviposice (vodomil *Tropisternus lateralis*: Resetarits 2001, *Hydroporus* sp.: Brodin et al. 2006). Přítomnost vážky *A. imperator* v mém pokusu početnost brouků významně neovlivnila, takže z toho usuzuji, že ji jako významného potenciálního predátora nevyhodnotili (např. kvůli tomu, že nereagují na kairomony vylučované larvou, ale pouze na přímé ohrožení).

Lze tedy usoudit, že v mém pokusu převládl pozitivní nepřímý efekt predátora – facilitace živin. Živiny dodávané do koloběhu predátorem zřejmě umožnily rychlejší růst perifytonu a detritu a tím nepřímo zvýšily početnost fytyfágů a detritivorů (analýza odebraných vzorků vody pro potvrzení této hypotézy zatím nebyla z finančních důvodů provedena). Zvýšený růst perifytonu v přítomnosti predátora zaznamenali také Vonesh et al. (2009) a Stav et al. (2000). Volný rybí predátor fytofágy dokázal v pokusu Voneshe et al. (2009) téměř vymýtit a nárůst perifytonu tak mohl být způsoben trofickou kaskádou. Stav et al. (2000) použili jako vrcholového predátora také larvu *A. imperator* a došli s k srovnatelnému nárůstu množství fytoplanktonu s volnou i uzavřenou larvou, což v případě bezobratlých predátorů podporuje význam facilitace živin.

Na závěr je možné zmínit i určité mírné změny v poměrném zastoupení velikostních kategorií kolonizátorů v jednotlivých sezónách. V létě kolonizovalo relativně více velkých zvířat než na jaře. Jelikož na jaře jsou nádrže hmyzem kolonizovány pozvolněji než v létě, je výskyt větších zvířat v produktivnějších letních nádržích předpokladatelný. Zároveň byl letní experiment o dva týdny delší a mohl tak být atraktivnější pro větší druhy, které mohou upřednostňovat rozvinutější habitaty. Přítomnost predátora mírně zvyšovala početnost malých organismů na jaře. Dá se předpokládat, že byl způsoben živinami, které do koloběhu dodával predátor (Stav et al. 2000).

## 4. Závěr

V první části literární rešerše jsem se zabýval hlavními faktory ovlivňující kolonizaci malých stojatých vod. Lze je rozdělit mezi abiotické a biotické faktory a vliv časového aspektu. Nejdůležitějšími abiotickými faktory jsou teplota, množství světelného záření a rozpuštěných minerálních látek, dále prostor a jeho struktura. Mezi důležité biotické faktory patří predace a konkurence (vnitrodruhová i mezidruhová). Výsledek kolonizace také ovlivňuje populační hustota organismů ve zdrojových habitatech i v kolonizovaném habitatu. Historie kolonizace má význámný vliv na výsledné společenstvo, které může ovlivnit i tzv. efekt priority.

V druhé části literární rešerše jsem se soustředil na vliv přítomnosti vrcholového predátora na kolonizaci a jakým způsobem může být tento vliv změněn přítomností vegetace. Predátor může působit neletálně (může docházet k výběru habitatu – například změnou oviposičních preferencí nebo ke změně chování kořisti) a letálně (může způsobit trofickou kaskádu, vychyluje konkurenční rovnováhu a dodává do systému živiny). Přítomnost rostlin mění chování predátora (například změni strategii lovu), ale i kořisti (například poskytuje úkryt).

V experimentální části jsem vyhodnotil vliv přítomnosti vrcholového bezobratlého predátora a makrovegetace na kolonizaci malých stojatých vod. Jako predátora jsem použil larvu vážky *Anax imperator* a pro napodobení zarostlých nádrží jsem použil plastové makety rostlin. Pokus jsem provedl dvakrát: v jarním a v letním termínu. Zjistil jsem, že vegetace může zvyšovat početnost fytofágů a predátorů, protože slouží jako substrát pro růst perifytonu a vytváří mikrohabitaty. V mém pokusu přítomnost predátora mírně zvyšovala početnosti detritivorů a fytofágů, ale jen v jarním období, pravděpodobně díky facilitaci živin, kdy predátor uvolňuje skrz predační tlak (v mém případě díky jeho krmení) živiny pro růst perifytonu a jiných mikroorganismů, kterými se fytofágové a detritivoři živí.

## 5. Summary

The theoretical part of my thesis focuses on general description of the colonization process of small standing water bodies. I summarize the most important abiotic and biotic factors influencing colonization and the role of colonization history and priority effects. Later on I focus on the role of top invertebrate predator on colonization and evaluate how its role could be modified by the presence of macrovegetation.

My review is complemented by a controlled field experiment with dragonfly larvae (*Anax imperator*) and artificial vegetation focusing on determining the role of predator and habitat structure in colonization. The experiment was repeated in spring and summer so that I could also evaluate possible seasonal differences in the ongoing processes.

I found that vegetation can increase the abundance of phytophagous and predatory invertebrates, because it serves as a substrate for algal growth, a new microhabitat or as a refuge. The presence of a caged predator did not significantly reduce abundance of any group of organisms except somewhat increased abundance of detritivores and herbivores in spring. This is probably due to nutrient facilitation – the nutrients released by the predator through its predation pressure (in my case through feeding of the caged predators) probably promoted algal and microbial growth, thus creating a habitat with more food for detritivores and herbivores.

## 6. Seznam použité literatury

Barbosa, P. a Castellanos, I. (2005) *Ecology of predator-prey interactions*. New York: Oxford University Press, xvii + 394 s.

Begon, M., Harper, J. L. a Townsend, C. R. (1997) *Ekologie: jedinci, populace a společenstva*. 1. vyd. Olomouc: Vydavatelství Univerzity Palackého, 949 s.

Blaustein, L. (1998) Influence of the predatory backswimmer, *Notonecta maculata*, on invertebrate community structure. *Ecological Entomology* 23, 246-252.

Blaustein, L. a Schwartz, S. S. (2001) Why study ecology in temporary pools? *Israel Journal of Zoology*. 47, 303-312.

Blaustein, L., Kiflawi, M., Eitam, A., Mangel, M. a Cohen, J. E. (2004) Oviposition habitat selection in response to risk of predation in temporary pools: mode of detection and consistency across experimental venue. *Oecologia*. 138, 300-305.

Brodin, T., Johansson, F. a Bergsten, J. (2006) Predator related oviposition site selection of aquatic beetles (*Hydroporus* spp.) and effects on offspring life-history. *Freshwater Biology*. 51, 1277-1285.

Brönmark, C. a Hansson, L. A. (2005) *The biology of lakes and ponds*. 2nd ed. Oxford: Oxford University Press, 285 s.

Burks, R. L., Jeppesen, E. a Lodge, D. M. (2001a) Pelagic prey and benthic predators: impact of Odonate predation on *Daphnia*. *Journal of the North American Benthological Society*. 20, 615-628.

Burks, R. L., Jeppesen, E., a Lodge, D. M. (2001b) Litoral zone structures as *Daphnia* refugia against fish predators. *Limnology and Oceanography*. 46, 230-237.

Canion, C. R. a Heck, K.L. (2009) Effect of habitat complexity on predation success: re-evaluating the current paradigm in seagrass beds. *Marine Ecology Progress Series*. 393, 37-46.

De Bie, T., Meester, L., Brendonck, L., Martens, K., Goddeeris, B., Ercken, D., Hampel, H., Denys, L., Vanhecke, L., Gucht, K., Wichelen, J., Vyverman, W., Declerck, S. A. J. a Hillebrand, H. (2012) Body size and dispersal mode as key traits determining metacommunity structure of aquatic organisms. *Ecology Letters*. 15, 740-747.

De Meester, L., Declerck, S., Stoks, R., Louette, G., Van De Meutter, F., De Bie, T., Michels, E. a Brendonck, L. (2005) Ponds and pools as model systems in conservation biology, ecology and evolutionary biology. *Aquatic conservation: marine and freshwater ecosystems*. 15, 715-725.

Drake, J. A. (1991) Community-assembly mechanics and the structure of an experimental species ensemble. *The American Naturalist*. 137, 1-26.

- Eitam, A. a Blaustein, L. (2004) Oviposition habitat selection by mosquitoes in response to predator (*Notonecta maculata*) density. *Physiological Entomology*. 29, 188-191.
- Eitam, A., Blaustein, L. a Mangel, M. (2002) Effects of *Anisops sardea* (Hemiptera: Notonectidae) on oviposition habitat selection by mosquitoes and other dipterans and on community structure in artificial pools. *Hydrobiologia*. 485, 183-189.
- Gergs, A., Hoeltzenbein, N. I. a Ratte, H. T. (2010) Diurnal and nocturnal functional response of juvenile *Notonecta maculata* considered as a consequence of shifting predation behaviour. *Behavioural Processes*. 85, 151-156.
- Gotceitas, V. a Colgan, P. (1989) Predator foraging success and habitat complexity: quantitative test of the threshold hypothesis. *Oecologia*. 80, 158-166.
- Hairston, N. G., Smith, F. E. a Slobodkin, L. B. (1960) Community structure, population control, and competition. *The American Naturalist*. 94, 421-425.
- Hanel, L. a Zelený, J. (2000) *Vážky (Odonata): výzkum a ochrana*. 2. dopl. vyd. Vlašim: Český svaz ochránců přírody, ZO Vlašim, 240 s.
- Hanzák, J., Moucha, J. a Zahradník, J. (1979) *Světlem zvířat: Bezobratlí (2. část)*. 2. vydání. Praha: Albatros.
- Hauser, A., Attrill, M. J. a Cotton, P. A. (2006) Effects of habitat complexity on the diversity and abundance of macrofauna colonising artificial kelp holdfasts. *Marine Ecology Progress Series*. 325, 93-100.
- Hein, A. a Gillooly, J. F. (2011) Predators, prey, and transient states in the assembly of spatially structured communities. *Ecology*. 92, 549-555.
- Hutchinson, G. E. (1957) Population studies - animal ecology and demography - concluding remarks. In: *Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology*. Cold Spring Harbor Lab Press, 1 Bungtown Rd, Plainview, NY 11724 , 415-427.
- Chase, J. M. (2003) Community assembly: when should history matter?. *Oecologia*. 136, 489-498.
- Chase, J. M. (2010) Stochastic community assembly causes higher biodiversity in more productive environments. *Science*. 328, 1388-1391.
- James, L. P. a Heck, K. L. (1994) The effects of habitat complexity and light intensity on ambush predation within a simulated seagrass habitat. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. 176, 187-200.
- Janssen, A., Sabelis, M. W., Magalhães, S., Montserrat, M. a Van Der Hammen, T. (2007) Habitat structure affects intraguild predation. *Ecology*. 88, 2713-2719.
- Klečka, J., Boukal, DS. (2012) Who eats whom in a pool? a comparative study of prey selectivity by predatory aquatic insects. *PLoS ONE*. 7, e37741.

- Kolář, V. (2013) *Vliv biotických a abiotických faktorů na společenstva vodních brouků*. Bakalářská práce, Jihočeská univerzita v Českých Budějovicích. 74 s.
- Kovalenko, K. E., Thomaz, S. M. a Warfe, D. M. (2012) Habitat complexity: approaches and future directions. *Hydrobiologia*. 685, 1-17.
- Larsen, P. S., Madsen, C. V. a Riisgård, H. U. (2008) Effect of temperature and viscosity on swimming velocity of the copepod *Acartia tonsa*, brine shrimp *Artemia salina* and rotifer *Brachionus plicatilis*. *Aquatic Biology*. 4, 47-54.
- Lass, S. a Spaak, P. (2003) Chemically induced anti-predator defences in plankton: a review. *Hydrobiologia*. 491, 221-239.
- Leibold, M. A., Holyoak, M., Mouquet, N., Amarasekare, P., Chase, J. M., Hoopes, M. F., Holt, R. D., Shurin, J. B., Law, R., Tilman, D., Loreau, M. a Gonzalez, A. (2004) The metacommunity concept: a framework for multi-scale community ecology. *Ecology Letters*. 7, 601-613.
- Lundkvist, E., Landin, J. a Karlsson, F. (2002) Dispersing diving beetles (Dytiscidae) in agricultural and urban landscapes in south-eastern Sweden. *Annales Zoologici Fennici*. 39, 109-123.
- McCauley, S. J., Rowe, L. a Fortin, M. J. (2011) The deadly effects of "nonlethal" predators. *Ecology*. 92, 2043-2048.
- Mergeay, J., De Meester, L., Eggermont, H. a Vershuren, D. (2011) Priority effects and species sorting in a long paleoecological record of repeated community assembly through time. *Ecology*. 92, 2267-2275.
- Murdoch, W. W. (1969) Switching in general predators: Experiments on predator specificity and stability of prey populations. *Ecological Monographs*. 39, 335-354.
- Nilsson, A. N. (2005) *Aquatic insects of North Europe: a taxonomic handbook*. CD-ROM ed. Stenstrup, Denmark: Apollo Books, 1 CD-ROM.
- Nyström, P., Svensson, O., Lardner, B., Brönmark, C. a Granéli, W. (2001) The influence of multiple introduced predators on a littoral pond community. *Ecology*. 82, 1023-1039.
- O'Connor, N. E., Emmerson, M. C., Crowe, T. P., Donohue, I. a Woodward, G. (2013) Distinguishing between direct and indirect effects of predators in complex ecosystems. *Journal of Animal Ecology*. 82, 438-448.
- Oram, E. a Spotze, K. (2013) Depth selection by *Daphnia pulex* in response to *Chaoborus* kairomone. *Freshwater Biology*. 58, 409-415.
- Peterson, A. T. (2001) Predicting species' geographic distributions based on ecological niche modeling. *The Condor*. 103, 599-605.

- Podhradská, E. (2012) *Vliv viditelnosti ve vodním sloupci na predáční tlak dravého vodního hmyzu. České Budějovice. Bakalářská práce. Jihočeské univerzita v Českých Budějovicích. 59 s.*
- Reichholf-Riehm, H. a Steinbach, G. (1997) *Hmyz a pavoukovci*. 1. vyd. Praha: Knižní klub, 287 s.
- Rennie, M. D. a Jackson, L. J. (2005) The influence of habitat complexity on littoral invertebrate distributions: patterns differ in shallow prairie lakes with and without fish. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. 69, 178-190.
- Resetarits, W. (2001) Colonization under threat of predation: avoidance of fish by an aquatic beetle, *Tropisternus lateralis* (Coleoptera). *Oecologia*. 129, 155-160
- Rosenzweig, M. L. (1981) a Theory of habitat selection. *Ecology* 62, 327-335.
- Saidapur, S. K., Veeranagoudar, D. K., Hiragond, N. C. a Shanbhag, B. A. (2009) Mechanism of predator-prey detection and behavioral responses in some anuran tadpoles. *Chemoecology*. 19, 21-28.
- Silberbush, A. a Blaustein, L. (2008) Oviposition habitat selection by a mosquito in response to a predator: Are predator-released kairomones air-borne cues? *Journal of Vector Ecology*. 33, 208-211.
- Silberbush, A. a Blaustein, L. (2011) Mosquito females quantify risk of predation to their progeny when selecting an oviposition site. *Functional Ecology*. 25, 1091-1095.
- Silberbush, A., Markman, S., Lewinsohn, E., Bar, E., Cohen, J. E. a Blaustein, L. (2010) Predator-released hydrocarbons repel oviposition by a mosquito. *Ecology Letters*. 13, 1129-1138.
- Stav, G., Blaustein, L. a Margalit, Y. (2000) Influence of nymphal *Anax imperator* (Odonata: Aeshnidae) on oviposition by the mosquito *Culiseta longiareolata* (Diptera: Culicidae) and community structure in temporary pools. *Journal of Vector Ecology*. 25, 190-202.
- Stav, G., Blaustein, L. a Margalith, J. (1999) Experimental evidence for predation risk sensitive oviposition by a mosquito, *Culiseta longiareolata*. *Ecological Entomology*. 24, 202-207.
- Sterner, R. W. a Hessen, D. O. (1994) Algal nutrient limitation and the nutrition of aquatic herbivores. *Annual Review of Ecology and Systematics*. 25, 1-29.
- Šalandová, P. (2011) *Vliv zkušenosti na frekvenčně závislou potravní selektivitu dravého vodního hmyzu. České Budějovice. Bakalářská práce. Jihočeská univerzita v Českých Budějovicích. 38 s.*
- Vonesh, J. R., Kraus, J. M., Rosenberg, J. S. a Chase, J. M. (2009) Predator effects on aquatic community assembly: disentangling the roles of habitat selection and post-colonization processes. *Oikos*. 118, 1219-1229.



- Warburg, A., Faiman, R., Shtern, A., Silberbush, A., Markman, S., Cohen, J. E. a Blaustein, L. (2011) Oviposition habitat selection by *Anopheles gambiae* in response to chemical cues by *Notonecta maculata*. *Journal of Vector Ecology*. 36, 421-425.
- Ward, J. V. a Stanford, J. A. (1982) Thermal responses in the evolutionary ecology of aquatic Insects. *Annual Review of Entomology*. 27, 97-117.
- Warfe, D. M. a Barmuta, L. A. (2004) Habitat structural complexity mediates the foraging success of multiple predator species. *Oecologia*. 141, 171-178.
- Wellborn, G. A., Skelly, D. K. a Werner, E. E. (1996) Mechanisms creating community structure across a freshwater habitat gradient. *Annual Review of Ecology and Systematics*. 27, 337-363
- Yee, D. A. (2010) Behavior and aquatic plants as factors affecting predation by three species of larval predaceous diving beetles (Coleoptera: Dytiscidae). *Hydrobiologia*. 2010, 637, 33-43.
- Zahradník, J. (2007) *Hmyz*. 2. české vyd. Praha: Aventinum, 326 s.

## 7. Přílohy

### Seznam příloh:

Tab. 5: Vlastnosti vody v experimentálních nádobách.

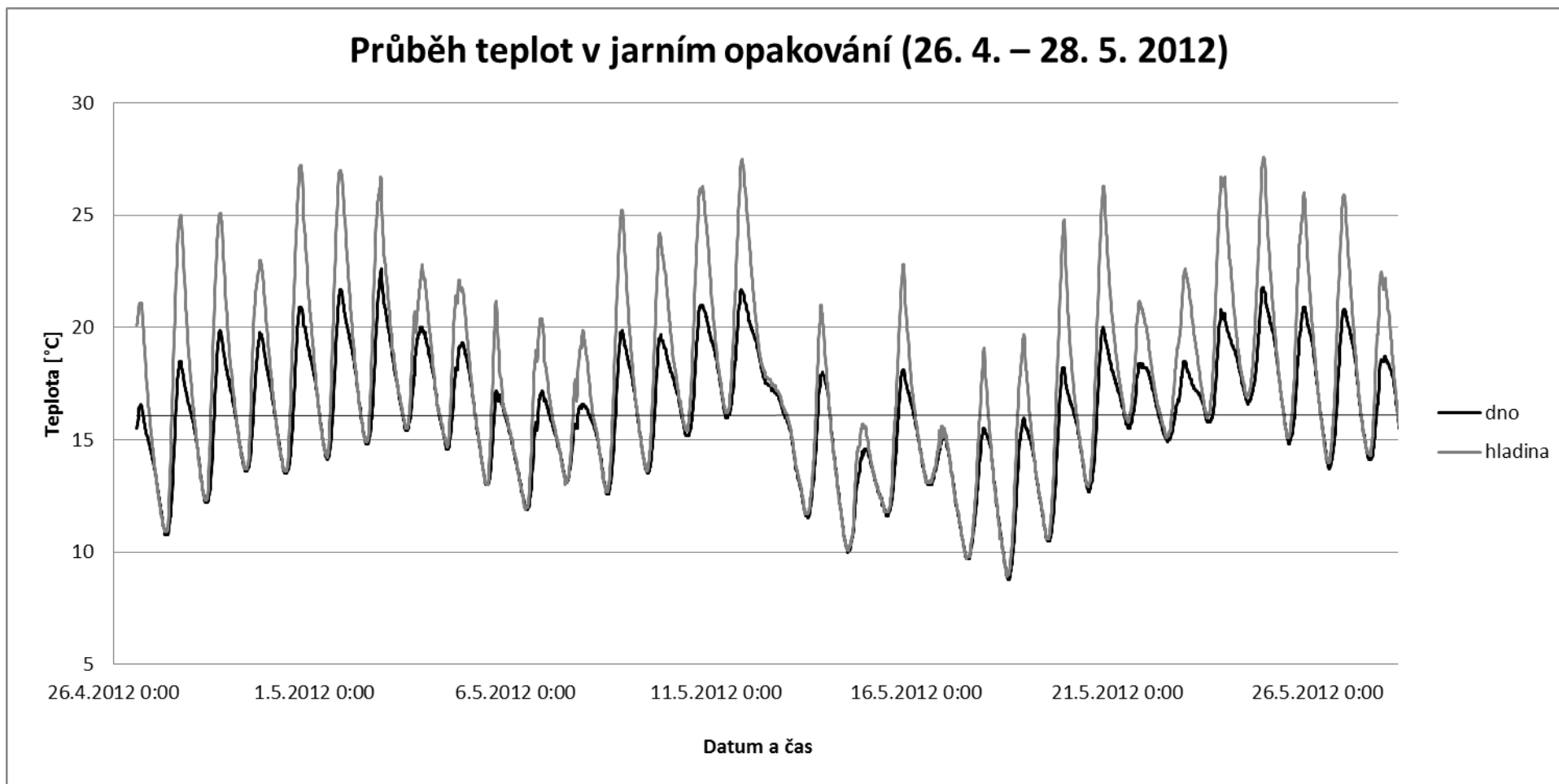
Obr. 8: Průběh teplot vody v jarním opakování experimentu.

Obr. 9: Průběh teplot vody v letním opakování experimentu.

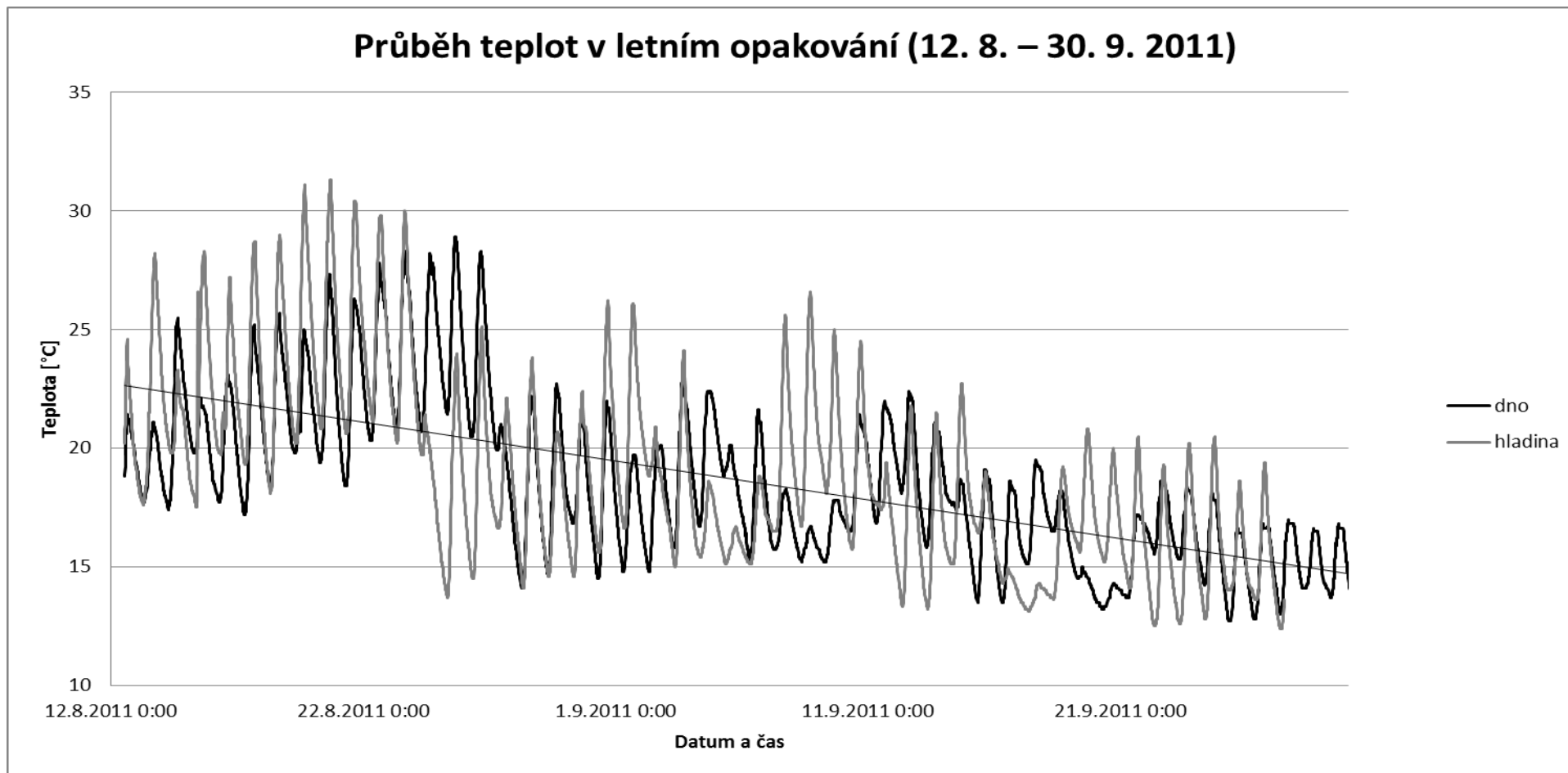
Tab. 6: Rozdělení kolonizujících organismů do velikostních kategorií a trofických skupin.

měření	datum	pH	vodivost [ $\mu\text{S}\cdot\text{cm}^{-1}$ ]	kyslík [ $\text{mg}\cdot\text{l}^{-1}$ ]	Teplota [ $^{\circ}\text{C}$ ]
		průměr $\pm$ SD (min–max)	průměr $\pm$ SD (min–max)	průměr $\pm$ SD (min–max)	průměr $\pm$ SD (min–max)
jarní – začátek (N=48)	3.5.2012	<b>8,65</b> $\pm$ 0,23 (8,19–8,50)	<b>256</b> $\pm$ 2,4 (249–262)	<b>11,3</b> $\pm$ 1 (10–15,7)	<b>18,9</b> $\pm$ 0,4 (18–19,7)
jarní – konec (N=48)	28.5.2012	<b>8,64</b> $\pm$ 0,37 (7,96–9,67)	<b>221</b> $\pm$ 9,7 (199–237)	<b>10,0</b> $\pm$ 1,5 (10,3–12,77)	<b>15,5</b> $\pm$ 0,7 (13,7–16,8)
letní – začátek (N=12)	19.8.2011	<b>8,92</b> $\pm$ 0,07 (8,83–9,02)	<b>230</b> $\pm$ 2,3 (226–234)	<b>10,5</b> $\pm$ 0,2 (10,2–10,7)	<b>21,5</b> $\pm$ 0,4 (20,9–22,1)
letní – konec (N=48)	30.9.2011	<b>7,61</b> $\pm$ 0,38 (7,28–9,30)	<b>221</b> $\pm$ 12,5 (190–246)	<b>9,6</b> $\pm$ 0,9 (8,1–12,8)	<b>14,8</b> $\pm$ 0,9 (13,3–16,3)

Tab. 5: Vlastnosti vody měřené na začátku a na konci jarního i letního opakování experimentu. Na začátku letního opakování bylo měřeno 12 náhodně vybraných nádrží, jinak bylo všech 48. Měření vždy probíhalo mezi 11. a 14. hodinou. V žádné nádrži se nevyskytly extrémní hodnoty. Pro každou vlastnost vody je udán průměr, směrodatná odchylka (SD), minimální hodnota (min) a maximální hodnota (max).



Obr. 8: Průběh teplot v jarním opakovaní experimentu. Hladina (šedá) = čidlo asi 5 cm pod hladinou, dno (černá) = čidlo asi 5 cm nade dnem nádrže. Přímka = lineární regrese teploty na dně, ( $y = 0,0024x + \text{konst.}$ ).



Obr. 9: Průběh teplot v letním opakování experimentu. Byla měřena teplota asi 5 cm pod hladinou (hladina) a asi 5 cm nade dnem nádrže (dno). Přímka = přímka linerální regrese teploty na dně ( $y = -0,164x + \text{konst.}$ ). Data pro teplotu u hladiny od 27. 9. chybí (chyba měření).

Skupina	Taxon	Vývojová stádia	Velikostní kategorie	Trofická skupina
Annelida	Oligochaeta	imago	S	detritivor
Diptera	Culicidae	larva	S	fytofág*/ bakteriofág/ detritivor
	<i>Chaoborus</i> sp.	larva	L	predátor
	Ceratopogonidae	larva	S	predátor
	Chironomidae	larva	S	detritivor
	ostatní taxony	larva	S	(neurčena)
Ephemeroptera	<i>Cloeon dipterum</i>	larva	S	fytofág*/ /detritivor
Coleoptera: Dytiscidae	<i>Hydroglyphus geminus</i>	larva, imago	S	predátor
	<i>Hydroporus</i> sp(p).	larva, imago	S	predátor
	<i>Agabus bipustulatus</i>	larva, imago	L	predátor
	<i>Agabus sturmii</i>	larva, imago	L	predátor
	<i>Rhantus suturalis</i>	larva, imago	L	predátor
	<i>Hygrotus impressopunctatus</i>	imago	S	predátor
	<i>Ilybius aenescens</i>	larva	L	predátor
Coleoptera: Halipidae	<i>Halipus</i> sp.	larva	S	fytofág
		imago	S	omnivor
Coleoptera: Hydraenidae	<i>Limnebius</i> sp.	imago	S	fytofág
	<i>Ochtebius</i> sp.	imago	S	fytofág
	<i>Hydraena</i> sp.	imago	S	fytofág
Coleoptera: Helophoridae	<i>Helophorus</i> sp.	larva	S	predátor
		imago	S	fytofág
Coleoptera: Hydrochidae	<i>Hydrochus</i> sp.	imago	S	fytofág
Coleoptera: Hydrophilidae	<i>Anacaena</i> sp.	imago	S	fytofág
	<i>Laccobius</i> sp.	larva	S	predátor
		imago	S	fytofág
	<i>Enochrus</i> sp.	larva	S	predátor
	<i>Hydrobius fuscipes</i>	imago	L	fytofág
<i>Hydrochara caraboides</i>	imago	L	fytofág	
Heteroptera: Nepomorpha	<i>Sigara</i> sp.	imago	S	fytofág
	<i>Notonecta</i> sp.	imago	L	predátor
	Corixidae	larva	S	fytofág
Heteroptera: Gerromorpha	<i>Gerris</i> sp.	imago, larva	S	predátor
Odonata	<i>Sympetrum danae</i>	larva	S	predátor

Tabulka 6: Rozdělení kolonizujících organismů do trofických skupin a velikostních kategorií. Velikostní kategorie: S – malí (menší než 10 mm), L – velcí (10 mm velcí a větší).

\* = trofická skupina předpokládaná ve statistické analýze dat a diskuzi.