

Jihočeská univerzita v Českých Budějovicích
Přírodovědecká fakulta

Bakalářská práce

2012

Eliška Podhradská

Jihočeská univerzita v Českých Budějovicích
Přírodovědecká fakulta



**Vliv viditelnosti ve vodním sloupci na predační tlak
dravého vodního hmyzu**

Bakalářská práce

Eliška Podhradská

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

České Budějovice 2012

Podhradská E., 2012: Vliv viditelnosti ve vodním sloupci na predací tlak dravého vodního hmyzu. [Influence of visibility in water column on predation pressure in predatory aquatic insects. Bc. Thesis, in Czech] – 53 p., Faculty of Science, The University of South Bohemia, České Budějovice, Czech Republic

Anotace:

The influence of abiotic factors on predation behaviour in predatory aquatic animals is reviewed. The most important factors are turbidity, light intensity and complexity of the environment. These abiotic factors are often combined with biotic factors. The second important part of thesis is the description of functional responses and influence of changes of visibility on individual components of predation behaviour. The review is complemented by laboratory experiments on two selected species of aquatic insects.

Prohlašuji, že svoji bakalářskou práci jsem vypracovala 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 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 20. 4. 2012

.....
Eliška Podhradská

Poděkování:

Touto cestou bych chtěla poděkovat především svému školiteli Ing. MgA. Davidu Boukalovi, Ph.D. za odborné vedení, cenné rady a připomínky při psaní bakalářské práce. Dále děkuji Mgr. Janu Klečkovi za pomoc při přípravě a provádění laboratorních experimentů. Velký dík patří také Ing. Pavlu Beranovi za užitečné rady a pomoc při práci na počítači.

Cíle práce

Na základě laboratorních pokusů s vybraným druhem dravého vodního hmyzu vyhodnotit ovlivnění míry predace turbiditou (průhledností) vody.

Shromáždit a analyzovat literární údaje týkající se vlivu viditelnosti ve vodním sloupci na predací tlak dravých vodních živočichů.

Obsah

1. Úvod	1
2. Literární rešerše	2
2.1. Vliv abiotických a biotických faktorů na konzumaci predátora	2
2.1.1. Vliv turbidity	3
2.1.2. Vliv intenzity světla.....	7
2.1.3. Turbidita a intenzita světla.....	9
2.1.4. Vliv heterogenity prostředí.....	11
2.1.5. Přehled vybraných experimentů	13
2.2. Funkční odpověď	16
2.2.1. Funkční odpověď typu I	16
2.2.2. Funkční odpověď typu II	17
2.2.3. Funkční odpověď typu III.....	17
2.2.4. Křivky funkčních odpovědí	18
2.2.5. Význam funkční odpovědi.....	18
2.2.6. Metody odhadování funkční odpovědi	19
3. Materiál a metody.....	21
3.1. Modelové organismy.....	21
3.2. Sběrání a uchování živočichů před pokusem.....	22
3.3. Experiment	23
3.3.1. Založení pokusu.....	23
3.3.2. Ukončení pokusu	24
3.4. Testovaná hypotéza.....	24
3.5. Zpracování dat.....	24
4. Výsledky.....	26
5. Diskuze	30
6. Závěr.....	34
7. Summary.....	35
8. Použitá literatura.....	36
9. Přílohy	40

1. Úvod

Vztahy mezi predátorem a kořistí patří k nejstudovanějším ekologickým stavům. Tyto vztahy však nejsou stálé a zasahuje do nich mnoho faktorů, které je mohou pozitivně nebo negativně ovlivnit. Mohou to být faktory biotické i abiotické. Tato práce se zaměřuje na abiotické faktory a snaží se popsat alespoň nejznámější z nich, jako jsou turbidita neboli zákal vody, intenzita světla nebo heterogenita prostředí, ve kterém se živočichové nacházejí. V rešeršní části této práce jsem se snažila popsat vliv těchto faktorů na predaci různých vodních živočichů.

Cílem literární rešerše také bylo obecně popsat funkční odpovědi predátora (míra konzumace predátora v závislosti na množství dostupné kořisti).

Práce je doplněna o laboratorní experiment, jehož cílem bylo zjistit, jaký vliv budou mít různé hladiny turbidity na funkční odpověď posledního instaru znakoplavky *Notonecta glauca* L., 1758, a posledního instaru larev vážek rodu *Sympetrum* Newman, 1833.

2. Literární rešerše

2.1. Vliv abiotických a biotických faktorů na konzumaci predátora

Pokud jsou kořist nebo predátor něčím ovlivněni, dochází ke změně chování jednoho nebo obou z nich. Pokud chce predátor získat potravu, musí být schopný lokalizovat kořist v prostoru i v čase. A naopak, pokud má kořist přežít, musí být schopná predátora včas detekovat. K tomu většina skupin živočichů využívá některý ze specifických smyslových orgánů (Greay a Targett 1996) (Tabulka 3). Schopnosti lovit kořist nebo se bránit predátorovi jsou v přirozeném prostředí daného živočicha velmi často pozitivně nebo negativně ovlivňované mnoha vnějšími faktory.

Mezi biotické faktory, které mají velký vliv na predaci a na funkční odpověď a které jsou často zkoumány v pokusech, patří hustota kořisti (Wellington a kol. 2010), velikost těla predátora (Vollset a Bailey 2011), velikost těla kořisti (Utne 1997) nebo přítomnost více jedinců stejného druhu predátora (Nilsson a kol. 2009). Tyto jevy jsou někdy zkoumány v kombinaci s abiotickými faktory, mezi které například patří turbidita neboli zákal vody (Wellington a kol. 2010, Meager a kol. 2005, Granqvist a Mattila 2004), složitost prostředí (Reiss a Schmid-Araya 2011, Skov a kol. 2002), intenzita světla (Koski a Johnson 2002), nebo vliv dne a noci (Ljunggren a Sandström 2006, Diéguez a Gilbert 2003). Méně často zkoumaným faktorem u sladkovodních živočichů je teplota, která působí především na fyziologii predátorů (Rico-Villa et. al 2008). Čím vhodnější teplota pro predátora, tím rychleji predátor roste a tím vyšší je jeho spotřeba potravy, případně se mohou také zrychlit nebo zpomalit jeho reakce vůči kořisti. Také proudění vody působí na konzumaci predátorů a to především proto, že ovlivňuje jejich pohyb.

Celkem jsem našla kolem dvaceti prací, které se zabývaly vlivem biotických a abiotických faktorů na predaci ve vodním prostředí (Tabulka 1). Jako modelové organismy byli nejčastěji vybírané ryby, další nejvíce zkoumanou skupinou živočichů byli bezobratlí. Informace jsem získala pomocí literární rešerše na Web of Science s řetězcem „turbid* and predat* and experiment*“, „light and (aquatic or water) and predat* and experiment*“, „heterog* and (aquatic or water) and predat* and experiment*“, „predat* and behav* and (water or aquatic)*“.

2.1.1. Vliv turbidity

Turbidita

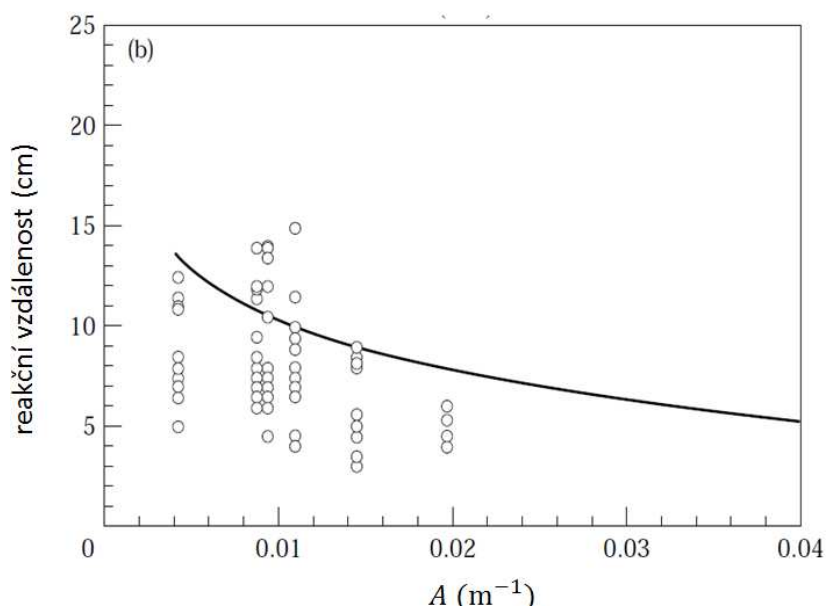
Turbidita (zákal vody) je způsobena nerozpuštěnými organickými a anorganickými látkami ve vodě. Často jsou to jílové minerály, hydratované oxidy železa a manganu, bakterie, plankton a dispergované organické látky (tuky, ropné látky, škrob) (Braniš a kol. 1999). Tyto látky jsou přítomny jako částice ve vodním sloupci a rozptylují a absorbují světlo. Ke zvýšení zákalu přispívá období tání sněhu, větrné a suché podnebí nebo nárůst fytoplanktonu na jaře. Povrchové vody jsou zakalené velmi často, naopak podzemní vody jsou převážně bez zákalu (Braniš a kol. 1999). Většina vodních ekosystémů je tedy tvořena zakalenou vodou.

Vliv turbidity na různé typy predátorů

Většina predátorů ve vodních ekosystémech spoléhá při lovu potravy na svůj zrak (Vollset a Bailey 2011, Nilsson a kol. 2009). Vysoká turbidita snižuje viditelnost a celkově zmenšuje zorné pole predátora, a proto může být pro tyto predátory nevýhodná (Granqvist a Mattila 2004). Turbidita tedy zkracuje reakční vzdálenost mezi predátorem a kořistí (Barrett a kol. 1992) (Obrázek 1) a tím se snižuje pravděpodobnost setkání s kořistí a následná konzumace (Abrahams a Kattenfeld 1997). Na druhou stranu může mít turbidita na predátora i pozitivní vliv. Například pro predátory může turbidní prostředí sloužit jako úkryt, kde vyčkávají, dokud se kořist nepřiblíží na takovou vzdálenost, kdy má predátor největší šanci úspěšně zaútočit (Skov a kol. 2002).

Absorpce světla a rozptyl světla způsobené turbiditou snižují kontrast (světlené rozdíl) mezi živočichem a okolím a tím se zhoršuje vzájemná viditelnost živočichů ve vodním prostředí (De Robertis a kol. 2003). Teorie o snížení kontrastu také říká, že rostoucí turbidita více zhoršuje viditelnost kořisti, která je vzdálenější od predátora, než kořisti, která je blízko. Znatelný rozdíl ve způsobu získávání potravy je vidět například u planktonožravých a piscivorních ryb. Piscivorní ryby se živí větší, viditelnější kořistí, naopak planktonožravé ryby konzumují drobnou kořist. Planktonožraví predátoři tedy nejsou tak výrazně ovlivněni turbiditou vody jako piscivorní predátoři, kteří spoléhají na zrak a u kterých proto turbidita snižuje úspěšnost pronásledování a chycení kořisti (De Robertis 2003). To naznačuje, že zakalená voda je výhodnější pro planktonožravé ryby (Ljunggren a

Sandström 2007). Tato hypotéza se potvrdila v pokusu, který srovnával vliv turbidity na planktonožravé ryby (lososa *Oncorhynchus keta* (Walbaum, 1792) a tresku *Theragra chalcogrammia* (Pallas, 1814)) a piscivorní ryby živící se nápadnější kořistí detekovatelnou na větší vzdálenosti (chmurnatka tmavá *Anoplopoma fimbria* (Pallas, 1814) (De Robertis a kol. 2003).



Obrázek 1. Vliv turbidity (A) na reakční vzdálenost predátora hlaváče žlutavého *Gobiusculus flavescens* (Fabricius, 1779), kdy je schopen zaznamenat nabízenou kořist vznášivky *Calanus finmarchicus* (Gunner, 1765). Převzato z práce Utne (1997). Vyšší hodnoty turbidity znamenají méně průhlednou vodu.

Zakalená voda může mít rozdílný vliv i na velice podobné skupiny živočichů ať už z pohledu fyziologie, funkčnosti orgánů nebo vzhledu, nebo dokonce na druhy ze stejného rodu (De Robertis a kol. 2003). Rozdíly mezi druhy nastávají často také díky odlišnému chování různých skupin predátorů při krmení. Ve studii, kde byli pozorováni okouni *Perca fluviatilis* L., 1758, a candáti *Sander lucioperca* L., 1758, bylo toto tvrzení dokázáno. Schopnost ulovit kořist v zakalené vodě byla u predátora spoléhajícího na zrak výrazně zhoršena, protože byl zrak oslaben, a tím se snížila úspěšnost útoků. Rozdíly mezi těmito druhy nastaly právě díky rozdílné fyziologii smyslů a díky odlišné predační strategii (Ljunggren and Sandström 2007). Ke stejným závěrům dospěli také Moss a Beauchamp (2006) v pokusech s lososem *Oncorhynchus gorbuscha* (Walbaum, 1792) nebo Abrahams a Kattenfeld (1997) s okounem *Perca flavescens* (Mitchill, 1814).

Někteří predátoři sežerou nejvíce kořisti v zakalené vodě, tedy opak toho, než bychom očekávali v případě, že se orientují pouze zrakem. Důvodem je, že při zhoršených podmínkách viditelnosti používají k hledání kořisti hmatové nebo chemické receptory (Nilsson a kol. 2009). Jiní vnímají přítomnost kořisti například pomocí mechanoreceptorů (Diéguez a Gilbert 2003, Gergs a kol. 2010). Predátoři využívající k lovu jiné smysly než zrak jsou především bezobratlí živočichové (Gergs a kol. 2010, Diéguez a Gilbert 2003).

Turbidita vody může mít v procesu predace výrazný vliv i na kořist. V zakalené vodě není kořist schopná lokalizovat predátora. Na druhou stranu turbidní voda poskytuje kořisti prostředí, kde se dokáže lépe schovat a uniknout predátorovi. Všechny tyto procesy v konečném důsledku ovlivní míru predace (Vollset a Bailey 2011). Tyto závěry lze ilustrovat na příkladu pokusu, v němž byly střevle *Pimephales promelas* Rafinesque, 1820, nabízeny jako potrava okounovi *Perca flavescens* nejprve v čisté vodě a potom v zakalené vodě (Abrahams a Kattenfeld 1997). Predátor útočil v čisté i zakalené vodě, ale střevle ho dokázala v obou případech dobře lokalizovat a vyhýbala se místům, která pro ni byla přítomností predátora nebezpečná. Kořist tedy byla schopná uniknout i v zakalené vodě, i když ne tak často a s takovým úspěchem (Abrahams a Kattenfeld 1997).

Je možné, že výsledky některých těchto studií byly částečně ovlivněny laboratorním prostředím. Predátoři jsou většinou zvyklí hledat kořist ve velkém objemu vody při dostatečném osvětlení, proto bývá jejich chování v experimentech omezeno. V laboratorních podmínkách také nelze počítat s tím, že se predátor bude chovat úplně stejně jako v přirozeném prostředí. Například, i když je určitá kořist v přirozeném prostředí daného predátora všudypřítomná, může být predátor ve velmi tmavých podmínkách nucen přejít na jinou kořist. To však v pokusech udělat nemůže, když nemá jinou kořist k dispozici (Greacy a Targett 1996).

Turbidita a hustota kořisti

Konzumace je ovlivněna nejen viditelností kořisti, ale také hustotou kořisti (Wellington a kol. 2010). Pravděpodobnost nalezení a úspěšného ulovení kořisti se zvyšuje ve vyšších koncentracích kořisti. Naopak pravděpodobnost, že bude ulovena jedna konkrétní kořist, ve vyšších hustotách kořisti klesá. Pro predátora i kořist je tedy výhodnější vyšší koncentrace kořisti (Greacy a Targett 1996). Studie, která zkoumala vliv kombinace turbidity a množství kořisti na predaci, použila jako predátory larvální a juvenilní stádia okounů *Perca flavescens* (Wellington a kol. 2010). Experiment se zabýval změnami funkční

odpovědi v závislosti na hustotě kořisti a na působení různých úrovní a typů turbidity. Konzumace byla turbiditou mírně zhoršena a podle očekávání rostla ve vyšších koncentracích kořisti (Wellington a kol. 2010). Ke stejnému závěru se ve své studii dopracovali také Koski a Johnson (2002) v pokusech s predátorem lososem *Oncorhynchus nerka* (Walbaum, 1792) a kořistí perlooček rodu *Daphnia* (Müller, 1785). Toto tvrzení platí pouze pro typ II a III funkční odpovědi. U funkční odpovědi typu I roste konzumace lineárně (Case 2000).

Turbidita a přítomnost jedinců stejného druhu predátora

Turbidita může mít různý vliv na chování predátorů v kombinaci s biotickými faktory. Predátoři mohou měnit své predační chování při samostatném lovu nebo při lovu ve skupině (Nilsson a kol. 2009). Přítomnost nebo nepřítomnost dalších predátorů je důležitá pro efektivitu krmení. Pronásledování kořisti ve skupinách zvyšuje šanci chytit ji a nakrmit se (Nilsson a kol. 2009). Důvodů, proč někteří predátoři vykazují větší aktivitu v přítomnosti jedinců stejného druhu, je několik. Zaprvé může jít o snahu predátora upevňovat si své sociální postavení vůči ostatním jedincům ve skupině (Vollset a Bailey 2011). Zadruhé může jít o soutěživé chování mezi predátory při kompetici o potravu. Zatřetí může růst aktivita predátora kvůli snížené nápadnosti dalších predátorů nebo kořisti v zakalené vodě. Predátor o ostatních jedincích neví a necítí se v ohrožení. A za čtvrté může mít predátor v prostředí s rostoucí turbiditou a klesající viditelností potřebu co nejlépe prohledat okolí. Všechny zmíněné důvody vedou k tomu, že se predátor více pohybuje a tím se zvyšuje pravděpodobnost, že se potká s kořistí, zaútočí na ni a dojde ke konzumaci (Vollset a Bailey 2011). Takto se mění chování predátora ve skupině obecně. Jak se ale chovají jednotliví predátoři v zakalené vodě v závislosti na velikosti jejich těla? Větší jedinci ukazují svou dominanci nejčastěji. Jejich aktivita je výraznější, častěji se dostanou do kontaktu s kořistí a zkonsumují jí více než malí predátoři, kteří nejsou tak dominantní (Vollset a Bailey 2011).

V některých případech nemusí přítomnost dalších jedinců chování ostatních predátorů vůbec ovlivnit, protože zhoršené vidění ve velmi zakalené vodě skoro neumožňuje zjistit jejich přítomnost (Nilsson 2006). To platí hlavně pro predátory spoléhající na zrak.

Výše popsané obecné chování predátorů ve skupině plně potvrdila studie, která se zabývala kombinací více abiotických a biotických faktorů najednou. Zkoumala vliv turbidity, velikosti těla predátora a přítomnosti jedinců stejného druhu predátora na funkční odpověď, krmení a aktivitu u koljušek *Gasterosteus aculeatus* L., 1758, (Vollset a Bailey

2011). Označení jedinci byli pozorováni buď samostatně, nebo v přítomnosti dalších ryb. Turbidita i přítomnost jedinců příslušného druhu měly pozitivní vliv na útočení. Pokud predátor lovil kořist sám, efektivita útočení byla výrazně nižší. Funkční odpověď závisela i na velikosti těla jedince v interakci s množstvím přítomných predátorů. Větší predátoři více útočili v přítomnosti dalších jedinců. Aktivita byla vyšší v zakalené vodě (Vollset a Bailey 2011).

2.1.2. Vliv intenzity světla

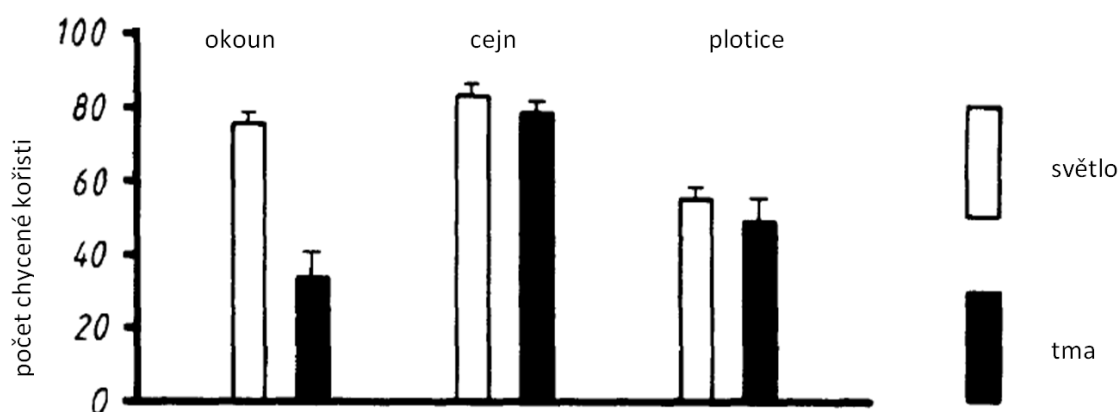
Dalším velmi často zkoumaným faktorem ve vodním prostředí je samotný vliv světla nebo tmy (Diéguez a Gilbert 2003, Koski a Johnson 2002). Viditelnost ve vodě však není často porovnávána s viditelností na souši, protože je zde světlo ztlumeno a rozptýleno (Barret a kol. 1992). Pokusy, které se zabývají zkoumáním vlivu světla na predaci, využívají různé techniky. Nejjednodušší způsob je provádět pokusy ve dne a v noci (Diéguez a Gilbert 2003, Gergs a kol. 2010). Jiné metody využívají umělé osvětlení. Předmětem výzkumů bývá obvykle zjistit, jestli se živočichové krmí v závislosti na světle nebo jsou omezovali cirkadiálním rytmem dne a noci (Diéguez a Gilbert 2003, Gergs a kol. 2010).

Různá intenzita světla ale působí na odlišné živočichy rozdílně. V experimentech se pozoruje vliv světla na predátory, kteří využívají různé mechanismy detekce pro hledání kořisti. Stejně jako u turbidity jsou to především ti predátoři, kteří používají zrak a mechanoreceptory (Diéguez a Gilbert 2003). Mezi faktory, které mohou v závislosti na dostatku nebo nedostatku světla také znatelně ovlivňovat predáčnické chování a které mají vliv na reakční vzdálenost mezi predátorem a kořistí patří i některé vlastnosti kořisti. Jsou to například velikost kořisti (Utne 1997, Diéguez a Gilbert 2003), způsob pohybu, kontrast kořisti s prostředím (Duntley 1943, Utne 1997) nebo barva kořisti (Diehl 1988).

Nejčastěji popisované výsledky jsou takové, že tma nebo nedostatek světla zkracují reakční vzdálenost (Utne 1997), snižují počet setkání predátora a kořisti (Gergs a kol. 2010), snižují pravděpodobnost chycení kořisti (Pangle a Peacor 2009) (Obrázek 2) a tím snižují celkovou konzumaci (Grecay a Targett 1996, Meager a kol. 2005).

Konzumace při malém osvětlení zůstává konstantní bez ohledu na hustotu kořisti a výsledkem je funkční odpověď typu I. Vyšší úroveň světla vyvolává větší konzumaci a následně funkční odpověď typu II. Když se reakční vzdálenost prodlužuje (predátor dokáže detekovat kořist už na větší vzdálenost), funkční odpověď se mění z typu I na typ II (Koski a Johnson 2002). Tato myšlenka byla potvrzena ve studii Koski a Johnson (2002), kde v

pokusu zkoumajícím intenzitu světla, použili jako predátora lososa *Oncorhynchus nerka* (Walbaum, 1792). Ten byl vystaven různým hustotám kořisti perlooček z rodu *Daphnia* ve třech úrovních světla. V pokusu byl zjišťován vliv světla a množství kořisti na predační chování a funkční odpověď predátora. Předpoklad se změnami funkčních odpovědí se potvrdil (Koski a Johnson 2002).

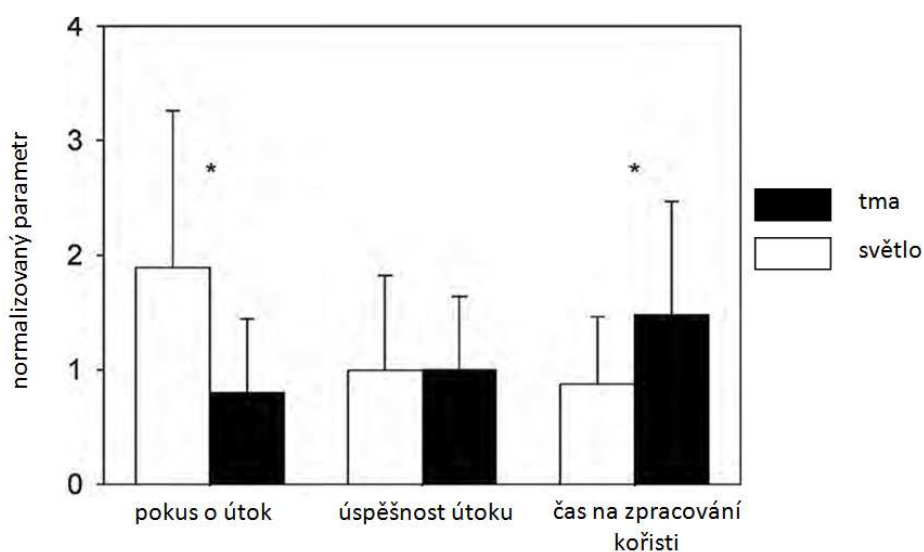


Obrázek 2. Efektivita krmění u ryb okouna říčního *Perca fluviatilis*, cejna velkého *Abramis brama* L., 1758, a plotice obecné *Rutilus rutilus* L., 1758, za denního světla a za tmy. Převzato z práce Diehl (1988).

Na rozdíl od zmíněných ryb mnoho bezobratlých živočichů spoléhá při detekci kořisti na jiný smysl, než je zrak. Například znakoplavka využívá zrak nebo mechanoreceptory v závislosti na velikosti kořisti. Mechanoreceptory zaznamenávají rušení ve vodě a poskytují přesné informace, které umožňují znakoplavkám například rozlišit, jestli se poblíž vyskytuje kořist nebo zda se blíží predátor. Tato informace jí dává následně šanci změnit chování ve svůj prospěch (Reichholf-Riehm a kol. 1997). Malá kořist ve vodě nevykazuje znatelné rušení, které by byla znakoplavka schopná lokalizovat pomocí mechanoreceptorů, a proto je pro ni výhodnější použít pro detekci zrak. U větší kořisti naopak využívá převážně mechanoreceptory (Diéguez a Gilbert 2003). Pokud predátor kořist zaznamená, nízká intenzita světla už nemá výrazný vliv na úspěšnost útoku, ale může být mírně prodloužen čas na zpracování kořisti (Gergs a kol. 2010) (Obrázek 3).

Další studie zkoumala právě vliv intenzity světla na znakoplavku *Buena macrotibialis* Hungerford, 1924, (Diéguez a Gilbert 2003). Nejčastější potravou znakoplavek je především zooplankton. Predátorovi byla nabízena kořist nejmenší (vířníci *Brachionus calyciflorus* Pallas, 1766), střední (buchanky rodu *Tropocyclops* Kiefer, 1927) a největší

(perloočka *Daphnia pulex* Leydig, 1860) velikosti. Největší kořist byla lovena ve všech úrovních světla, zatímco střední a menší kořist pouze při dostatečném osvětlení. Důvodem bylo, že při nedostatku světla znakoplavka nedokázala malou kořist najít ani pomocí zraku ani pomocí mechanoreceptorů. Existuje tedy určitá intenzita světla, kdy už znakoplavky nejsou schopné kořist lokalizovat. Způsob konzumace znakoplavek se neměnil při nočních pokusech při zapnutém světle. To ukazuje, že predace je ovlivněna světelnými podmínkami a ne endogenním rytmem dne a noci (Diéguez a Gilbert 2003).



Obrázek 3. Vliv světelné intenzity na vybrané složky predace měřené za světla a za tmy pro znakoplavku *Notonecta maculata* Fabricius, 1794, lovcí perloočky rodu *Daphnia*. Sloupce ukazují průměrnou hodnotu a úsečky směrodatnou odchylku parametru. Složky predace významně ovlivněné světlem/tmou jsou označeny hvězdičkou. Převzato z práce Gergs a kol. (2010).

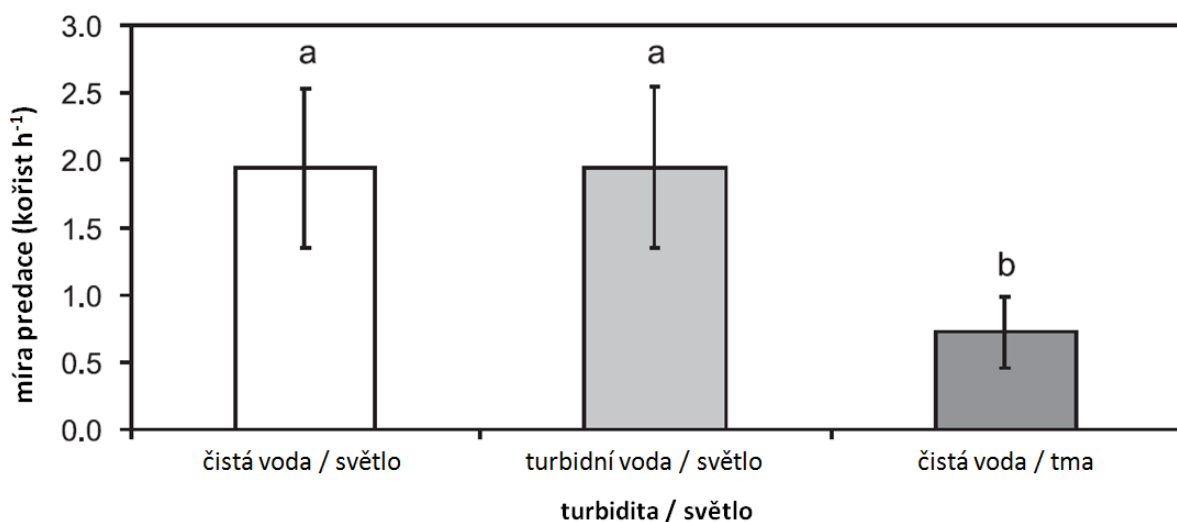
2.1.3. Turbidita a intenzita světla

Často zkoumaným jevem je změna chování při různých kombinacích turbidity a světelné intenzity nebo to, zda jsou pokusy prováděny ve dne nebo v noci (Gergs a kol. 2010).

Pokud se predátor vyskytuje ve středně zakalené vodě, ale má dostatek světla, nemusí ho mírná turbidita vůbec ovlivnit. Pokud je ale turbidita příliš vysoká, nezáleží už na tom, zda je světlo nebo tma a schopnost lovu je omezena a to především u těch predátorů, kteří spoléhají na zrak. V podmínkách zhoršených turbiditou vody a nedostatkem světla se snižuje počet příležitostí, kdy je predátorovi umožněno vidět a chytit kořist (De Robertis a kol.

2003). Pokud je úplná tma, predace je nejnižší (Obrázek 4). Pokud nedojde v prostředí s vysokou turbiditou a nízkou intenzitou světla ke snížení konzumace, poukazuje to na fakt, že u predátora nebo u kořisti vznikají faktory, které kompenzují zhoršené zrakové schopnosti. Může to být například rostoucí aktivita predátora nebo se může snižovat antipredační chování kořisti a ta se stává snadnějším úlovkem (Granqvist a Mattila 2004).

Někteří predátoři mohou mít zrak velmi dobře vyvinutý a jejich práh viditelnosti může být překročen až v pokusech s úplnou tmou. Tato hypotéza se potvrdila ve studii, která si vybrala jako modelové organismy okouny *Perca fluviatilis*. Jako kořist posloužili korýši *Neomysis integer* (Leach, 1814). Byly testovány čtyři úrovně turbidity a tři úrovně světelné intenzity (Granqvist a Mattila 2004). Některé studie ukazují, že okouni snižují rychlost pohybu a méně útočí s klesající viditelností (Bergman 1988). Avšak v této studii byli predátoři schopni efektivně útočit i ve vysoké hladině turbidity při nízké světelné intenzitě (Granqvist a Mattila 2004).



Obrázek 4. Vliv turbidity a intenzity světla na predaci tresky obecné *Gadus morhua* L., 1758, lovící kořist vidlonožce *Praunus neglectus* (Sars, 1869). Sloupce ukazují průměrnou míru predace a úsečky konfidenční intervaly. Převzato z práce Meager a kol. (2005).

Intenzita světla v kombinaci s turbiditou může mít různý vliv na rozdílné predátory nejen podle toho, jak detekují kořist (jaký využívají smyslový orgán), ale také podle toho, jakou potravou se živí. Ve výše zmíněné studii De Robertis (2003) (viz Kapitola 2.1.1.) byla konzumace planktonožravého lososa a tresky mírně snížena při zvýšené turbiditě vody. Míra konzumace u piscivorní chmurnatky tmavé byla ale snížena mnohem více. Turbidita v kombinaci s nedostatkem osvětlení se tedy pro piscivorní predátory stává velmi omezující.

Počet útoků a konzumace piscivorním predátorem klesá, protože za normálních okolností spoléhá na svůj zrak a je turbiditou omezen při jakémkoliv osvětlení. Za optimálních viditelnostních podmínek dokáže detekovat kořist na vzdálenost metrů, při nedostatku světla se reakční vzdálenost výrazně zkracuje (De Robertis a kol. 2003).

Jiné výzkumy mohou naopak sledovat vliv kombinace turbidní vody a různého osvětlení na predaci blízce příbuzných predátorů. Tímto problémem se zabývala studie, která zkoumala dva různé druhy lososů, *Oncorhynchus gorbuscha* a *Oncorhynchus keta* (Moss a Beauchamp 2007). Jako kořist posloužily buchanky rodu *Tisbi* (Lilljeborg, 1853) a koryšiči *Mysidopsis bahia* (Sars, 1864) použité v různých hustotách v jednotlivých pokusech (Moss a Beauchamp 2007). Nejvyšší konzumace byla u obou druhů pozorována při dostatečných světelných a viditelnostních podmínkách. To ukazuje, že na blízce příbuzné druhy živočichů s podobným způsobem získávání potravy mají tyto dva abiotické faktory stejný vliv (Moss a Beauchamp 2007).

2.1.4. Vliv heterogenity prostředí

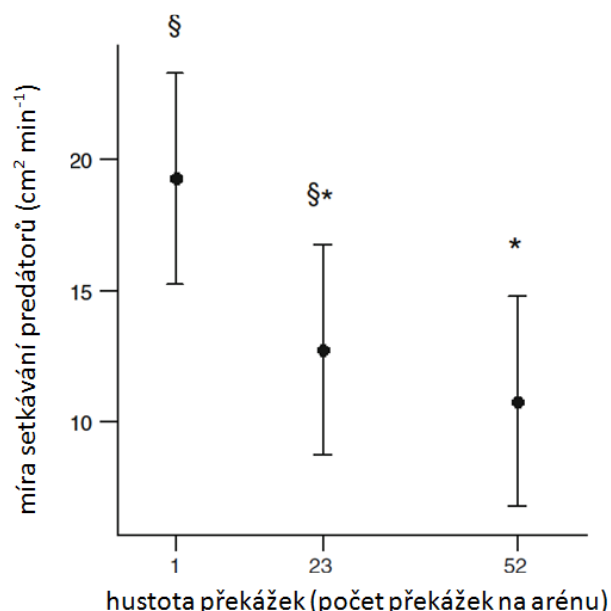
Důležitým faktorem, který výrazně ovlivňuje chování predátora a kořisti je heterogenita neboli složitost prostředí. Ve vodních ekosystémech je heterogenita prostředí tvořena především vegetací (makrofyty). V laboratorních podmínkách lze různou mírou heterogenity vytvořit více způsobů. Nejčastější metodou je vložení překážek do experimentální nádoby (Hauzy a kol. 2010).

Překážky se mohou stát vhodnými úkryty pro kořist. Většina studií ukazuje, že rostoucí složitost prostředí (množství překážek) prodlužuje dobu potřebnou na nalezení kořisti, a tak snižuje pravděpodobnost setkání predátora a kořisti (Obrázek 5), čímž klesá celková konzumace (Crowder a Cooper 1979). Čas na zpracování kořisti není překážkami přímo ovlivněn. Nicméně některé studie ukázaly, že vztah mezi predáčním chováním a složitostí prostředí může být dán kombinací predátora a kořisti zvolených pro pokus (Winfield 1986).

Na druhou stranu překážky mohou být výhodné pro živočichy, kteří loví tak, že na kořist číhají a při vhodné příležitosti zaútočí. Takové chování je typické pro mnoho druhů ryb (Skov a kol. 2002). Predátoři využívající tuto strategii lovu jsou ve volné přírodě úzce spjati s prostředím s hustou vegetací. Zejména v prvních letech života jsou závislí na vegetaci a složitějším prostředí. Jedním z číhajících a vyčkávajících predátorů je například štika *Esox lucius* L., 1758. Složitost prostředí hraje při její predaci důležitou roli

(Skov a kol. 2002). Štíky dobře loví kořist i v noci, protože mají dobře vyvinutý zrak a postranní čáru. Proto by světelná intenzita ani špatná průhlednost vody neměly ovlivnit jejich konzumaci (Volkova 1973).

U živočichů spoléhajících na svůj zrak je často zkoumaným faktorem kombinace nedostatku světla a složitosti prostředí (Skov a kol. 2002). Právě štika *E. lucius* byla použita v pokusu, který se zabývá dvěma zmíněnými faktory nejednou a dokazuje, že výše popsané tvrzení o predační strategii štiky platí (Skov a kol. 2002). Predátor byl vystaven různým úrovním průhlednosti vody (čistá a s chlorofylem), dvěma světelným intenzitám (den a noc), heterogennímu prostředí a prostředí bez překážek a prostředí, kde byla nebo nebyla přítomna kořist. Cílem studie bylo objasnit roli složitosti prostředí na vzájemné působení mezi predátorem a kořistí. Štika se chovala podle očekávání.



Obrázek 5. Vliv hustoty překážek na četnost setkávání mezi roztoči *Pergamasus crassipes* L., 1758, a chvostoskoky *Folsomia candida* (Willem, 1902). Graf ukazuje průměrnou hodnotu a konfidenční intervaly míry setkávání. Různé symboly označují signifikantně odlišné hodnoty. Převzato z práce Hauzy a kol. (2010).

Pokusy zabývající se složitostí prostředí také někdy kombinují heterogenitu s různě dlouhými časy poskytnutými na hledání kořisti (Reiss a Schmid-Araya 2011). Výsledky se mohou lišit podle délky experimentu. Například během krátkého času nemusí mít predátor nebo kořist dostatečně dlouhou dobu na to, aby se projevilo jejich chování (Reiss a Schmid-Araya 2011).

2.1.5. Přehled vybraných experimentů

Následující tabulka zobrazuje některé experimenty použité v literární rešerši týkající se vlivu biotických a abiotických faktorů na predanční chování různých živočichů. Tabulka obsahuje citaci zkoumané studie, predátory a kořist použité v experimentu, zkoumané biotické a abiotické faktory, typ studie (jak byl pokus prováděn) a hlavní zjištění o chování zkoumaných živočichů. Typ přístupu: P = populační přístup, B = behaviorální přístup. Faktory: - = faktor nebyl zkoumán, h = heterogenita prostředí, d = délka pokusu, s/t = světlo/tma, T = turbidita, hK = hustota kořisti, vK = velikost těla kořisti, vP = velikost těla predátora, pK = přítomnost kořisti, pP = přítomnost jedinců stejného druhu predátora.

Tabulka 1. Vliv biotických a abiotických faktorů na predanční chování živočichů.

studie	typ	predátor	kořist	abiotický faktor	biotický faktor	hlavní zjištění
Reiss a Schmid-Araya (2011)	B	buchanky <i>Eucyclops serrulatus</i>	nálevníci rodu <i>Paramecium</i>	h, d	-	složitost prostředí snižuje konzumaci, krátká doba zvyšuje konzumaci v prostředí s méně překážkami, dlouhá doba zvyšuje konzumaci v prostředí s více překážkami
Gergs a kol. (2010)	B+P	znakoplavky <i>Notonecta maculata</i>	perloočky <i>Daphnia magna</i>	s/t	-	tma snižuje konzumaci predátora, zkracuje reakční vzdálenost, prodlužuje čas na zpracování kořist a snižuje počet setkání a útoků
Pangle a Peacor (2009)	B	korýši <i>Bythotrephes longimanus</i>	perloočky <i>Daphnia mendotae</i>	s/t	-	světlo zvyšuje konzumaci predátora, tma snižuje konzumaci predátora
Wellington a kol. (2010)	B	okoun <i>Perca flavescens</i> (larvální a juvenilní stádia)	nezmiňují	s/t, T	hK	vyšší hustota kořisti zvyšuje konzumaci, fytoplanktonní T snižuje konzumaci, větší částice zvyšují predaci juvenilů, T a nízká intenzita světla snižují konzumaci predátora
Johnston a Wildish (1982)	B	sleď <i>Clupea harengus harengus</i>	žábronožky <i>Artemia</i>	s/t, T	-	T a nedostatek světla snižují konzumaci predátora

Tabulka 1. Pokračování z předchozí strany.

studie	typ	predátor	kořist	abiotický faktor	biotický faktor	hlavní zjištění
Nilsson a kol. (2009)	B	štika <i>Esox lucius</i>	plotice <i>Rutilus rutilus</i>	T	pP	T neovlivňuje konzumaci ve skupinách, T zvyšuje konzumaci samostatných predátorů
Moss a Beauchamp (2006)	B+P	losos <i>Oncorhynchus gorbuscha</i> , losos <i>Oncorhynchus keta</i>	buchanky <i>Tisbi</i> sp., koryši <i>Mysidopsis bahia</i>	s/t, T	-	T a tma neovlivňují konzumaci <i>Oncorhynchus keta</i> , ale snižují konzumaci <i>Oncorhynchus gorbuscha</i>
Ljunggren a Sandström (2006)	P	okoun <i>Perca fluviatilis</i> , candát <i>Sander lucioperca</i>	koryši <i>Neomysis integer</i>	s/t, T	-	T snižuje počet útoků a konzumaci okouna v noci i ve dne, T snižuje konzumaci candáta v noci, T zvyšuje konzumaci candáta ve dne
Granqvist a Mattila (2004)	B	okoun <i>Perca fluviatilis</i>	koryši <i>Neomysis integer</i>	s/t, T	-	úplná tma snižuje konzumaci predátora, mírná T neovlivňuje konzumaci predátora
Greay a Targett (1996)	P	smuha <i>Cynoscion regalis</i>	koryši <i>Mysidopsis bahia</i>	s/t, T	hK	T neovlivňuje konzumaci predátora, tma snižuje konzumaci predátora, hustota kořisti výrazně neovlivňuje konzumaci predátora
De Robertis a kol. (2003)	B	losos <i>Oncorhynchus keta</i> , treska <i>Theragra chalcogramma</i> , chmurnatka <i>Anoplopoma fimbria</i>	žábřonožky <i>Artemia</i>	s/t, T	-	T snižuje úspěch útoku u <i>A. fimbria</i> , T mírně snižuje konzumaci lososů a tresek, nedostatek světla mírně snižuje konzumaci lososů a tresek
Vollset a Bailey (2011)	B	koljušky <i>Gasterosteus aculeatus</i>	žábřonožky <i>Artemia</i>	T	hK, vP, pP	větší jedinci více útočí, T zvyšuje aktivitu a počet útoků, přítomnost dalších jedinců predátora zvyšuje útok, vyšší hustota kořisti nemění aktivitu
Diehl (1988)	B	okoun <i>Perca flavescens</i> , cejn <i>Abramis brama</i> , plotice <i>Rutilus rutilus</i>	<i>Chara tomentosa</i> , <i>Chironomus anthracinus</i>	T, h	-	složitost prostředí snižuje počet útoků, okoun loví ve složitém prostředí nejlépe, plotice a cejn loví v zakalené vodě nejlépe

Tabulka 1. Pokračování z předchozí strany.

studie	typ	predátor	kořist	abiotický faktor	biotický faktor	hlavní zjištění
Diéguez a Gilbert (2003)	B	znakoplavka <i>Buena macrotibialis</i>	vířníci <i>Brachionus calyciflorus</i> , buchanky <i>Tropocyclops extensus</i> , perloočka <i>Daphnia pulex</i>	s/t	vK	při detekci menší kořisti spoléhá predátor na zrak, při detekci větší kořisti spoléhá predátor na mechanoreceptory, ve tmě je konzumaci malé kořisti nižší
Meager a kol. (2005)	B	treska <i>Gadus morhua</i>	korýši <i>Praunus neglectus</i>	s/t, T	-	při použití chemoreceptorů je reakční vzdálenost delší, při použití zraku je reakční vzdálenost kratší, T prodlužuje reakční vzdálenost a čas na zpracování kořisti, tma snižuje konzumaci predátora
Koski a Johnson (2002)	P	losos <i>Oncorhynchus nerka</i>	Perloočky rodu <i>Daphnia</i>	s/t	hK	dostatek světla zvyšuje konzumaci, nedostatek světla prodlužuje reakční vzdálenost a čas na hledání kořisti, vysoká hustota kořisti zvyšuje konzumaci
Skov a kol. (2002)	B	štika <i>Esox lucius</i>	nezmiňují	s/t, T, h	pK	v čisté vodě predátoři preferují složitě prostředí, ve vodě s chlorofylem preferují otevřenou vodu, preferují složitě prostředí bez ohledu na přítomnost kořisti, tma zvyšuje preferenci pro jednoduché prostředí
Abrahams a Kattenfeld (1997)	B	okoun <i>Perca flavescens</i>	střevle <i>Pimephales promelas</i>	T	-	T snižuje konzumaci predátora, kořist se vyhýbá místům, kde hrozí nebezpečí predace
Hauzy a kol. (2010)	P	rozoč <i>Pergamasus crassipes</i> , chvostokok <i>Folsomia candida</i>	nezmiňují	h	-	s rostoucí hustotou překážek se snižuje frekvence setkávání mezi predátory

2.2. Funkční odpověď

Funkční odpověď popisuje vztah mezi rychlostí konzumace predátora a hustotou kořisti, která je pro tuto závislost velmi významná. Tato závislost měří okamžitou hodnotu funkční odpovědi nebo její dlouhodobou hodnotu za předpokladu, že predátor nemá významný vliv na velikost populace kořisti. Při dlouhodobém pozorování může docházet k efektu snížení hustoty populace. V experimentech lze konstantního množství kořisti docílit jejím postupným doplňováním (nahrazováním kořisti, která byla sežraná, uhynula nebo utekla), případně lze provést korekci výsledků tak, aby bylo postupné vyčerpání kořisti zohledněno. Čím více kořisti je k dispozici, tím více ji predátor za jednotku času dokáže zkonzumovat (Holling 1959 v Begon a kol. 1997). Holling rozdělil funkční odpovědi na tři základní typy (Begon a kol. 1997) označované obvykle pořadovým číslem.

2.2.1. Funkční odpověď typu I

Funkční odpověď typu I nastává, pokud je predátor schopný přijmout další potravu, zatímco konzumuje a tráví potravu předešlou. Předpokládá se tedy, že doba potřebná na zpracování kořisti je zanedbatelná (nulová) a neomezuje predátora v hledání nové kořisti. Funkční odpověď typu I se dá považovat za nejjednodušší ze všech tří typů (Begon a kol. 1997). Typickými představiteli vykazujícími funkční odpověď typu I jsou perloočky, které se živí jako filtrátoři a jejich čas na zpracování kořisti je nulový (Begon a kol. 1997). Za daných předpokladů je rychlost konzumace predátora přímo úměrná rostoucí hustotě (Obrázek 8).

Někdy se navíc předpokládá, že nad určitou kritickou hustotou kořisti se množství sežrané kořisti zastaví a zůstává konstantní bez ohledu na množství dostupné kořisti (Case 2000):

$$B_I(V) = \begin{cases} aV & \text{pro } V < V^* \\ aV^* & \text{pro } V \geq V^* \end{cases}, \quad (1)$$

kde V je celková hustota kořisti, $B_I(V)$ počet chycené kořisti, a rychlost útoku (efektivita hledání) a V^* hustota kořisti, při které se mění lineární průběh křivky na konstantní. V Příloze 1 uvádím pouze analýzu základního tvaru bez zahrnutí kritické hustoty.

2.2.2. Funkční odpověď typu II

Funkční odpověď typu II nastává nejčastěji a je typická především pro bezobratlé živočichy. Rychlost konzumace predátora zpočátku roste, potom se růst konzumace postupně zpomaluje a blíží se maximální hodnotě (Solomon 1949). Typ II nastává, pokud predátor tráví určitý čas hledáním a zpracováním kořisti (Holling 1959 v Begon a kol. 1997) a schopnost predátora zpracovat kořist je omezená. Klasický Hollingův model funkční odpovědi typu II je popisován tzv. Hollingovou kotoučovou rovnicí (2) (Case 2000):

$$B_{II}(V) = \frac{aV}{1+aT_hV} , \quad (2)$$

kde $B_{II}(V)$ je počet chycené kořisti, a rychlost útoku (efektivita hledání) predátora, V celková hustota kořisti a T_h čas na zpracování kořisti.

Čas na zpracování kořisti zahrnuje pronásledování, podmanění, konzumaci kořisti (spolknutí, trávení) a čas potřebný na přípravu k hledání další kořisti. Pokud je kořist přítomna v dostatečném množství, predátor nemá velké problémy ji najít a chytit. Pokud je ale kořisti málo, trvá delší dobu, než ji predátor najde. Čas na zpracování je ale pořád stejný bez ohledu na hustotu kořisti. Ve vysokých hustotách kořisti tedy predátor tráví v podstatě veškerý svůj čas zpracováním kořisti (Begon a kol. 1997). Funkční odpověď se blíží maximální hodnotě, ale už výrazně neroste (Obrázek 9). Tato hodnota je daná maximálním součtem doby, kterou predátor zpracovává kořist ve vztahu k celkovému času, který má predátor k dispozici (Holling 1959 v Begon a kol. 1997). Příjem potravy je u většiny organismů omezen kapacitou zažívacího ústrojí a rychlostí, jakou se v něm uvolňuje místo pro další potravu.

2.2.3. Funkční odpověď typu III

Funkční odpověď typu III je ve vysoké hustotě kořisti stejná jako funkční odpověď typu II v tom ohledu, že dojde k postupnému nasycení predátora. Při nízké hustotě kořisti se ve funkční odpovědi typu III objevuje zrychlení, kdy vzniká strmější růst konzumace díky nárůstu množství kořisti (Begon a kol. 1997). Typ III nastává, když se s rostoucí hustotou kořisti predátor stává zkušenějším a buď se zvyšuje jeho efektivita hledání kořisti, nebo se zkracuje doba jejího zpracování (Holling 1959 v Begon a kol. 1997). Předpokládá se tedy, že

rychlost útoku je závislá na hustotě kořisti. Čím větší je hustota kořisti, tím se stává predátor výkonnějším a konzumace roste:

$$B_{III}(V) = \frac{aV^2}{1+aT_hV^2}, \quad (3)$$

$B_{III}(V)$ je počet chycené kořisti, a rychlost útoku (efektivita hledání), V celková hustota kořisti a T_h čas na zpracování kořisti.

U funkční odpovědi typu III má křivka tzv. sigmoidní neboli esovitý tvar (Obrázek 13). Pro typ II a III funkční odpovědi platí, že predátor chytí nejvíce kořisti ve vysoké hustotě kořisti. Z pohledu jednotlivé kořisti ve vysoké hustotě riziko ulovení klesá, protože se snižuje pravděpodobnost, že bude chycen konkrétní jedinec. To platí pro typ II a III funkčních odpovědí. Typ III funkční odpovědi ukazuje zpočátku složitější chování predátora. Pravděpodobnost chycení kořisti nejdříve rychle stoupá a pak postupně klesá (Case 2000). Funkční odpovědi typu III nejčastěji vykazují obratlovci.

2.2.4. Křivky funkčních odpovědí

Tvar křivky funkční odpovědi libovolného typu se může měnit vlivem biotických a abiotických faktorů. Velký vliv na průběh křivek může mít například měnící se hustota kořisti, rychlost zpracování kořisti nebo efektivita útočení predátora. Jak se mění křivky funkčních odpovědí, pokud jsou ovlivněny nějakým z těchto faktorů, uvádím v Příloze 1.

2.2.5. Význam funkční odpovědi

Funkční odpovědi mají vliv na populační dynamiku. Jestliže se růst rychlosti konzumace s rostoucí hustotou zpomaluje (typ I, typ II a typ III ve vysokých hustotách), potom bude kořist v nižších hustotách více ohrožena než kořist ve vyšších hustotách. To často vede k nestabilní populační dynamice systémů predátor-kořist. Jestliže rychlost konzumace kořisti roste s její hustotou (typ III v nízkých hustotách), potom je kořist více ohrožena v nižších hustotách a dynamika je stabilní (Begon a kol. 1997).

2.2.6. Metody odhadování funkční odpovědi

Metody odhadování funkční odpovědi se dělí na dva základní přístupy, které se obvykle nazývají behaviorální přístup a populační přístup (Hauzy a kol. 2010).

Behaviorální přístup

Tento přístup v pokusu měří přímo klíčové parametry chování predátora zahrnuté ve funkční odpovědi. Patří sem například rychlost útoku, čas na zpracování kořisti nebo parametry vznikající interferencí mezi predátory, pokud je jich v pokusu více. Predátoři se mohou setkat a ovlivňovat se a to může prodloužit dobu potřebnou na hledání kořisti.

Pokusy se provádí tak, aby bylo možné změřit hledaný parametr přímým pozorováním nebo na základě jednoduchého výpočtu. Příkladem výpočtu může být měření času na zpracování kořisti tak, že se predátorovi nabídne kořist, aby jí měl neustále k dispozici v dostatečném množství, a množství sežrané kořisti je pak limitováno pouze jeho schopností kořist zpracovat a strávit. Lze také sledovat, jak jednotlivé parametry závisí na okolním prostředí. Příklady uplatnění behaviorálního přístupu ve vyhodnocení experimentů představují např. tyto práce: Nilsson a kol. (2009), Diehl (1988), Abrahams a Kattenfeld (1997) a další (Tabulka 1).

Populační přístup

V rámci populačního přístupu se sleduje pouze množství chycené a zkonsumované kořisti během každého pokusu a hodnoty parametrů funkční odpovědi se určují nepřímo tak, že naměřené hodnoty jsou proloženy křivkou funkční odpovědi a pomocí statistických metod (metoda nejmenších čtverců apod.) hledáme nejlepší hodnoty parametrů daného typu funkční odpovědi, případně se snažíme rozlišit mezi jednotlivými typy funkční odpovědi. Zda jde o funkční odpověď typu II nebo III lze zjišťovat z analýzy vztahu mezi poměrem chycené kořisti a počtem celkové dostupné kořisti.

Z výsledného tvaru funkční odpovědi lze stanovit nejen rychlost útočení, ale i jaký je čas na zpracování kořisti, který zahrnuje konzumaci a trávení kořisti. Lze také určit vliv zkoumaného abiotického faktoru (hustoty překážek, turbidity apod.) na funkční odpověď, např. zda bude mít vyšší hustota překážek negativní vliv na útočení. Příklady uplatnění populačního přístupu ve vyhodnocení experimentů představují např. tyto práce: Greçay a

Targett (1996), Koski a Johnson (2002), Hauzy a kol. (2010) a další (Tabulka 1). V mé práci jsem prováděla pokusy s použitím populačního přístupu v různých koncentracích turbidity.

3. Materiál a metody

Laboratorními pokusy na vybraných druzích dravého vodního hmyzu jsem v návaznosti na hlavní témata vytyčená v rámci literární rešerše zjišťovala, jakou roli hraje vliv zvýšené turbidity vody v predáčním chování těchto predátorů.

3.1. Modelové organismy

Jako predátoři byly vybráni dva zástupci dravého vodního hmyzu s odlišnými strategiemi lovu, znakoplavka *Notonecta glauca* L., 1758, (larvy posledního, 5. instaru) a vážky rodu *Sympetrum* Newman, 1833, (larvy posledního instaru).

Znakoplavky rodu *Notonecta* jsou dravé vodní ploštice rozšířené téměř po celé Evropě a vyskytují se také v severní Africe. Žijí ve stojatých vodách s vegetací, nejčastěji v menších rybnících, tůních nebo nádržích. Znakoplavky plavou břichem vzhůru. Břišní část těla je plochá a tmavá. Hřbet je naopak světlý a kýlovitě vyklenutý a to jim poskytuje maskování před rybami. Plavou pomocí zadních nohou. Z vajíček se líhnou larvy, které dospívají po pěti svlékáních. Mladé znakoplavky se objevují od června a poté přezimují už ve stádiu dospělce. Potravou znakoplavek je nejčastěji drobný hmyz, který se pohybuje ve vodě nebo na hladině. Mají dobře vyvinuté mechanoreceptory, kterými zaznamenávají chvění vody a tak případnou kořist nebo predátora (Reichholf-Riehm a kol. 1997).

Vážky (Odonata) představují řád velkého okřídleného hmyzu. Je známo téměř 5000 druhů vážek (Zahradník a Severa 2004), které jsou nejvíce rozšířené v tropech kolem vodních ploch (Obenberger 1958). Vyskytují se ve všech regionech ČR, ale přednost dávají nižším polohám. Larvy se vyvíjí ve vodě, zatímco dospělé vážky žijí na suchu (Askew 2004). Dospělci se pohybují pomocí křídel a nohy slouží pouze k uchycení se na vegetaci nebo k lovu (Obenberger 1958). Larvy plavou a k pohybu používají silné, delší nohy (Zelený a Hanel 2000). Dospělci i larvy mají dobře vyvinutý zrak (Obenberger 1958) a jsou výhradně draví (Hanzák a kol. 1979). Nejčastější potravou vážek jsou larvy jiného vodního hmyzu. Larvy rodu *Sympetrum* se při lovu na rozdíl např. od rodu *Libellula* zřejmě orientují téměř výhradně zrakem, neboť mají mnohem větší oči a mnohem méně dlouhých set na povrchu těla, které mohou sloužit jako mechanoreceptory (Rebora a kol. 2004).

Kořistí pro obě skupiny predátorů byly perloočky (Cladocera). Perloočky jsou drobní vodní koryši ze třídy lupenonožců. Nejznámější jsou hrotnatky rodu *Daphnia*, které byly použity v pokusu. Tělo, které je kryto dvouchlopňovým krunýřem, nese 4-6 párů drobných hrudních nožek sloužících k filtraci vody pro získání potravy. Smyslovým a pohybovým orgánem jsou nápadná tykadla. Na hlavě mají jedno složené oko. Perloočky se přes den ukrývají v hlubší vodě a za potravou k hladině se vydávají v noci. Tuto taktiku uplatňují jen ve vodě, kde cítí ryby, zatímco za nepřítomnosti ryb se i ve dne zdržují u hladiny a žerou fytoplankton. Perloočky rodu *Daphnia* žijící ve vodě, ve které jsou chemické stopy způsobené přítomností ryb, dospívají při menší velikosti a produkují velký počet menších mláďat. Perloočky také mohou vybavit své potomky mechanismy (např. ostny na hlavě či krunýři, zvětšení hlavového štítu apod.), které je ochrání před predátorem. Pro sebe ale už žádné mechanismy vytvořit nestihnou.

3.2. Sběrání a uchování živočichů před pokusem

Perloočky byly nasbírané na Vrbenských rybnících v Českých Budějovicích a poté přemístěny do klimaboxu na Entomologickém ústavu BC AV ČR v Českých Budějovicích. Perloočky byly přecezeny před síto s velikostí ok 1,4 mm a velcí jedinci, kteří se zachytili na sítu, byli použiti v pokusu. V pokusu bylo zahrnuto šest hladin početnosti kořisti (2, 4, 8, 16, 32 a 64 jedinců).

Larvy vážek rodu *Sympetrum* byly nasbírané pomocí cedníku v lučních periodických tůních na jihovýchodním okraji rybníka Černiše v Českých Budějovicích a v pískovných v Suchdole nad Lužnicí na Třeboňsku a přemístěny do klimaboxu se stálým prostředím (teplota $20\pm 1^\circ\text{C}$ a fotoperioda 18 hodin světlo/6 hodin tma). V klimaboxu byl každý jedinec umístěn samostatně do chovné nádoby (bílého kelímku o objemu 75 ml) přibližně do tří čtvrtin naplněné vodou. Jedinci takto strávili 2–3 dny, než se aklimatizovali a mohli být použiti v pokusu. Během této doby byli krmeni perloočkami, tedy stejnou potravou, jaká byla použita v pokusu. Do pokusu byli vybráni jen ti jedinci, kteří prokazatelně žrali (přítomnost vývržků). Jedinci, kteří se čerstvě svlékli do dalšího instaru, byli další 2–3 dny krmeni a až potom byli použiti v pokusu, přičemž 24 hodin před pokusem se dali hladovět.

Larvy 5. instaru znakoplavek *Notonecta glauca* byly nasbírané ve Váčkovém rybníce u Dolní Stropnice. Způsob sběru larev v terénu, přemístění do klimaboxu a následné zacházení probíhalo stejně jako u larev vážek.

3.3. Experiment

Turbidita byla vytvořena pomocí jílu rozpuštěného ve vodě. Jíl byl nasbírán v pískovně Cep I. u Suchdola nad Lužnicí. Po uschnutí byl prosetý přes sítko o velikosti ok 0,25 mm, čímž vznikl jemný prášek. V pokusu byla použita čistá voda (hladina turbidity 0) a dvě úrovně zakalení vody (nízká a vysoká hladina turbidity). V pokusu byla použita odstátá vodovodní voda. Hladina turbidity 1 (nízká) byla vytvořena rozmícháním 0,5 g jílu v 1,5 l vody. Hladina turbidity 2 (vysoká) byla vytvořena rozmícháním 4 g jílu v 1,5 l vody. Jíl byl ve vodě důkladně promíchán, aby se úplně rozpustil.

Před pokusem se náhodně přiřadily hladiny početnosti kořisti (2, 4, 8, 16, 32, 64) k jednotlivým hladinám turbidity (0, 1, 2). Vzniklo tak 18 různých kombinací. Každý pokus byl opakován osmkrát. Bylo tedy provedeno 144 pokusů s larvami znakoplavek a 144 pokusů s larvami vážek. Navíc bylo provedeno několik pokusů bez přítomnosti predátora, aby se zjistila případná mortalita perlooček v zakalené vodě. Tyto kontrolní pokusy byly provedeny v 1,5l nádobách s obsahem rozmíchaného jílu 1 g nebo 2 g a byly provedeny pro všech šest hladin početnosti kořisti, tj. 12 pokusů. Z předchozích pokusů (J. Klečka, osobní sdělení) jsem věděla, že mortalita perlooček v čisté vodě bude během mých pokusů zanedbatelná, a nebylo ji proto třeba testovat.

3.3.1. Založení pokusu

Pokus probíhal v plastových průsvitných nádobách o rozměrech 15x10x12 cm (délka x šířka x výška) a objemu 1,8 l. Každá nádoba byla ze stran obestavena kartonem, aby dovnitř nepronikalo světlo. Ze shora na nádoby svítlo světlo o intenzitě 1280 luxů (měřeno v úrovni hladiny vody v pokusu digitálním expozimetrem Sekonic Multimaster L-408). Jednotlivé nádoby byly pomocí odměrky naplněné vodou o objemu 1,5 l s hladinou turbidity 0, 1 nebo 2. Dno každé nádoby bylo pokryto slabou vrstvou praného říčního písku (velikost zrněk cca 2–4 mm).

Velké perloočky zachycené na sítko o velikosti ok 1,4 mm jsem pomocí kapátka odpočítala na Petriho misku. Zkontrolovala jsem, jestli jsou všichni jedinci naživu a opatrně je přemístila do pokusné nádoby. Přibližně tři minuty po umístění kořisti jsem do každé nádoby přidala jednoho predátora.

Pokusy byly zakládány vždy dopoledne během světelné fáze denního cyklu v klimaboxu. Koncem června 2011 byly provedeny pokusy s larvami vážek, každý pokus trval 6 hodin. V polovině července 2011 byly provedeny pokusy s larvami znakoplavek, každý pokus trval 1 hodinu. Pokusy s larvami znakoplavek byly kratší, protože predátoři konzumovali potravu velmi rychle a při delší době trvání pokusu by zkonzumovali většinu poskytnuté kořisti.

3.3.2. Ukončení pokusu

Po uplynutí doby trvání pokusu jsem predátory opatrně odebrala z pokusných nádob pomocí sítka a pinzety. Larvy vážek byly usmrceny v etanolu (80 %). Larvy znakoplavek nebyly usmrceny, ale byly následně použity v dalších pokusech. Po odstranění predátorů jsem vodu z každé nádoby opatrně přelila přes jemné sítko s oky 0,5 mm, aby se na něm zachytily zbývající nesežrané perloočky. Každou prázdnou nádobu jsem navíc zkontrolovala, abych zjistila, jestli se některé perloočky nezachytily na stěně nádoby. Případně jsem nádobu ještě propláchla čistou vodou a znovu přelila přes jemné sítko. Potom jsem pomocí kapátka spočítala množství nesežrané živé i mrtvé kořisti. Toto množství jsem zapsala do záznamového archu.

3.4. Testovaná hypotéza

Hlavní hypotéza, kterou jsem se snažila prozkoumat, byla, zda se s rostoucí turbiditou a díky ní zhoršenou viditelností bude prodlužovat čas na hledání kořisti a jestli se bude snižovat počet setkávání mezi predátorem a kořistí. Cílem bylo zjistit, jestli tyto faktory ovlivní míru predace a tvar funkční odpovědi predátora. Pro většinu vodních obratlovců platí, že zhoršené viditelnostní podmínky snižují množství predátorem sežrané kořisti. Otázkou je, zda to takto funguje i pro bezobratlé živočichy, kteří většinou na rozdíl od obratlovců při lovu tolik nespolehají na zrak.

3.5. Zpracování dat

Hodnoty parametrů a (rychlost útoku) a T_h (čas na zpracování kořisti) byly odhadnuty na základě vzorce beroucího v úvahu postupné ubývání kořisti během pokusu (Rall a kol. 2011):

$$N_e = N_0 \left(1 - e^{a_i(N_e T h_i - T)} \right), \quad (4)$$

kde N_e vyjadřuje množství sežrané kořisti, N_0 množství dostupné kořisti na počátku pokusu, i hladinu turbidity a T dobu trvání experimentu v hodinách. Za N_e a N_0 byly dosazeny všechny kombinace hodnot daného množství kořisti z pokusů. Za i byly dosazeny hodnoty úrovní turbidity (0, 1, 2). Tento postup byl proveden pro všechny kombinace predátorů a hladin turbidity.

Hodnoty parametrů byly vypočítány pomocí metody nelineárních nejmenších čtverců („nls“) s užitím balíčku „embook“ v programu R verze 2.15.0 (R Development Core Team 2012).

Grafy v Příloze 1 byly zobrazeny pomocí tabulkového procesoru Microsoft Office Excel podle příslušných rovnic (Příloha 1).

4. Výsledky

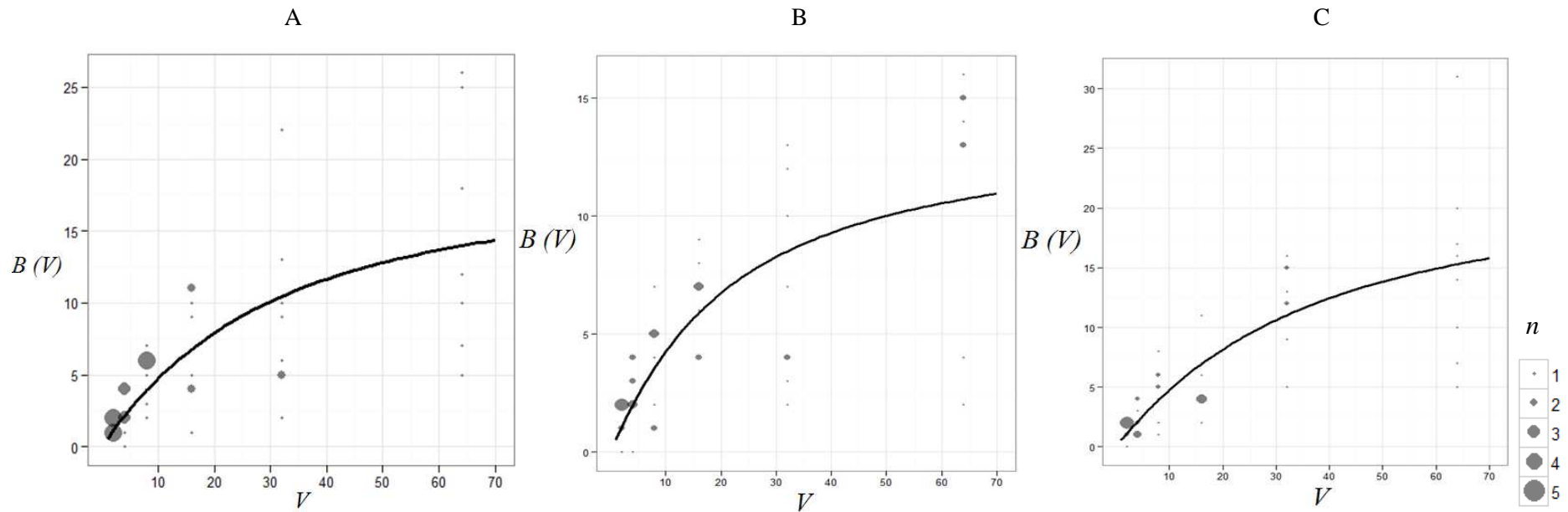
Výsledky ze všech provedených experimentů shrnuje Tabulka 2., ve které jsou zobrazeny odhady hodnot pro rychlost útočení (a) a pro čas, který predátoři strávili zpracováním kořisti (T_h). Tyto dva parametry tvoří nejdůležitější složku při predačním chování živočichů. Výsledky z Tabulky 2 jsou potvrzeny v Obrázku 6 a 7, kde jsou zobrazeny tvary křivek funkčních odpovědí pro testované predátory ve všech hladinách turbidity.

Tabulka 2. Přehled hodnot parametrů a (rychlost útoku) a T_h (čas na zpracování kořisti) pro funkční odpovědi obou testovaných predátorů ve všech hladinách turbidity. Hladiny turbidity: 0 = nulová turbidita (čistá voda), 1 = nízká turbidita (0,5 g jílu v 1,5 l vody), 2 = vysoká turbidita (4 g jílu v 1,5 l vody). Hodnoty parametrů: odhad = hodnota parametru odhadnutá pomocí funkce „nls“; min a max = hranice 95%-ho konfidenčního intervalu pro daný odhad.

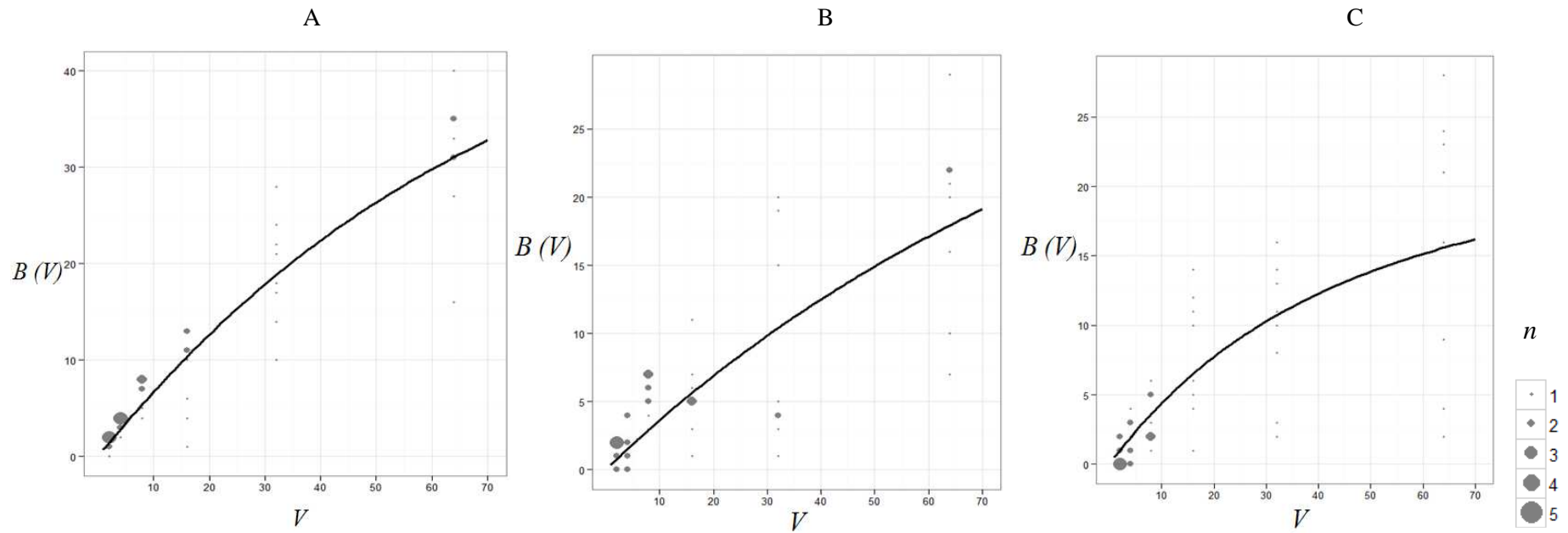
predátor	turbidita	a (h^{-1})			T_h (h)		
		min	odhad	max	min	odhad	max
<i>Notonecta</i>	0	0,227	0,837	1,447	0,0251	0,0505	0,0759
<i>Notonecta</i>	1	0,283	0,793	1,302	0,0455	0,0717	0,0980
<i>Notonecta</i>	2	0,318	0,806	0,294	0,0225	0,0432	0,0639
<i>Sympetrum</i>	0	0,719	1,222	1,726	0,0009	0,0024	0,0039
<i>Sympetrum</i>	1	0,185	0,479	0,772	-0,0018	0,0029	0,0076
<i>Sympetrum</i>	2	0,194	0,691	1,188	0,0019	0,0063	0,0108

Pokusy se znakoplavkou ukázaly, že predační chování a následná konzumace nejsou zvýšenou turbiditou výrazně ovlivněny. *N. glauca* se krmila stejně ve všech hladinách turbidity ve všech hustotách kořisti. Rychlost útočení i čas na zpracování kořisti byly ve všech hladinách turbidity srovnatelné (Tabulka 2). Křivky na Obrázku 6 pro *N. glauca* představují typický model funkční odpovědi typu II. I když je variabilita sežrané kořisti pro jednotlivé hustoty kořisti poměrně velká, křivky mají podobný sklon a ilustrují, že predace probíhala ve všech hladinách turbidity stejně.

Naopak pokusy s larvami vážek ukázaly, že konzumace byla zvýšenou turbiditou negativně ovlivněna. Rychlost útočení byla nejvyšší v čisté vodě, ale ve vodě s nižší a vyšší hladinou turbidity se snižovala. Čas na zpracování kořisti patrně mírně vzrostl ve vyšší turbiditě, ale jedná se nanejvýš o rozdíl cca 10–15 sekund (Tabulka 2). To potvrzuje, že rostoucí turbidita snižuje konzumaci těchto predátorů (Obrázek 7).



Obrázek 6. Zobrazení vlivu turbidity na množství sežrané kořisti u znakoplavky *Notonecta glauca*. V = množství kořisti na začátku experimentu, $B(V)$ = množství sežrané kořisti. Hladiny turbidity: A = čistá voda, B = nízká turbidita, C = vysoká turbidita, n = četnost pozorování daného výsledku.



Obrázek 7. Zobrazení vlivu turbidity na množství sežrané kořisti u larev vážek rodu *Sympetrum*. V = množství kořisti na začátku experimentu, $B(V)$ = množství sežrané kořisti. Hladiny turbidity: A = čistá voda, B = nízká turbidita, C = vysoká turbidita, n = četnost pozorování daného výsledku.

5. Diskuze

Larvy znakoplavek a vážek jsou skupinami vodního hmyzu, které patří v experimentech mezi oblíbené modelové organismy. Například Gergs a kol. (2010) ve své studii zkoumali vliv viditelnosti na prediční chování znakoplavky *Notonecta maculata*. Oproti pokusům popsaným v mé práci se zabývali vlivem světla a tmy. Gergs a kol. (2010) ukázali, že znakoplavky se krmí podle světla a tmy a ne v závislosti na endogenním rytmu dne a noci, tudíž by měla viditelnost hrát hlavní roli v predičním chování v mém i jejich experimentu. I když by se daly považovat tyto dva experimenty za podobné, protože je zkoumán vliv viditelnosti ve vodním sloupci, výsledky jsou velmi odlišné. Rozdíly se ukázaly především v hodnotách nejkoumanějších parametrů, kterými jsou rychlost útoku a čas na zpracování kořisti. Oproti mému výzkumu byly znakoplavky v pokusech Gergs a kol. (2010) negativně ovlivněny ve zhoršených viditelnostních podmínkách a zkonsumovaly v těchto podmínkách až o polovinu méně kořisti než při dostatečném světle. V mém experimentu nebyly znakoplavky *N. glauca* zhoršenými viditelnostními podmínkami ovlivněny. Odhady hodnot pro rychlost útočení a pro čas na zpracování kořisti byly ve všech třech hladinách turbidity velmi podobné. Oproti tomu Gergs a kol. (2010) naměřili hodnoty pro rychlost útoku při dostatečné viditelnosti až 2,4 krát vyšší než ve tmě a čas na zpracování kořisti byl ve tmě přibližně 1,7 krát delší než při světle.

Jedním z důvodů, proč se výsledky liší, může být fakt, že i v nejvyšší hladině turbidity nebyla v mém pokusu dosažena úplná tma. Druhým a pravděpodobnějším důvodem odlišné konzumace znakoplavek může být používání odlišných detekčních mechanismů k zaznamenání kořisti. Setkání predátora s kořistí je založeno na pohybu obou z nich, ale větší aktivitu většinou vykazuje kořist a úkolem predátora je ji detekovat. Znakoplavky *N. maculata* se ve studii Gergs a kol. (2010) chovaly podle modelu, který by odpovídal tomu, že při detekci spoléhaly především na zrak. V takovém případě by se reakční vzdálenost mezi predátorem a kořistí ve zhoršených viditelnostních podmínkách prodloužila a míra útočení a následná konzumace by byla nižší. Naopak znakoplavky *N. glauca* v mém pokusu vykazují výsledky typické pro používání dalších detekčních mechanismů. Znakoplavky používají k detekci zrak, dokud je to pro ně výhodné. Pokud je viditelnost špatná, přejdou na používání mechanoreceptorů, které zaznamenávají vibrace ve vodě. To jaký mechanismus detekce bude použit, závisí také na velikosti kořisti. Malou kořist dokážou znakoplavky detekovat při dostatečné viditelnosti pouze pomocí zraku, protože kořist nevydává silné

turbulence. Pokud je viditelnost výrazně zhoršená nedokážou znakoplavky malou kořist detekovat vůbec (Diéguez a Gilbert 2003).

Dalším důvodem úspěšné predace *N. glauca* mohl být vliv turbidity na pravděpodobnost setkání predátora s kořistí. Frekvence setkávání se vlivem zákalu snižuje a prostředí se může zdát z pohledu kořisti méně nebezpečné (Abrahams a Kattenfeld 1997). Kořist může v tomto prostředí cítit nižší riziko predace (Utne 1997) a snížit své antipredační chování. Například perloočky se mohou volně pohybovat v celém vodním sloupci a ne se zdržovat u dna, jako to běžně dělají (Abrahams a Kattenfeld 1997), a tak se stát snadnější kořistí.

V rámci svých pokusů jsem navíc potvrdila, že znakoplavka *N. glauca* živící se zooplanktonem v homogenním prostředí vykazuje funkční odpověď typu II (Gergs a kol. 2010). Predátoři potřebovali určitý čas na zpracování kořisti, což je typické pro funkční odpověď typu II oproti typu I. Predátoři konzumovali potravu neustále, dokud nedosáhli bodu nasycení, kde se začala konzumace zpomalovat. Není zde však naznačen tvar křivky typu III, tudíž čas na zpracování kořisti byl v rámci jedné hladiny turbidity pořád stejný (nezrychloval se) a ani efektivita hledání se nezdokalovala.

Velký vliv na výsledky z experimentů může mít přirozené prostředí, kde se predátoři vyskytovali. Například znakoplavky jsou zvyklé na zakalenou vodu, takže turbidita jejich chování neomezuje. Naopak larvy vážek rodu *Sympetrum* se vyskytují ve volné přírodě převážně v čisté vodě s vegetací a proto pravděpodobně nemají přizpůsobený mechanismus pro detekci kořisti při špatné viditelnosti.

Druhá skupina vodního hmyzu zkoumaná v této studii - larvy vážek rodu *Sympetrum* - ukázala stejné výsledky jako *N. maculata* ve studii Gergs a kol. (2010). Larvy vážek pravděpodobně také spoléhaly při lovu potravy na zrak. Konzumace byla v pokusech negativně ovlivněna turbiditou, tudíž predátor nebyl schopný v zakalené vodě lokalizovat kořist, neměl k dispozici jiný detekční mechanismus nebo ho nepoužíval.

Nízká konzumace může také poukazovat na vliv dalších vedlejších efektů. Například aktivita predátora nemusí být v souladu s jeho konečnou konzumací. Predátor může být aktivní, ale nakonec je jeho predace nízká, protože útočení v zakalené vodě je neúspěšné (Wellington a kol. 2010).

Kořist dokáže predátorovi často uniknout jen tehdy, pokud predátora detekuje dříve než on ji (Granqvist a Mattila 2004). Perloočky jsou schopné zaznamenat predátora pomocí svých detekčních mechanismů citlivých na chemické podněty (Abrahams a Kattenfeld 1997). Pokud kořist predátora zaznamená, reaguje změnou chování, které přizpůsobí tak, aby

byla co nejméně nápadná. Například v experimentálních nádobách se může kořist přichytit na stěnu a tím se stává méně viditelnou (Abrahams a Kattenfeld 1997). Zvýšená turbidita a zhoršená viditelnost toto chování kořisti ještě podporují. Konzumace predátora pak může být negativně ovlivněna bez ohledu na to, jaký mechanismus detekce kořisti používá. I toto mohla být jedna z příčin, proč se predace u larev vážek rodu *Sympetrum* zhoršila.

Nalezla jsem mnoho studií o predačním chování a funkční odpovědi vodních obratlovců, především ryb. O funkční odpovědi bezobratlých živočichů se naopak nevyskytuje tolik prací. Bezobratlí jsou většinou studováni z jiného hlediska. Mezi nejčastěji zkoumané abiotické faktory u ryb patří již zmíněná turbidita vody a světelná intenzita. Pokud jsou tyto dva faktory v kombinaci, mají významný vliv na živočichy, kteří spoléhají na zrak. Do této skupiny patří většina ryb. Nedostatek světla a zvýšená turbidita u nich zkracují reakční vzdálenost, snižují počet setkání a útoků na kořist a tím snižují celkovou konzumaci predátora. Ryby spoléhající na zrak jsou ve špatných viditelnostních podmínkách většinou negativně ovlivněné a hůře detekují potravu. U larev vážek rodu *Sympetrum* výsledky poukazují na podobné chování. Na bezobratlé živočichy ale mají zhoršené viditelnostní podmínky různý vliv. Ve výhodě jsou predátoři, kteří nespolečají jen na zrak. Nicméně studií, které by zkoumaly bezobratlé v roli predátora z hlediska vlivu abiotických faktorů a funkční odpovědi je poměrně málo. Ryby ale také mají jiné detekční mechanismy než zrak. Nejčastěji jsou to chemoreceptory nebo postraní čára. Dalším abiotickým faktorem je heterogenita prostředí, která má negativní vliv na frekvenci setkávání jak u obratlovců tak u bezobratlých. Mechanoreceptory by zde znakoplavkám nepomohly, protože překážky zastaví vibrace vytvořené pohybem kořisti.

Jedním z nejvýznamnějších biotických faktorů, který ovlivňuje míru predace, je hustota kořisti. Většina obratlovců i bezobratlých vykazuje vyšší míru predace ve vysokých hustotách kořisti. Pokud je setkání s predátorem nevyhnutelné, je vysoká míra predace výhodná i pro kořist, protože se snižuje pravděpodobnost ulovení konkrétního jedince. Dalšími ovlivňujícími biotickými faktory jsou přítomnost dalších predátorů nebo velikost těla predátorů. Velcí jedinci jsou aktivnější a dostanou se častěji do kontaktu s kořistí. Pokud se predátoři pohybují se skupině, většinou vykazují větší aktivitu, než když jsou sami. Možná jde o snahu upevnit si sociální postavení nebo může být aktivita zvýšena kvůli kompetici o potravu. Avšak v mém experimentu byli predátoři v pokusných nádobách pouze s kořistí, takže chování v závislosti na přítomnosti dalších predátorů nelze pozorovat.

Znakoplavky *Notonecta glauca* se chovají jinak než většina zkoumaných ryb, protože ve zhoršených podmínkách viditelnosti spoléhají na mechanoreceptory. Vykazují podobné

chování jako některé druhy lososů a tresek, které se živí zooplanktonem a nespolehají jen na zrak. Naopak larvy vážek rodu *Sympetrum* ukázaly stejné chování jako například okouni, cejni nebo plotice, kteří jsou jedni z mnoha zástupců ryb, které spolehají na zrak.

6. Závěr

V teoretické části bakalářské práce jsem se snažila shrnout obecné informace o vlivu biotických a především abiotických faktorů na predanční chování vodních živočichů. Turbidita vody, intenzita světla a heterogenita prostředí jsou hlavními faktory zkoumanými v první části rešerše. Vliv těchto faktorů je v přírodě běžný a má dopad na živočichy žijící v takto ovlivňovaných prostředích. Konzumace živočichů je turbidní vodou a nedostatkem světla negativně ovlivněna, protože nedokážou detekovat kořist stejně efektivně jako v čisté vodě. To platí hlavně pro predátory využívající k detekci kořisti zrak. Někteří predátoři využívají i jiné mechanismy k detekci kořisti, jako například mechanoreceptory, chemoreceptory, postraní čáru a další, a mohou být zhoršenými podmínkami omezení málo nebo nemusí být omezeni vůbec.

V druhé části literární rešerše jsem shrnula tři základní funkční odpovědi predátora, jejich důsledky na populace živočichů a způsoby, kterými se dají měřit tvar a parametry funkční odpovědi. Součástí tohoto přehledu je Příloha 1, kde studuji tvar funkční odpovědi pomocí základních principů matematické analýzy.

V experimentální části jsem se zabývala predací larev vážek rodu *Sympetrum* a znakoplavek *Notonecta glauca*. Testovaným faktorem prostředí byla míra turbidity ve třech úrovních (čistá, mírně zakalená a silně zakalená voda). Zjistila jsem, že zvýšená turbidita nemá téměř žádný vliv na predanční chování a konzumaci u znakoplavek, naopak u larev vážek konzumace s rostoucí turbiditou klesá. Tyto výsledky jsou nejpravděpodobněji způsobeny používáním rozdílných mechanismů detekce kořisti těchto dvou skupin vodního hmyzu.

7. Summary

The theoretical part of my thesis focuses on a general description of functional responses and summarizes the basic information on the influence of abiotic factors on foraging behaviour of predatory aquatic animals. Influence of turbidity and light intensity were of particular interest. The way to detect prey by predator was also studied.

The literature review was complemented by laboratory experiments with dragonfly larvae (*Sympetrum* sp.) and juvenile backswimmers (*Notonecta glauca*) focusing on the influence of turbidity on their functional response. The impact of three different turbidity levels on consumption of predators was investigated.

I have found that consumption of *N. glauca* was not affected by increasing turbidity. On the contrary, predation of *Sympetrum* sp. declined with increasing turbidity. One of the most likely reasons of the result is that these two groups of aquatic predatory insects use different mechanisms to detect prey.

8. Použitá literatura

Abrahams M., Kattenfeld M. 1997. The role of turbidity as a constraint on predator-prey interactions in aquatic environments. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 40: 169-174

Allen-Ankins S., Stoffels R. J., Pridmore P. A., Vogel M. T. 2012. The effects of turbidity, prey density and environmental complexity on the feeding of juvenile Murray cod *Maccullochella peelii*. *Journal of Fish Biology*, 80: 195–206

Askew R.R. 2004. The dragonflies of Europe (revised edition). Harley Books, Colchester, England

Barrett J.C., Grossman G.D., Rosenfeld J. 1992. Turbidity induced changes in reactive distance of rainbow trout. *Transactions of the American Fisheries Society*. 121: 437-443

Begon M., Harper J. L., Townsend C. R. 1997. Ekologie – jedinci, populace a společenstva. Vydavatelství Univerzity Palackého v Olomouci, Olomouc, Czech Republic

Bergman, E. 1988. Foraging abilities and niche breadths of two percids, *Perca fluviatilis* and *Gymnocephalus cernua*, under different environmental conditions. *Journal of Animal ecology*, 57: 443-453

Braniš M., Pivnička K., Benešová L., Pušková R., Tonika J., Hovorka J. 1999. Výkladový slovník vybraných termínů z oblasti ochrany životního prostředí a ekologie. Karolinum, Praha, Czech Republic

Case T.J. 2000. An illustrated guide to theoretical ecology. Oxford University Press, Oxford, UK

Chiu S., Abrahams M. V. 2010. Effects of turbidity and risk of predation on habitat selection decisions by Fathead Minnow (*Pimephales promelas*). *Environmental Biology of Fishes*, 87:309–316

Correia A. M., Bandeira N., Anastacio P. M. 2007. Influence of chemical and visual stimuli in food-search behavior of *Procambarus clarkii* under clear conditions. *Marine and freshwater behaviour and physiology*, 40: 189-194

Crowder L. B., Cooper W. E. 1979. Habitat structural complexity and the interaction between bluegills and their prey. *Ecology*, 63: 1802-1813

Diéguez M. C., Gilbert J. J. 2003. Predation by *Buenoa macrotibialis* (Insecta, Hemiptera) on zooplankton: effect of light on selection and consumption of prey. *Journal of Plankton Research*, 25: 759-769

- Diehl S. 1988. Foraging efficiency of three freshwater fishes: effects of structural complexity and light. *Oikos*, 53: 207-214
- De Robertis, A., Ryer, C. H., Veloza, A., Brodeur, R. D. 2003. Differential effects of turbidity on prey consumption of piscivorous and planktivorous fish. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 60: 1517-1526
- Donatti L., Zaleski T., Calil P., Fanta E. 2008. Photoperiod and feeding behavior of the Antarctic fish *Notothenia Rusii* (Perciformes: Nototheniidae) and functional morphology of chemical and visual sensory structures used in foraging. *Revista Brasileira de Zoologia*, 25 (2): 254–262
- Duntley, S. Q. 1943. The mathematics of turbid media. *Journal of the Optical Society of America*, 33: 252-257
- Elliott J. M. 2011. A comparative study of the relationship between light intensity and feeding ability in brown trout (*Salmo trutta*) and Arctic charr (*Salvelinus alpinus*). *Freshwater Biology*, 56: 1962–1972
- Gergs A., Hoeltzenbein N. I., 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
- Granqvist M., Mattila J. 2004. The effects of turbidity and light intensity on the consumption of mysids by juvenile perch (*Perca fluviatilis* L.). *Hydrobiologia*, 514: 93-101
- Grechay P. A., Targett T. E. 1996. Effects of turbidity, light level and prey concentration on feeding of juvenile weakfish *Cynoscion regalis*. *Marine Ecology Progress Series*, 131: 11-16
- Hanel L., Zelený J. 2000. Vážky (Odonata), výzkum a ochrana, Metodika ČSOP č. 9. ČSOP Vlašim, Vlašim, Czech Republic
- Hanzák J., Moucha J., Zahradník J. 1979. Světem zvířat V.díl, Bezobratlí. Albatros, Praha, Czech Republic
- Hauzy C., Tully T., Spataro T., Paul G., Arditi R. 2010. Spatial heterogeneity and functional response: an experiment in microcosms with varying obstacle densities. *Oecologia*, 163: 625-636
- Holling C. S. 1959. Some characteristics of simple types of predation and parasitism. *The Canadian entomologist*, 91: 385-398

- Johnston D. D., Wildish D. J. 1982. Effect of suspended sediment on feeding by larval herring (*Clupea harengus harengus* L.). *Bulletin of Environmental Contamination and Toxicology*, 29: 261-267
- Koski M. L., Johnson B. M. 2002. Functional response of kokanee salmon (*Oncorhynchus nerka*) to *Daphnia* at different light levels. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 59: 707-716
- Ljunggren L., Sandström A. 2007. Influence of visual conditions on foraging and growth of juvenile fishes with dissimilar sensory physiology. *Journal of Fish Biology*, 70: 1319-1334
- Meager J. J., Solbakken T., Utne-Palm A. C., Oen T. 2005. Effects of turbidity on the reactive distance, search time, and foraging success of juvenile Atlantic cod (*Gadus morhua*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 62: 1978-1984
- Moss J. H., Beauchamp D. A. 2007. Functional response of juvenile pink and chum salmon: effects of consumer size and two types of zooplankton prey. *Journal of Fish Biology*, 70: 610-622
- Nilsson, P. A. 2006. Avoid your neighbours: size-determined spatial distribution patterns among northern pike individuals. *Oikos*, 113: 251-258
- Nilsson P. A., Jacobsen L., Berg S., Skov Ch. 2009. Environmental conditions and intraspecific interference: unexpected effects of turbidity on pike (*Esox lucius*) foraging. *Ethology*, 115: 33-38
- Obenberger J. 1958. Entomologie IV. Československá akademie věd, Praha, Czech Republic
- Pangle K. L., Peacor S. D. 2009. Light-dependent predation by the invertebrate planktivore *Bythotrephes longimanus*. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 66: 1748-1757
- Rall B. C., Kalinkat G., Ott D., Vucic-Pestic O., Brose U. 2011. Taxonomic versus allometric constraints on non-linear interaction strengths. *Oikos*, 120: 483-492
- Rebora M, Piersanti S., Gaino E. 2004. Visual and mechanical clues used for prey detection by the larva of *Libellula depressa* (Odonata Libellulidae). *Ethology, Ecology & Evolution*, 16: 133-144
- Reichholf-Riehm H., Marek J., Kühbandner R., Wendler F., Krampl F. 1997. Hmyz a pavoukovci. IKAR, Praha, Czech Republic
- Reiss J., Schmid-Araya J. M. 2011. Feeding response of a benthic copepod to ciliate prey type, prey concentration and habitat complexity. *Freshwater Biology*, 56: 1519-1530

Rico-Villa B., Pouvreau S., Robert R. 2009. Influence of food density and temperature on ingestion, growth and settlement of Pacific oyster larvae, *Crassostrea gigas*. *Agriculture*, 287: 395-401

Richmond H. E., Hrabik T. R., Mensinger A. F. 2004. Light intensity, prey detection and foraging mechanisms of age 0 year yellow perch. *Journal of Fish Biology*, 65: 195–205

Rowe D. K., Dean T. L., Williams E., Smith J. P. 2003. Effects of turbidity on the ability of juvenile rainbow trout, *Oncorhynchus mykiss*, to feed on limnetic and benthic prey in laboratory tanks. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research*, 37: 45-52

Skov C., Berg S., Jacobsen L., Jepsen N. 2002. Habitat use and foraging success of 0+ pike (*Esox lucius* L.) in experimental ponds related to prey fish, water transparency and light intensity. *Ecology of Freshwater Fish*, 11: 65-73

Solomon M. E. 1949. The natural control of animal populations. *Journal of Animal ecology*, 18: 1-35

Utne A. C. W., 1997. The effect of turbidity and illumination on the reaction distance and search time of the marine planktivore *Gobiusculus flavescens*. *Journal of Fish Biology*, 50: 296-238

Volkova L. A. 1973. The effect of light intensity on the availability of food organisms to some fishes in Lake Baikal. *Journal of Ichthyology*, 13: 591-602

Vollset K. W., Bailey K. M. 2011. Interplay of individual interactions and turbidity affects the functional response of three-spined sticklebacks *Gasterosteus aculeatus*. *Journal of Fish Biology*, 78: 1954-1964

Wellington C. G., Mayer C. M., Bossenbroek J. M., Stroh N. A., 2010. Effects of turbidity and prey density on the foraging success of age 0 year yellow perch *Perca flavescens*. *Journal of Fish Biology*, 76: 1729-1741

Winfield I. J. 1986. The influence of simulated aquatic macro-phytes on the zooplankton consumption rate of juvenile roach, *Rutilus rutilus*, rudd, *Scardinius erythrophthalmus*, and perch, *Perca fluviatilis*. *Journal of Fish Biology*, 29: 37-48

Zahradník J., Severa F. 2004. Hmyz, Aventinum, Praha, Czech Republic

Použitý software:

R Development Core Team 2012. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria

9. Přílohy

Příloha 1. Základní charakteristiky funkčních odpovědí a jejich ovlivnění parametry

Jak se budou měnit tvary křivek funkčních odpovědí v závislosti na různých hustotách kořisti V , rychlostech útoku predátora a a časech na zpracování kořist T_h ? To jsem se snažila zjistit v následující části práce. Vyšetřila jsem proto průběhy rovnic funkčních odpovědí zderivovaných podle množství dostupné kořisti a podle zkoumaných parametrů. Zjišťovala jsem jednotlivé kroky dále označené čísly:

1. $H(f)$ - obor hodnot funkce - rozsah hodnot dané funkce
2. Jaká bude limita funkce, když se bude V blížit k ∞ , tj. jakých hodnot by dosáhla funkční odpověď predátora, kdyby měl k dispozici neomezené množství kořisti?
3. Jaká bude první derivace funkce, tj. kolik kořisti predátor zkonzumuje v nízkých, středních a vysokých hustotách kořisti, kdy bude jeho konzumace nejvyšší? Jaká bude směrnice (sklon) křivky pokud $V = 0$, tj. jak se bude predátor chovat, pokud bude mít k dispozici minimální množství kořisti.
4. Jaká bude druhá derivace funkce, tj. jak se bude měnit tvar křivky funkční odpovědi, bude konvexní nebo konkávní?

Pro všechny funkce platí, že $D(f)$, neboli definiční obor funkce, se rovná $(0, \infty)$, tudíž do všech funkcí lze dosadit jakékoliv nezáporné hodnoty.

Níže používaná značení:

V ... celková hustota kořisti

$B_I(V)$... funkční odpověď typu I (počet chycené kořisti)

$B_{II}(V)$... funkční odpověď typu II (počet chycené kořisti)

$B_{III}(V)$... funkční odpověď typu III (počet chycené kořisti)

a ... rychlost útoku (efektivita hledání)

T_h ... čas na zpracování kořisti

$H(f)$... obor hodnot funkce f

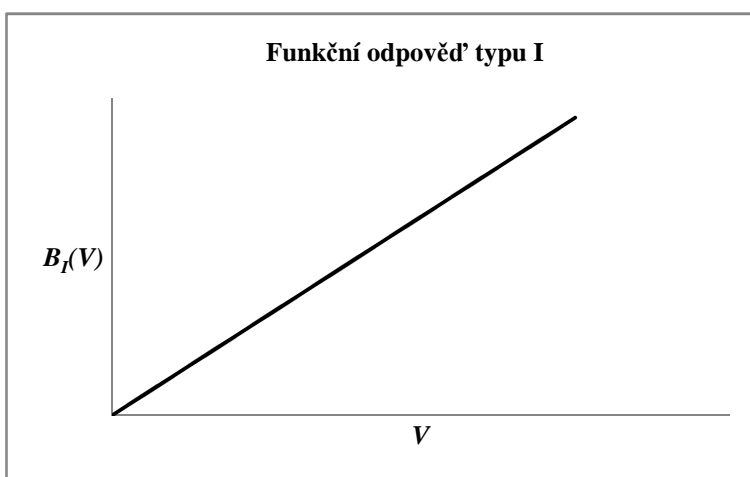
Jednotlivé funkční závislosti zobrazené na Obrázku 8-16 představují obecné tvary daných funkcí, které nezávisí na konkrétních hodnotách parametrů a a T_h . Hodnoty těchto parametrů a rozsah hustot kořisti v jednotlivých obrázcích byly zvoleny tak, aby byl co nejlépe ilustrován tvar dané funkce.

Funkční odpověď typu I

Funkční odpověď typu I má tvar funkce:

$$B_I(V) = aV \quad (\text{rovnice (1) v hlavním textu})$$

1. $H(B_I(V)) = [0, \infty)$
2. $\lim_{V \rightarrow \infty} (B_I(V)) = \infty$
3. $\frac{dB_I(V)}{dV} = a > 0$, tj. $B_I(V)$ je rostoucí a její směrnice v bodě $[0,0]$ je a .
4. $\frac{d^2B_I(V)}{dV^2} = 0$, tj. $B_I(V)$ je lineární.



Obrázek 8. Výsledný průběh funkční odpovědi typu I. S přibývajícím kořisti bude přírůstek sežrané kořisti pořád stejný.

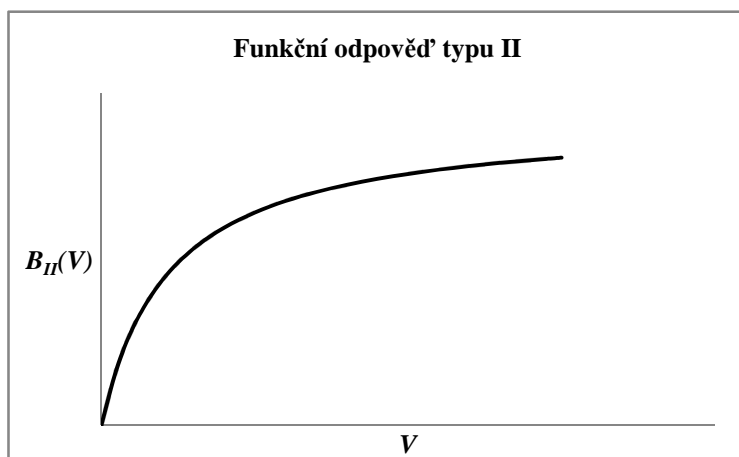
Jak se bude měnit funkční odpověď predátora $B_I(V)$ s rostoucí rychlostí útoku predátora a a s rostoucím časem potřebným na zpracování kořisti T_h pro různá množství dostupné kořisti V ? Funkční odpověď predátora pořád lineárně poroste. Graf se nezmění.

Funkční odpověď typu II

Funkční odpověď typu II má tvar funkce:

$$B_{II}(V) = \frac{aV}{1+aT_hV} \quad (\text{rovnice (2) v hlavním textu})$$

1. $H(B_{II}(V)) = [0, \frac{1}{T_h})$
2. $\lim_{V \rightarrow \infty} (B_{II}(V)) = \frac{1}{T_h}$ pro $a, T_h > 0$
3. $\frac{dB_{II}(V)}{dV} = \frac{a}{(1+aT_hV)^2} > 0$, tj. $B_{II}(V)$ je rostoucí a její směrnice v bodě $[0,0]$ je a .
4. $\frac{d^2B_{II}(V)}{dV^2} = -\frac{2a^2T_h}{(1+aT_hV)^3} < 0$, tj. $B_{II}(V)$ je konkávní.

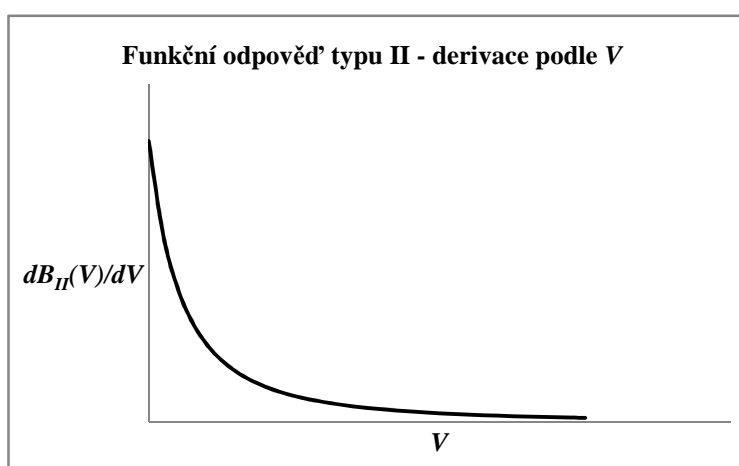


Obrázek 9. Výsledný průběh funkční odpovědi typu II.

Jak se bude měnit funkční odpověď predátora $B_{II}(V)$ s rostoucím množstvím dostupné kořisti V ? Derivace funkce $B_{II}(V)$ podle množství dostupné kořisti V má tvar:

$$A_V = \frac{dB_{II}(V)}{dV} = \frac{a}{(1 + aT_h V)^2}$$

1. $H(A_V) = (0, a]$
2. $\lim_{V \rightarrow \infty} (A_V) = 0$
3. $\frac{dA_V}{dV} = -\frac{2a^2 T_h}{(1+aT_h V)^3} < 0$, tj. A_V je klesající a její směrnice v bodě $[0, a]$ je $-2a^2 T_h$.
4. $\frac{d^2 A_V}{dV^2} = \frac{6a^3 T_h^2}{(1+aT_h V)^4} > 0$, tj. A_V je konvexní.



Obrázek 10. Výsledný průběh funkční odpovědi typu II v závislosti na měnícím se množství dostupné kořisti. Čím více kořisti má predátor k dispozici, tím více roste funkční odpověď, ale přírůstek množství sežrané kořisti klesá.

Jak se bude měnit funkční odpověď predátora $B_{II}(V)$ s rostoucí rychlostí útoku predátora a pro různá množství dostupné kořisti V ? Derivace funkce $B_{II}(V)$ podle rychlosti útoku a má tvar:

$$A_a = \frac{dB_{II}(V)}{da} = \frac{V}{(1 + aT_h V)^2}$$

$$1. H(A_a) = \left[0, \frac{1}{4aT_h}\right]$$

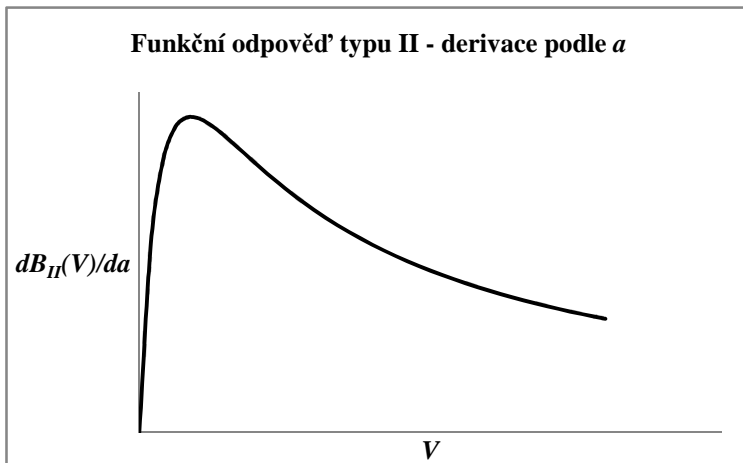
$$2. \lim_{V \rightarrow \infty}(A_a) = 0$$

$$3. \frac{dA_a}{dV} = \frac{1 - aT_h V}{(1 + aT_h V)^3}$$

V bodě $\left[\frac{1}{aT_h}, \frac{1}{4aT_h}\right]$ se nachází maximum funkce A_a , v intervalu $\left[0, \frac{1}{aT_h}\right)$ je funkce rostoucí a v intervalu $\left(\frac{1}{aT_h}, \infty\right)$ klesající. Její směrnice v bodě $[0,0]$ je 1.

$$4. \frac{d^2 A_a}{dV^2} = \frac{2aT_h(-2 + aT_h V)}{(1 + aT_h V)^4}$$

V bodě $\left[\frac{2}{aT_h}, \frac{2}{9aT_h}\right]$ se nachází inflexní bod funkce A_a , v intervalu $\left[0, \frac{2}{aT_h}\right)$ je funkce konkávní a v intervalu $\left(\frac{2}{aT_h}, \infty\right)$ konvexní.



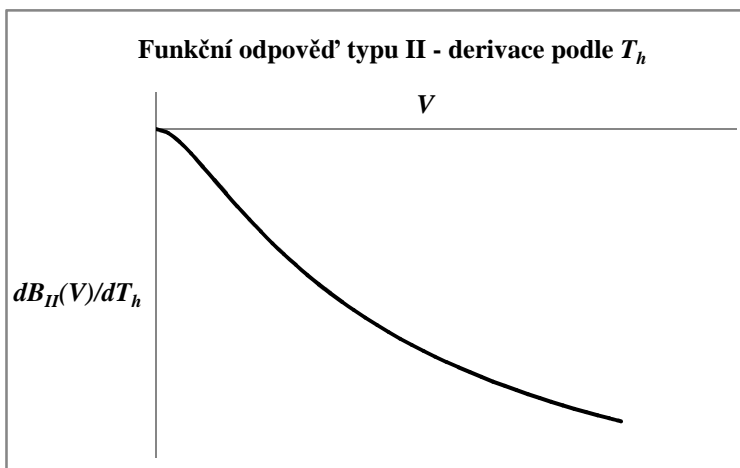
Obrázek 11. Výsledný průběh funkční odpovědi typu II v závislosti na rychlosti útoku a . Funkční odpověď roste se zvyšující se rychlostí útoku bez ohledu na množství kořisti. Největší přírůstky sežrané kořisti s rostoucí rychlostí útoku pozorujeme při středních hustotách.

Jak se bude měnit funkční odpověď predátora $B_{II}(V)$ s rostoucím časem potřebným na zpracování kořisti T_h pro různá množství dostupné kořisti V ? Derivace funkce $B(V)$ podle času na zpracování kořisti T_h má tvar:

$$A_{T_h} = \frac{dB_{II}(V)}{dT_h} = \frac{-a^2V^2}{(1+aT_hV)^2}$$

1. $H(A_{T_h}) = [0, -\frac{1}{T_h^2})$
2. $\lim_{V \rightarrow \infty} (A_{T_h}) = -\frac{1}{T_h^2}$ pro $a, T_h > 0$
3. $\frac{dA_{T_h}}{dV} = \frac{-2a^2V}{(1+aT_hV)^3} < 0$, tj. A_{T_h} je klesající a její směrnice v bodě $[0,0]$ je 0.
4. $\frac{d^2A_{T_h}}{dV^2} = \frac{2a^2(-1+2aT_hV)}{(1+aT_hV)^4}$

V bodě $[\frac{1}{2aT_h}, -\frac{1}{9T_h^2}]$ se nachází inflexní bod funkce A_{T_h} , v intervalu $[0, \frac{1}{2aT_h})$ je konkávní a v intervalu $(\frac{1}{2aT_h}, \infty)$ konvexní.



Obrázek 12. Výsledný průběh funkční odpovědi typu II v závislosti na čase na zpracování kořisti T_h . Funkční odpověď predátora klesá s rostoucím časem na zpracování kořisti. Úbytek sežrané kořisti s rostoucím časem na zpracování bude nejvýraznější při velkých hustotách kořisti.

Funkční odpověď typu III

Funkční odpověď typu III má tvar funkce:

$$B_{III}(V) = \frac{aV^2}{1+aT_hV^2} \quad (\text{rovnice (3) v hlavním textu}).$$

$$1. H(B_{III}(V)) = \left[0, \frac{1}{T_h}\right)$$

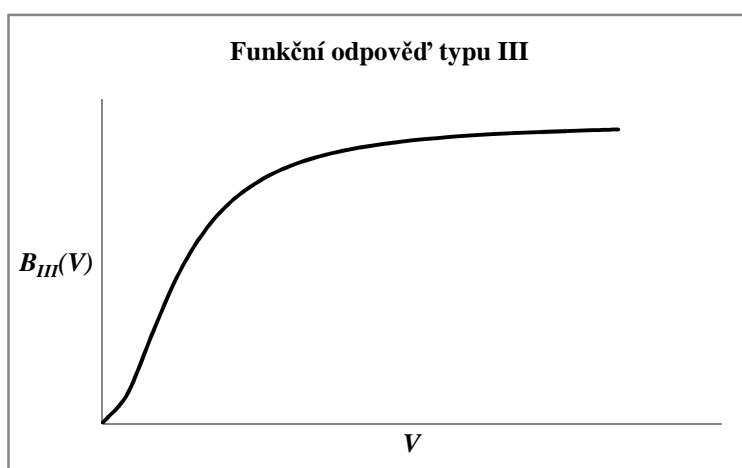
$$2. \lim_{V \rightarrow \infty} (B_{III}(V)) = \frac{1}{T_h} \text{ pro } a, T_h > 0$$

$$3. \frac{dB_{III}(V)}{dV} = \frac{2aV}{(1+aT_hV^2)^2} > 0, \text{ tj. } B_{III}(V) \text{ je rostoucí a její směrnice v bodě } [0,0] \text{ je } 0.$$

$$4. \frac{d^2B_{III}(V)}{dV^2} = \frac{2a(1-3aV^2T_h)}{(1+aV^2T_h)^3}$$

V bodě $\left[\frac{1}{\sqrt{3aT_h}}, \frac{1}{4T_h}\right]$ se nachází inflexní bod funkce $B_{III}(V)$, v intervalu $\left[0, \frac{1}{\sqrt{3aT_h}}\right)$

je konvexní a v intervalu $\left(\frac{1}{\sqrt{3aT_h}}, \infty\right)$ konkávní.



Obrázek 13. Výsledný průběh funkční odpovědi typu III.

Jak se bude měnit funkční odpověď predátora $B_{III}(V)$ s rostoucím množstvím dostupné kořisti V ? Derivace funkce $B_{III}(V)$ podle množství dostupné kořisti V má tvar:

$$A_V = \frac{dB_{III}(V)}{dV} = \frac{2aV}{(1 + aT_h V^2)^2}$$

1. $H(A_V) = \left[0, \frac{1}{4T_h}\right]$

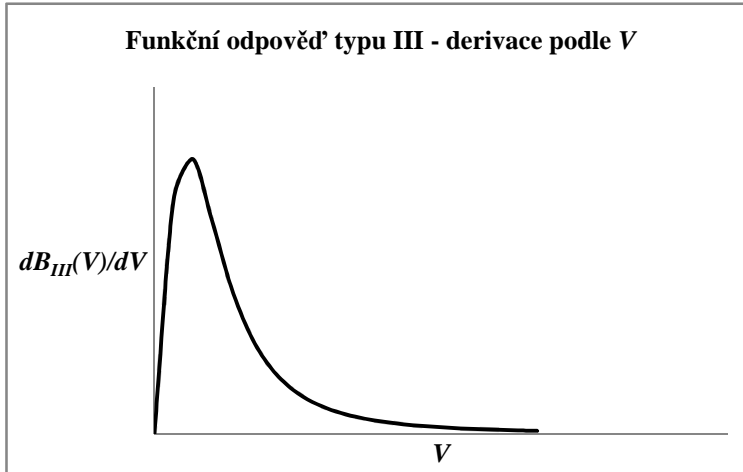
2. $\lim_{V \rightarrow \infty}(A_V) = 0$

3. $\frac{dA_V}{dV} = \frac{2a(1-3aV^2T_h)}{(1+aV^2T_h)^3}$

V bodě $\left[\frac{1}{\sqrt{3aT_h}}, \frac{1}{4T_h}\right]$ se nachází maximum funkce A_V , v intervalu $\left[0, \frac{1}{\sqrt{3aT_h}}\right)$ je rostoucí a v intervalu $\left(\frac{1}{\sqrt{3aT_h}}, \infty\right)$ klesající. Její směrnice v bodě $[0,0]$ je $2a$.

4. $\frac{d^2A_V}{dV^2} = \frac{24a^2VT_h(-1+aV^2T_h)}{(1+aV^2T_h)^4}$

V bodě $\left[\frac{1}{\sqrt{aT_h}}, \frac{a}{2\sqrt{aT_h}}\right]$ se nachází inflexní bod funkce A_V , v intervalu $\left[0, \frac{1}{\sqrt{aT_h}}\right)$ je konkávní a v intervalu $\left(\frac{1}{\sqrt{aT_h}}, \infty\right)$ konvexní.



Obrázek 14. Výsledný průběh funkční odpovědi typu III v závislosti na měnícím se množstvím dostupné kořisti. Funkční odpověď roste se zvyšujícím se množstvím dostupné kořisti. Největší přírůstky sežrané kořisti s rostoucím množstvím kořisti pozorujeme při středních hustotách. Přírůstek sežrané kořisti bude klesat při velkých hustotách.

Jak se bude měnit funkční odpověď predátora $B_{III}(V)$ s rostoucí rychlostí útoku predátora a pro různá množství dostupné kořisti V ? Derivace funkce $B_{III}(V)$ podle rychlosti útoku a má tvar:

$$A_a = \frac{dB_{III}(V)}{da} = \frac{V^2}{(1 + aT_h V^2)^2}$$

$$1. H(A_a) = \left[0, \frac{1}{4aT_h}\right]$$

$$2. \lim_{V \rightarrow \infty}(A_a) = 0$$

$$3. \frac{dA_a}{dV} = \frac{2V - 2aT_h V^3}{(1 + aT_h V^2)^3}$$

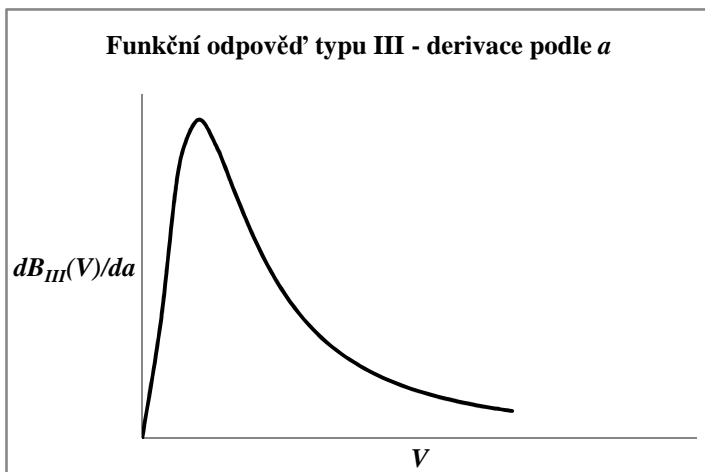
V bodě $\left[\frac{1}{\sqrt{aT_h}}, \frac{1}{4aT_h}\right]$ se nachází maximum funkce A_a , v intervalu $\left[0, \frac{1}{\sqrt{aT_h}}\right)$ je rostoucí a v intervalu $\left(\frac{1}{\sqrt{aT_h}}, \infty\right)$ klesající. Její směrnice v bodě $[0,0]$ je 0.

$$4. \frac{d^2 A_a}{dV^2} = \frac{2(1 - 8aT_h V^2 + 3a^2 T_h^2 V^4)}{(1 + aT_h V^2)^4}$$

V bodech $\left[\sqrt{\frac{4-\sqrt{13}}{aT_h}}, \frac{\frac{4-\sqrt{13}}{aT_h}}{3(1+\frac{1}{3}(4-\sqrt{13}))^2}\right]$ a $\left[\sqrt{\frac{4+\sqrt{13}}{aT_h}}, \frac{\frac{4+\sqrt{13}}{aT_h}}{3(1+\frac{1}{3}(4+\sqrt{13}))^2}\right]$ se nachází inflexní body

funkce A_a , v intervalu $\left[0, \sqrt{\frac{4-\sqrt{13}}{aT_h}}\right)$ je konvexní, v intervalu $\left(\sqrt{\frac{4-\sqrt{13}}{aT_h}}, \sqrt{\frac{4+\sqrt{13}}{aT_h}}\right)$ konkávní a

v intervalu $\left(\sqrt{\frac{4+\sqrt{13}}{aT_h}}, \infty\right)$ opět konvexní.



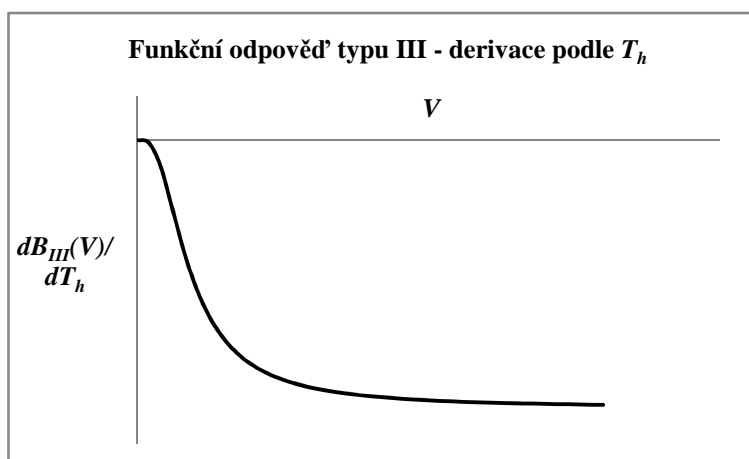
Obrázek 15. Výsledný průběh funkční odpovědi typu III v závislosti na rychlosti útoku a . Funkční odpověď roste se zvyšující se rychlostí útoku bez ohledu na množství kořisti. Největší přírůstky sežrané kořisti s rostoucí rychlostí útoku pozorujeme ve středních hustotách. Přírůstek sežrané kořisti bude klesat ve vysokých hustotách.

Jak se bude měnit funkční odpověď predátora $B_{III}(V)$ s rostoucím časem potřebným na zpracování kořisti T_h pro různá množství dostupné kořisti V ? Derivace funkce $B_{III}(V)$ podle času na zpracování kořisti T_h má tvar:

$$A_{T_h} = \frac{dB_{III}(V)}{dT_h} = -\frac{a^2V^4}{(1+aT_hV^2)^2}$$

1. $H(A_{T_h}) = [0, -\frac{1}{T_h^2})$
2. $\lim_{V \rightarrow \infty} (A_{T_h}) = -\frac{1}{T_h^2}$ pro $a, T_h > 0$
3. $\frac{dA_{T_h}}{dV} = -\frac{4a^2V^3}{(1+aT_hV^2)^3} < 0$, tj. A_{T_h} je klesající a její směrnice v bodě $[0,0]$ je 0.
4. $\frac{d^2A_{T_h}}{dV^2} = \frac{12a^2V^2(-1+aT_hV^2)}{(1+aT_hV^2)^4}$

V bodě $\left[\frac{1}{\sqrt{aT_h}}, -\frac{1}{4T_h^2}\right]$ se nachází inflexní bod funkce A_{T_h} , v intervalu $\left[0, \frac{1}{\sqrt{aT_h}}\right)$ je konkávní a v intervalu $\left(\frac{1}{\sqrt{aT_h}}, \infty\right)$ konvexní.



Obrázek 16. Výsledný průběh funkční odpovědi typu III v závislosti na čase na zpracování kořisti T_h . Funkční odpověď predátora klesá s rostoucím časem na zpracování kořisti. Úbytek sežrané kořisti s rostoucím časem na zpracování bude nejvýraznější ve vysokých hustotách kořisti.

Příloha 2.

Tabulka 3. Přehled smyslových zařízení, která jsou různými živočichy často používána při detekci kořisti. Informace jsem získala pomocí literární rešerše na Web of Science s řetězcem „prey detect* and (aquatic or water) and predat* and experiment*“. Abiotické faktory kontrolované v rámci pokusu: s/t = světlo/tma, T = turbidita, h = heterogenita prostředí, ch = chemický podnět. Mechanismy detekce kořisti: z = zrak, h = hmat, m = mechanoreceptory, ch = chemoreceptory, + = predátor daný smysl používá, - = predátor daný smysl nepoužívá, ? = studie daný mechanismus nevylučuje ani nepotvrzuje. Test vlivu abiotického faktoru na detekci kořisti: msk = množství sežrané kořisti, sel = selektivita, fp = fyziologické pokusy, + = daný test byl použit, - = daný test nebyl použit, ¹⁾ zkoumána pravděpodobnost útoků predátora, ²⁾ zkoumán vliv na sítnici predátora.

predátor	taxon predátora	kořist	taxon kořisti	abiotický faktor	práce	detekce kořisti				test		
						z	h	m	ch	msk	sel	fp
<i>Libellula depressa</i>	Insecta - Odonata	<i>Cloeon dipterum</i>	Insecta - Ephemeroptera	s/t	Rebora a kol. (2004)	+	+	-	?	-	-	+ ¹⁾
<i>Buenoa macrotibialis</i>	Insecta - Hemiptera	<i>Brachionus calyciflorus</i> , <i>Tropocyclops extensus</i> , <i>Daphnia pulex</i>	Monogononta - Ploima, Maxillopoda - Cyclopoida, Branchiopoda - Diplostraca	s/t	Diéguez a Gilbert (2003)	+	-	+	-	-	+	-
<i>Notonecta maculata</i>	Insecta - Hemiptera	<i>Daphnia magna</i>	Branchiopoda - Diplostraca	s/t	Gergs a kol. (2010)	+	?	+	-	+	-	-
<i>Bythotrephes longimanus</i>	Branchiopoda - Diplostraca	<i>Daphnia mendotae</i>	Branchiopoda - Diplostraca	s/t	Pangle a Peacor (2009)	+	-	+	-	+	-	-
<i>Salvelinus alpinus</i>	Actinopterygii - Salmoniformes	<i>Gammarus pulex</i>	Malacostraca - Amphipoda	s/t	Elliott (2011)	+	-	-	-	+	-	-

Tabulka 3. Pokračování z předchozí strany.

predátor	taxon predátora	kořist	taxon kořisti	abiotický faktor	práce	detekce kořisti				test		
						z	h	m	ch	msk	sel	fp
<i>Perca flavescens</i>	Actinopterygii - Perciformes	<i>Pimephales promelas</i>	Actinopterygii - Cypriniformes	T	Abrahams a Kattenfeld (1997)	+	-	-	-	+	-	-
<i>Perca flavescens</i>	Actinopterygii - Perciformes	fytoplankton		s/t, T	Wellington a kol. (2010)	+	-	-	-	+	-	-
<i>Perca flavescans</i>	Actinopterygii - Perciformes	<i>Daphnia pulicaria</i>	Branchiopoda - Diplostraca	s/t	Richmond a kol. (2004)	+	+	-	-	+	-	-
<i>Ameiurus melas</i>	Actinopterygii - Siluriformes	<i>Pimephales promelas</i>	Actinopterygii - Cypriniformes	T	Chiu a Abrahams (2010)	-	-	-	+	+	-	-
<i>Esox lucius</i>	Actinopterygii - Esociformes	<i>Rutilus rutilus</i>	Actinopterygii - Cypriniformes	T	Nilsson a kol. (2009)	+	+	-	+	+	-	-
<i>Oncorhynchus gorbuscha</i>	Actinopterygii - Salmoniformes	<i>Tisbi</i> sp., <i>Mysidopsis bahia</i>	Maxillopoda - Harpacticoida, Malacostraca - Mysidacea	s/t, T	Moss a Beauchamp (2007)	+	-	-	-	+	-	-
<i>Oncorhynchus keta</i>	Actinopterygii - Salmoniformes	<i>Tisbi</i> sp., <i>Mysidopsis bahia</i>	Maxillopoda - Harpacticoida, Malacostraca - Mysidacea	s/t, T	Moss a Beauchamp (2007)	+	-	-	-	+	-	-
<i>Perca fluviatilis</i>	Actinopterygii - Perciformes	<i>Neomysis integer</i>	Malacostraca - Mysidacea	s/t, T	Granqvist a Mattila (2004)	+	-	-	-	+	-	-
<i>Perca fluviatilis</i>	Actinopterygii - Perciformes	<i>Neomysis integer</i>	Malacostraca - Mysidacea	s/t, T	Ljunggren a Sandström (2007)	+	-	-	-	+	-	-
<i>Sander lucioperca</i>	Actinopterygii - Perciformes	<i>Neomysis integer</i>	Malacostraca - Mysidacea	s/t, T	Ljunggren a Sandström (2007)	+	-	-	-	+	-	-

Tabulka 3. Pokračování z předchozí strany.

predátor	taxon predátora	kořist	taxon kořisti	abiotický faktor	práce	detekce kořisti				test		
						z	h	m	ch	msk	sel	fp
<i>Anoplopoma fimbria</i>	Actinopterygii - Scorpaeniformes	<i>Cymatogaster aggregata</i>	Actinopterygii - Perciformes	s/t, T	De Robertis a kol. (2003)	+	-	-	-	+	-	-
<i>Clupea harengus harengus</i>	Actinopterygii - Clupeiformes	<i>Artemia</i>	Branchiopoda - Anostraca	s/t, T	Johnston a Wildish (1982)	+	-	-	-	+	-	-
<i>Gadus morhua</i>	Actinopterygii - Gadiformes	<i>Praunus neglectus</i>	Malacostraca - Mysidacea	s/t, T	Meager a kol. (2005)	+	-	-	+	+	-	-
<i>Oncorhynchus nerka</i>	Actinopterygii - Salmoniformes	<i>Daphnia</i>	Branchiopoda - Diplostraca	s/t	Koski a Johnson (2002)	+	-	-	-	+	-	-
<i>Maccullochella pealii</i>	Actinopterygii - Perciforme	<i>Lumbriculus variegatus</i>	Oligochaeta - Lumbriculida	s/t, T	Allen-Ankins a kol. (2012)	+	?	+	+	+	-	-
<i>Notothenia rossii</i>	Actinopterygii - Perciformes	není uvedeno		s/t, ch	Donatti et al (2008)	+	-	-	+	-	-	+ 2)
<i>Oncorhynchus mykiss</i>	Actinopterygii - Salmoniformes	<i>Deleatidium, Daphnia, larvy pakomárů</i>	Insecta - Ephemeroptera, Branchiopoda - Diplostraca, Insecta - Diptera	T	Rowe a kol. (2003)	+	-	+	-	-	+	-